СОДЕРЖАНИЕ

Том 100, номер 1, 2021

Оценка приуроченности морфо-экологических групп дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) к основным типам леса бассейна реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ)
А. П. Гераськина, Н. Е. Шевченко 3

К вопросу о зараженности раков-отшельников *Diogenes pugilator* Roux 1828 (Decapoda, Anomura, Diogenidae) корнеголовыми ракообразными *Septosaccus cuenoti* Duboscq 1912 (Rhizocephala, Peltogastridae) в Черном море у берегов Крыма
А. В. Кулиш, Л. В. Юшко 17

Популяционно-кариологический анализ фитофильного *Endochironomus tendens* F. (Diptera, Chironomidae). 2. Хромосомный полиморфизм и цитогенетическая дифференциация в популяциях
А. А. Оглезнева, Н. А. Дурнова, М. Ю. Воронин 28

Морфология органа обоняния анабаса (*Anabas testudineus*, Anabantidae, Perciformes)
А. О. Касумян, Н. И. Пащенко, Л. Т. К. Оань 40

Влияние погодных условий на сроки прилета и репродуктивные показатели розовой чайки (*Rhodostethia rosea*) в дельте реки Лены (Якутия)
С. В. Волков, В. И. Поздняков 57

Питание лисицы (*Vulpes vulpes*) в Большехехцирском заповеднике и его окрестностях (Южное Приамурье)
К. Н. Ткаченко 68

Восстановление популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) на северо-западе ареала
В. В. Рожнов, С. В. Найденко, Х. А. Эрнандес-Бланко, М. Д. Чистополова, П. А. Сорокин, А. А. Ячменникова, Е. Ю. Блидченко, А. Ю. Калинин, В. А. Кастрикин 79

Внутривидовая изменчивость формы строения третьего нижнего предкоренного зуба северной пищухи (*Ochotona hyperborea* (Pallas 1811))
А. Е. Гусев, М. П. Тиунов 104

К экологии сибирского (*Lemmus sibiricus*) и истории распространения копытного (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов (Rodentia, Cricetidae) на Новосибирских островах
В. М. Сафронов 115

Contents

Volume 100, No 1, 2021

Assessment of the Restrictions of Morpho-Ecological Groups of Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) to the Basic Types of Forest in the Basin of Big Laba River. northwestern Caucasus)
A. P. Geraskina, N. E. Shevchenko 3

To the Question on the Invasion Level of the Hermit Crab, *Diogenes pugilator* Roux 1828 (Decapoda, Anomura, Diogenidae), by the Rhizocephalan Crustacean, *Septosaccus cuenoti* Duboscq 1912 (Rhizocephala, Peltogastridae), in the Black Sea off the Coast of Crimea
A. V. Koulish, L. V. Yushko 17

Populational Karyological Analysis of the Phytophilous *Endochironomus tendens* F. (Diptera, Chironomidae). 2. Chromosome Polymorphism and Cytogenetic Differentiation in Populations
A. A. Oglezneva, N. A. Durnova, M. Yu. Voronin 28

Morphology of the Olfactory Organ in the Climbing Perch (*Anabas testudineus*, Anabantidae, Perciformes)
A. O. Kasumyan, N. I. Pashchenko, L. T. K. Oanh 40

Effects of Environmental Conditions on Spring Arrival, the Timing of Nesting, and the Reproductive Effort of Ross's Gull, *Rhodostethia rosea*, in the Delta of Lena River, Yakutia
S. V. Volkov, V. I. Pozdnyakov 57

Nutrition of the Red Fox (*Vulpes vulpes*) in the Bol'shekhekhtsirsky Nature Reserve and its Environs, Southern Amur Region
K. N. Tkachenko 68

Restoration of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) Population in the Northwest of its Distribution Area
V. V. Rozhnov, S. V. Naidenko, J. A. Hernandez-Blanco, M. D. Chistopolova, P. A. Sorokin, A. A. Yachmennikova, E. Yu. Blidchenko, A. Yu. Kalinin, V. A. Kastrikin 79

Intraspecific Variability of the Shape of the Lower Third Premolar in *Ochotona hyperborea* (Pallas 1811)
A. E. Gusev, M. P. Tiunov 104

To the Ecology of the Siberian (*Lemmus sibiricus*) and the Distribution History of the Collared (*Dicrostonyx torquatus*) Lemming (Rodentia, Cricetidae) on the New Siberian Islands
V. M. Safronov 115

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 1, с. 3–16

УДК 574.22;574.472;592:581.552

ОЦЕНКА ПРИУРОЧЕННОСТИ МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) К ОСНОВНЫМ ТИПАМ ЛЕСА БАССЕЙНА РЕКИ БОЛЬШАЯ ЛАБА (СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)

© 2021 г. А. П. Гераськина[a], *, Н. Е. Шевченко[a]

[a]*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, 117997 Россия*

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

Поступила в редакцию 28.04.2019 г.
После доработки 22.04.2020 г.
Принята к публикации 28.04.2020 г.

Представлены результаты исследования населения дождевых червей в лесах бассейна р. Большая Лаба. Дана оценка приуроченности морфо-экологических групп дождевых червей к типам леса, растительным сообществам и основным местообитаниям: подстилка, почва, мертвая древесина. Найдено 15 видов Lumbricidae, два из которых отмечены впервые на рассматриваемой территории. Установлено, что население дождевых червей во всех типах леса представлено в основном подстилочными, собственно почвенными и норными видами. Почвенно-подстилочные виды встречаются редко. Наибольшее видовое разнообразие и биомасса дождевых червей выявлены в широколиственных лесах с буком, наименьшие показатели в темнохвойных лесах; смешанные и буковые леса занимают промежуточное положение. Среди растительных сообществ всех типов леса более заселены дождевыми червями мелкотравные, щитовниково-мелкотравные, разнотравные и лещиново-разнотравные сообщества, менее заселены – мертвопокровные, зеленомошные и рододенровые. Подстилочные виды обитают преимущественно в валеже во всех типах леса и растительных сообществах, где их биомасса в мертвой древесине значимо выше, чем в горизонте подстилки. Собственно почвенные виды – самая многочисленная группа люмбрицид горно-лесного пояса – обитают в почве во всех типах леса, реже встречаются в мертвой древесине. Норные виды в пробах встречаются реже, но следы их жизнедеятельности (копролиты) и ходы в почве представлены практически во всех типах леса и растительных сообществах.

Ключевые слова: люмбрициды, валеж, подстилка, почва, сообщество, древостой, напочвенный покров

DOI: 10.31857/S0044513421010013

Исследование структурно-функциональной организации сообществ и ключевых видов в них возможно только в наиболее сохранившихся природных экосистемах. Леса Северо-Западного Кавказа представляют большой интерес как для изучения флоры и фауны, так и для изучения экологических и экосистемных вопросов, поскольку к настоящему времени на этой территории сохранились массивы наименее нарушенных старых лесов. Один из таких уникальных больших лесных массивов занимает бассейн реки Большая Лаба. Разнообразие типов леса, растительных сообществ, их разновозрастной состав, а также многообразие микросайтов и микростаций, необходимых для жизнедеятельности почвенных беспозвоночных, предоставляет большие возможности для решения ряда научных вопросов, касающихся экологии разных групп педобионтов, в том числе и широко распространенных почвообразователей – дождевых червей. Несмотря на большое число работ по экологии дождевых червей и других представителей макрофауны в лесных экосистемах, взаимосвязи тех или иных экологических групп педобионтов, выполняющих разную функциональную роль в переработке опада и почвообразовании, и растительных сообществ, рассматриваются явно недостаточно (Hättenschwiler, 2005; Scheu, 2005; Cesarz et al., 2007; Jacob et al., 2009). Широко известно, что большое влияние на состав люмбрикофауны оказывают свойства почвы (Перель, 1979; Bouche, 1977; Lavelle, 1988) и состав древостоя, от которого зависит качество подстилки (Hendriksen, 1990; Cortez, 1998; Schelfhout et al., 2017; Szlavecz, 2018). При этом, как правило, не учитывается напочвенный покров, который обусловливает форми-

рование микроусловий в верхних горизонтах почвы и влияет на качество подстилки (Campana et al., 2002; Milcu et al., 2008). Кроме того, в последнее время большое внимание уделяется роли других местообитаний, кроме почвы, в поддержании устойчивого состава морфо-экологических групп дождевых червей в лесах. Показано, что зачастую обследование только почвы приводит не только к занижению таксономического, но и функционального разнообразия дождевых червей (Гераськина, 2016; 2016а; Воробейчик и др., 2018; Hendrix, 1996; Schmidt et al., 2015; Römbke et al., 2017). Для ряда видов валеж служит стацией переживания неблагоприятных условий (Гераськина, Шевченко, 2018), для некоторых подстилочных видов – постоянным местообитанием (Römbke et al., 2017).

Известно, что горные районы Кавказа – один из центров видообразования дождевых червей (Квавадзе, 1985). На Северо-Западном Кавказе из семейства Lumbricidae обитает 22 вида, очень часто в лесных сообществах по биомассе и численности доминируют эндемичные виды (Рапопорт, Цепкова, 2015; Гераськина, 2016б). Ряд работ посвящен ландшафтной и биотопической приуроченности дождевых червей в лесах Северо-Западного Кавказа (Рапопорт, 2014; 2014а; 2014б; 2016; Рапопорт, Цепкова, 2015) и в том числе с учетом микросайтной организации лесов (Гераськина, 2016б; 2018; Гераськина, Шевченко, 2018). Исследования люмбрикофауны проводились в лесах среднего течения р. Большая Лаба (Рапопорт, 2017; Рапопорт, Цепкова, 2019). В нашей работе представлен материал по населению люмбрицид от верховьев до нижнего течения р. Большая Лаба с детализацией распределения дождевых червей в летний период по основным местообитаниям, что имеет значение не только для выявления таксономического, но и функционального разнообразия дождевых червей на примере этих лесов.

Цель работы: оценка роли растительного покрова и выраженности основных элементов лесной мозаики в поддержании таксономического и функционального разнообразия дождевых червей, а также количественных параметров населения люмбрицид (численности, биомассы и демографического состояния в летний сезон) в лесном поясе бассейна р. Большая Лаба.

Задачи работы включали выявление закономерностей распределения видов и групп дождевых червей в зависимости от:

1) доминантов древесного яруса, определяющего состав и качество подстилки в разных типах леса;

2) доминантов растительного напочвенного покрова, определяющего микроусловия в подстилке почве;

3) присутствия крупного древесного валежа, как важного постоянного местообитания, так и стации переживания неблагоприятных условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевой материал собран в период с 22 мая по 2 июня 2017 г. в наиболее сохранившихся массивах предгорных и горных лесов бассейна р. Большая Лаба на территории Карачаево-Черкесской республики. В пределах Карачаево-Черкессии р. Большая Лаба протекает с юга на север между хребтами Аркасара, Загедан и Мнатацара. С юго-запада и запада р. Большая Лаба ограничена отрогами Главного Кавказского хребта и хребтом Закан, расчлененными глубокими лесистыми ущельями и долинами, по которым протекают многоводные притоки. Лесные массивы ущелий и долин защищены от проникновения холодных северных и северо-восточных ветров высокими горными хребтами, с юго-западной стороны открыт доступ влажным воздушным массам, проникающим с Черного моря. Климат умеренно-континентальный, влажный и мягкий, в среднем за год выпадает около 1000 мм осадков (Гвоздецкий, 1963).

Обследованы леса вблизи населенных пунктов Курджиново (левый берег Большой Лабы), Рожкао (р. Рожкао), Загедан (правый берег р. Большая Лаба), Пхия (правый берег р. Большая Лаба), Соленое (р. Угольная), Дамхурц и леса Дамхурцкого заказника (р. Шантацара) (рис. 1).

На изученной территории выполнено 126 геоботанических описаний на площадках 20 × 20 м (Заугольнова, Браславская, 2010), проведены количественные учеты дождевых червей; определены тип почвы (World..., 2015) и почвенные параметры (кислотность и текущие температура и влажность – электронный почвенный индикатор PH 300), плотность (измеритель плотности почвы – пенетрометр Wile Soil, стандарт ASAE S313.3), которые характеризуют условия обитания дождевых червей в период сбора материала и во многом определяют (в первую очередь влажность) количественные параметры (численность и биомассу) дождевых червей.

На основании доминантов древесного яруса выделены 4 основных типа леса, в которых в зависимости от напочвенного покрова выделены растительные сообщества. Темнохвойные леса (доминанты *Picea orientalis*, *Abies nordmanniana*) представлены щитовниково-мелкотравными, метрвопокровными и горноовсяницевыми растительными сообществами. Почвы лесные буроземы по гранулометрическому составу средне- и тяжелосуглинистые. Подстилка часто слабо выражена (0–3 см), представлена опадом пихты и

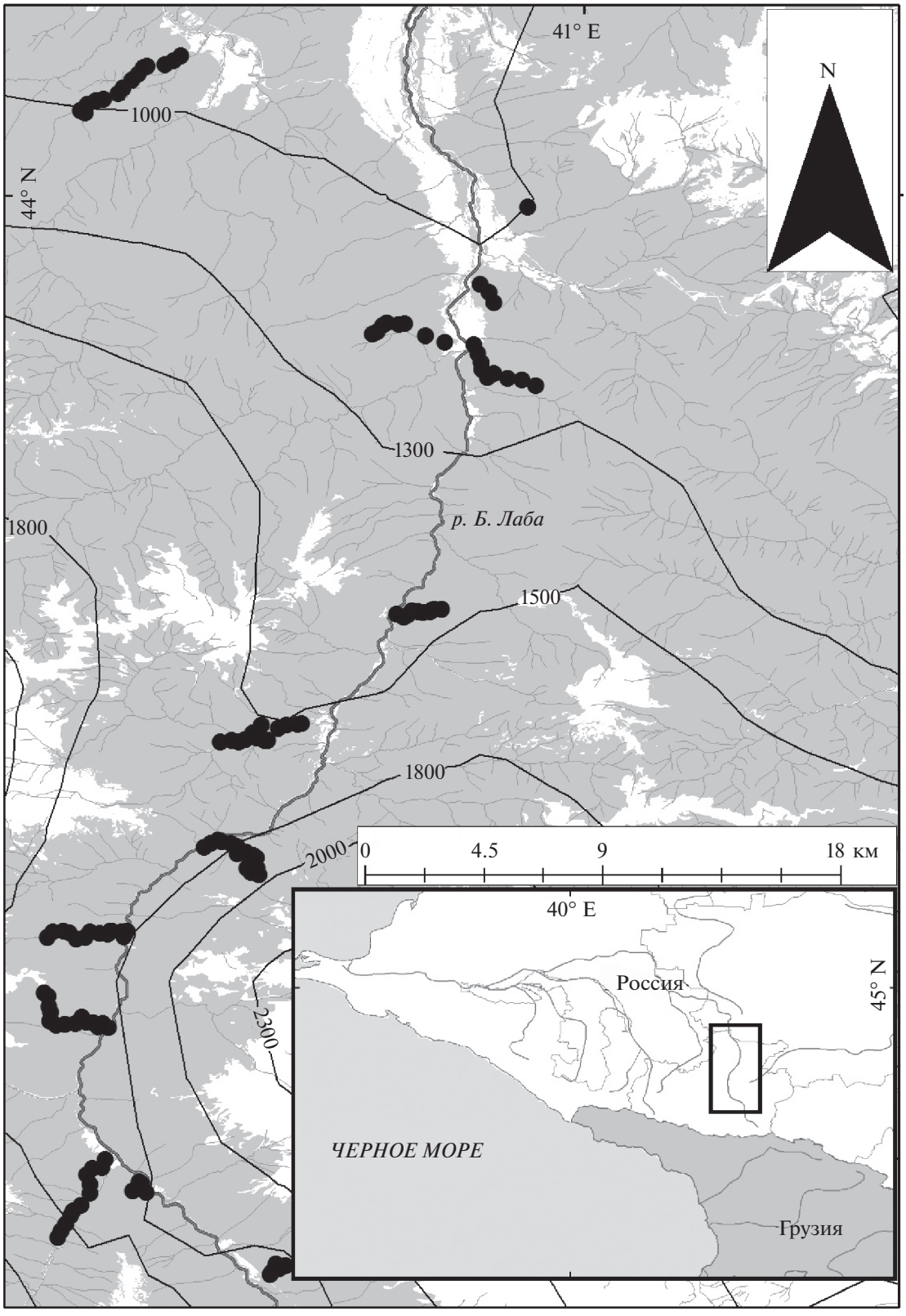


Рис. 1. Карта-схема мест учетов дождевых червей в лесном поясе бассейна р. Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ).

ели. Кислотность почвы 5.0–6.0, влажность 20–25%, температура 8–10°С, плотность 900–1900 кг/м^3.

Смешанные леса (доминанты *Fagus orientalis*, *Picea orientalis*, *Abies nordmanniana*) представлены щитовниково-мелкотравными, горноовсяницевыми и зеленомошными растительными сообществами. Почвы лесные буроземы, по гранулометрическому составу среднесуглинистые, иногда с признаками оглеения (World..., 2015). Подстилка выражена в средней степени (2–4 см), представлена опадом бука, пихты и ели. Кислотность почвы 5.5–6.0, влажность (30–35%), температура 7–10°С, плотность 900–1500 кг/м^3.

Буковые леса (доминант *Fagus orientalis*) представлены мелкотравными, мертвопокровными и рододендровыми сообществами. Почвы лесные буроземы по гранулометрическому составу среднесуглинистые. Подстилка хорошо выражена (4–10 см), представлена опадом бука. Кислотность почвы 6.0–6.5, влажность 30–40%, температура 7–10°С, плотность 700–1300 кг/м^3.

Среди широколиственных лесов с буком (доминанты *Carpinus betulus, Acer platanoides, Fagus orientalis, Quercus* sp.) выделены лещиново-разнотравные, мелкотравные и рододендровые сообщества. Почвы лесные буроземы по гранулометрическому составу средне- и легкосуглинистые. Подстилка умеренно выражена (2–4 см) представлена опадом бука, дуба, граба, клена. Кислотность почвы 6.0–6.5, влажность 35–40%, температура 8–11°С, плотность 600–1300 кг/м^3.

Кроме выделенных основных типов леса, фаунистические учеты дождевых червей проведены в черноольшаниках высокотравных и крупнопапоротниковых. Почвы в них лесные буроземы тяжелосуглинистые. Кислотность почвы 5.0–6.0, влажность 45–55%, температура 6–10°С, плотность 1500–2800 кг/м^3.

Во всех растительных сообществах каждого типа леса проведены количественные учеты дождевых червей в двух типах местообитаний: почва и валеж 2–3 стадий разложения. В каждом типе леса взято от 28 до 36 почвенных проб (в каждом растительном сообществе от 8 до 16) размером 25 × 25 см, глубиной 30–40 см; обследовали валеж 2–3-й стадий разложения (Спирин, Широков, 2002). Измеряли длину и диаметр стволов. В каждом типе леса обследовано от 6 до 12 участков стволов деревьев длиной 1 м, диаметром от 20 до 60 см. Поскольку дождевые черви в валеже 2–3-й стадий разложения не проникали внутрь гниющих стволов, а обитали главным образом под корой, результаты учетов пересчитывали на 1 м^2 как, в почве так и в валеже (Ashwood et al., 2019); для количественных расчетов червей в валеже использовали формулу площади боковой поверхности цилиндра (Гераськина, Шевченко, 2018).

Дождевые черви зафиксированы в 95% этиловом спирте. Биомасса червей определена путем взвешивания зафиксированных червей с наполненным кишечником на электронных весах. Видовой состав установлен по Кадастру и определителю дождевых червей фауны России (Всеволодова-Перель, 1997). Всего собрано и определено 650 особей. При сравнении выборок для выявления значимых различий использован непараметрический тест Краскелла-Уоллиса.

Ординация исследованных местообитаний с векторами почвенных характеристик (температура, влажность, кислотность, плотность почвы) проведена с помощью метода непрямого градиентного анализа на соответствие удаленному тренду и определением уровня корреляции (r) и уровня значимости (p) (Detrended Correspondence Analysis (DCA) в программах PC-ORD 5.0, SpeDiv, Past). Положение векторов определялось суммарной биомассой всех видов дождевых червей в почвенных пробах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе почвенно-зоологических исследований обнаружены 15 видов дождевых червей, которые принадлежат к четырем морфо-экологическим группам (Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1997) и четырем типам ареалов (Рапопорт, 2011, 2013) (табл. 1).

В темнохвойных (пихтово-еловых) лесах обитает 6 видов Lumbricidae, которые можно условно разделить на три морфо-экологические группы: подстилочные (*D. attemsi*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *D. octaedra*), собственно почвенные (*D. schmidti*, *A. jassensis*) и норный (*D. mariupolienis*). Численность и биомасса червей в пихто-ельниках щитовниково-мелкотравных значимо выше, чем пихто-ельниках мертвопокровных и горноовсяницевых (табл. 2).

Подстилочные виды *D. attemsi* и *Dendrodrilus rubidus tenuis* обнаружены преимущественно в валеже пихты 3-й стадии разложения (численность 12.0 ± 3.7 особей/м^2; биомасса 4.3 ± 0.5 г/м^2) и единично в валеже ели 3-й стадии разложения (численность 2.0 ± 0.7 особей/м^2, биомасса 1.3 ± ± 0.8 г/м^2). *D. attemsi* и *Dendrodrilus rubidus tenuis* не обнаружены в горизонте подстилки темнохвойных лесов. *D. octaedra* населяет как подстилку, так и валеж. Общая биомасса подстилочных видов в валеже выше, чем в почве (рис. 2).

Собственно почвенные виды обнаружены только в почве (в валеже не найдены) доля ювенильных особей выше, чем половозрелых (60 и 40% соответственно).

Норный вид *D. mariupolienis* обнаружен как в почве, так и в валеже под корой пихты 3-й стадии разложения в темнохвойном горноовсяницевом

Таблица 1. Видовой состав, типы ареала и морфо-экологические группы дождевых червей в основных типах леса бассейна Большой Лабы (Северо-Западный Кавказ)

Вид Lumbricidae	Ареал	Морфо-экологическая группа
Allolobophora chlorotica (Savigny 1826)	Палеарктический	Собственно почвенная
Dendrobaena schmidti (Michaelsen 1907)	Крымско-кавказский	Подстилочная, собственно почвенная
Dendrobaena mariupolienis Wyssotzky 1898		Норная
Dendrobaena attemsi Michaelsen 1902	Средиземноморский	Подстилочная
Dendrobaena hortensis (Michaelsen 1890)		
Dendrobaena veneta (Rosa 1886)		Почвенно-подстилочная
Aporrectodea jassyensis (Michaelsen 1891)		Собственно почвенная
Dendrobaena tellermanica Perel 1966	Восточноевро-азиатский	
Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen 1874)	Космополиты	Подстилочная
Eiseniella tetraedra tetraedra (Savigny 1826)		
Dendrobaena octaedra (Savigny 1826)		
Eisenia fetida (Savigny 1826)		Почвенно-подстилочная
Lumbricus rubellus Hoffmeister 1843		
Octolasion lacteum (Örley 1885)		Собственно почвенная
Aporrectodea rosea (Savigny 1826)		

сообществе. Единичные ходы этого вида и копролиты на поверхности почвы были отмечены и в темнохвойных щитовниково-мелкотравных растильных сообществах.

В смешанных (буково-пихтовые и буково-еловые) лесах обитает 8 видов Lumbricidae, которых можно условно разделить на три морфо-экологические группы: подстилочные (*D. attemsi*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *D. octaedra*, *D. hortensis*, *D. schmidti*), собственно почвенные (*D. schmidti*, *A. jassensis*, *O. lacteum*), почвенно-подстилочный (*E. fetida*). Наиболее высокие показатели численности, био-

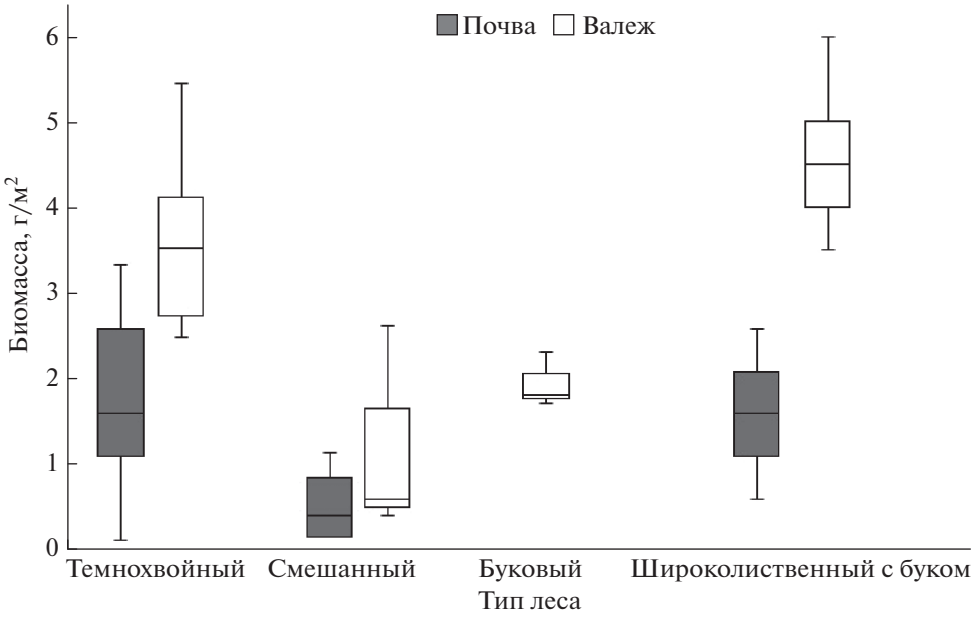


Рис. 2. Биомасса подстилочных видов дождевых червей в основных типах леса бассейна р. Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ).

Таблица 2. Численность (особей/м^2, $X \pm SE$) и общая биомасса (г/м^2, $X \pm SE$) дождевых червей в почвах основных типов леса бассейна реки Большая Лаба

Вид	Тип леса											
	темнохвойный ($N = 28$)			смешанный ($N = 28$)			буковый ($N = 34$)			широколиственный с буком ($N = 36$)		
	щитовниково-мелкотравный ($N = 12$)	мертвопокровный ($N = 8$)	горноовсянищевый ($N = 8$)	щитовниково-мелкотравный ($N = 10$)	горноовсянищевый ($N = 9$)	зеленомошный ($N = 9$)	мелкотравный ($N = 16$)	мертвопокровный ($N = 10$)	рододендровый ($N = 8$)	лещиново-разнотравный ($N = 16$)	мелкотравный ($N = 12$)	рододендровый ($N = 8$)
D. attemsi	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Dendrodrilus rubidus tenuis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
D. octaedra	**15.0 ± ± 4.1[a, b]**	**6.0 ± ± 0.1[a, b]**	**8.0 ± ± 1.1[a, b]**	3.0 ± ± 2.1	2.0 ± ± 0.9	+	+	+	+	+	+	+
D. hortensis	0	0	0	1.5 ± ± 1.5	0	0	0	0	0	0	0	0
D. schmidti подстилочная форма	0	0	0	0	2.5 ± ± 1.7	0	0	0	0	4.5 ± ± 1.1	0	0
E. fetida	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
D. tellermanica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.0 ± ± 4.4	0	0
Al. chlorotica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.0 ± ± 0.5	0	0
D. schmidti собственно почвенная форма	11.0 ± ± 4.5	8.5 ± ± 0.1	12.9 ± ± 2.3	16.9 ± ± 2.8[a]	8.9 ± ± 1.1	8.9 ± ± 0.3	**28.0 ± ± 4.5[b]**	**25.0 ± ± 6.5[b]**	**20.5 ± ± 0.8[b]**	**35.0 ± ± 5.8[b]**	**34.0 ± ± 9.9[b]**	**35.0 ± ± 8.5[b]**
A. jassensis	9.0 ± ± 2.0	4.5 ± ± 3.1	6.9 ± ± 1.0	9.4 ± ± 3.3	11.5 ± ± 0.3	6.1 ± ± 0.5[a]	16.2 ± ± 4.9	12.2 ± ± 4.3	8.5 ± ± 0.9[a]	**43.5 ± ± 11.0[a]**	**33.5 ± ± 12.9**	**21.5 ± ± 8.5**
D. mariupolienis	++	++	2.0 ± ± 1.0	0	0	0	2.0 ± ± 0.7	++	++	4.0 ± ± 3.7	++	0
O. lacteum	0	0	0	0	2.0 ± ± 1.0[b]	0	0	0	0	**10.0 ± ± 3.4[b]**	0	0
Общая численность	35.0 ± ± 4.5	19.0 ± ± 2.2[a]	29.8 ± ± 3.3	30.8 ± ± 5.5	26.9 ± ± 3.8	15.0 ± ± 0.3[a]	46.2 ± ± 5.6[a]	37.8 ± ± 4.1	29.0 ± ± 4.3	**106.0 ± ± 14.3[a, b]**	**69.5 ± ± 10.2[b]**	**56.5 ± ± 10.9[b]**
Общая биомасса	18.0 ± ± 4.8	8.9 ± ± 0.5[a]	15.4 ± ± 1.5	**22.4 ± ± 3.5[a]**	14.1 ± ± 3.1	14.0 ± ± 0.6	**25.2 ± ± 6.4[a]**	19.2 ± ± 1.6	19.8 ± ± 0.8	**41.0 ± ± 8.6[a]**	**33.0 ± ± 6.5[b]**	**25.0 ± ± 2.5[b]**

Примечания. + вид найден только в валеже, ++ – отмечены ходы вида в почве.
[a] Показатели значимо различаются в сообществах одного типа леса (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).
[b] Показатели значимо различаются в сравнении с другими типами леса (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

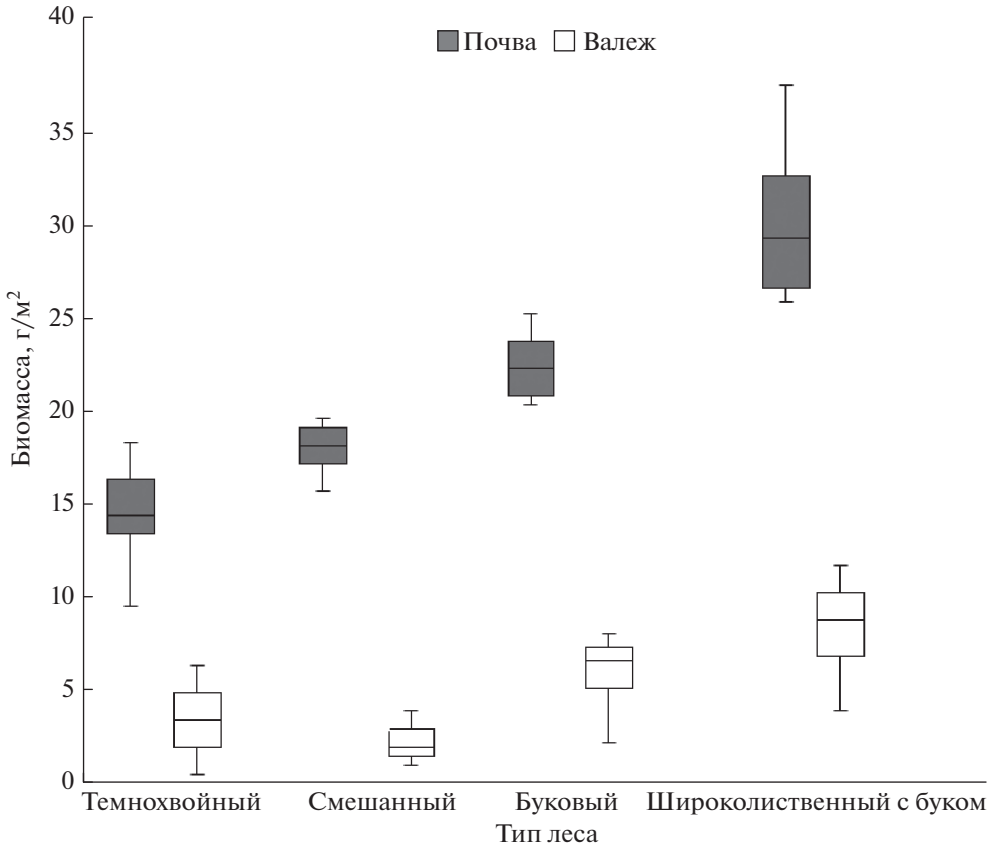


Рис. 3. Биомасса собственно почвенных видов дождевых червей в основных типах леса бассейна р. Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ).

массы и разнообразия червей выявлены в смешанных щитовниково-мелкотравных растительных сообществах; в смешанных зеленомошных и горноовсяницевых сообществах количественные показатели значимо ниже (табл. 2).

Подстилочные виды *D. attemsi* и *Dendrodrilus rubidus tenuis* выявлены только в валеже, не найдены в горизонте подстилке. Численность и биомасса их в валеже пихты (8.5 ± 0.7 особей/м^2, биомасса 2.5 ± 0.6 г/м^2) выше, чем в валеже бука (3.0 ± 0.5 особей/м^2; биомасса 1.5 ± 0.6 г/м^2). *D. octaedra* населяет как горизонт подстилки, так и валеж (преимущественно пихты). Редкая подстилочная форма *D. schmidti* обнаружена в горизонте подстилки только буково-пихтового горноовсяницевого леса. *D. hortensis* обнаружен в подстилке буково-елового щитовниково-мелкотравного сообщества. Общая биомасса подстилочных видов в смешанных лесах в подстилке выше, чем в валеже (рис. 2).

Почвенно-подстилочный вид *E. fetida* (половозрелые особи) найден в валеже ели 3-й стадии разложения в буково-пихтовом щитовниково-мелкотравном лесу. Других находок данного вида не было в ходе исследований лесов бассейна р. Большая Лаба.

Собственно почвенные виды обитают как в почве, так и в валеже, в почве их биомасса значимо выше, чем в валеже (рис. 3). *D. schmidti* и *A. jassensis* встречены во всех типах растительных сообществ смешанных лесов, *O. lacteum* – только в буково-еловом мертвопокровном сообществе (табл. 2).

Доля половозрелых червей как в почве, так и в валеже смешанных лесов выше, чем ювенильных (рис. 4).

В буковых лесах обитает 6 видов Lumbricidae, которых можно условно разделить на три морфо-экологические группы: подстилочные (*D. attemsi*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *D. octaedra*), собственно почвенные (*D. schmidti*, *A. jassensis*) и норные (*D. mariupolienis*). Численность и биомасса червей в буковых мелкотравных сообществах значимо выше, чем в буковых мертвопокровных и буковых рододендровых сообществах (табл. 2).

Группа подстилочных видов обнаружена только в валеже (табл. 1). Подстилочные виды обитают под корой бука 2–3-й стадий разложения, численности и биомасса их низкие (5.0 ± 1.7 осо-

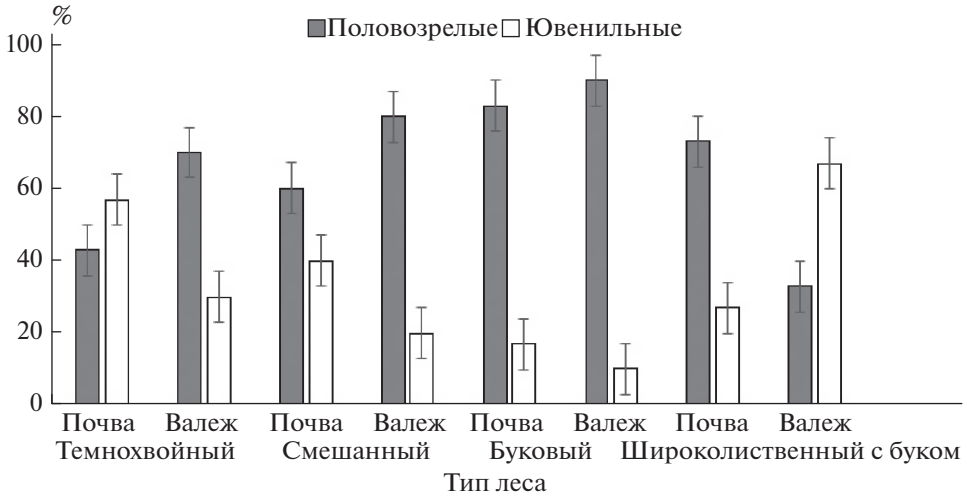


Рис. 4. Доля по численности (%) половозрелых и ювенильных дождевых червей в почве и валеже основных типов леса бассейна р. Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ).

бей/м^2, 2.3 ± 0.5 г/м^2), почти 80% составляют половозрелые особи.

Группа собственно почвенных червей в почве составляет 98% от общей численности дождевых червей и 70% от их общей биомассы. Собственно почвенные виды более многочисленны в буковых мелкотравных сообществах (табл. 2). Собственно почвенные виды найдены в валеже бука 3-й стадии разложения (рис. 3). Как в почве, так и в валеже большая часть особей (80%) – половозрелые.

Норный вид *D. mariupolienis* найден только в почве букового мелкотравного сообщества, кроме того, ходы этого вида отмечены в буковых мертвопокровных и буковых рододендровых лесах.

В буковых лесах бóльшую часть червей, населяющих почву и валеж, составляют половозрелые особи (рис. 4).

В широколиственных лесах с буком обитает 10 видов Lumbricidae, которых можно условно разделить на три морфо-экологические группы: подстилочные (*D. attemsi*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *D. octaedra*, *D. schmidti*), собственно почвенные (*D. schmidti*, *A. jassensis*, *D. tellermanica*, *O. lacteum*, *Al. chlorotica*) и норные (*D. mariupolienis*). Численность, биомасса и разнообразие червей значимо выше в растительных сообществах широколиственных лесов с буком лещиново-разнотравных в сравнении с мелкотравными и рододендровыми сообществами (табл. 2).

Подстилочные виды: *D. attemsi*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *D. octaedra* обнаружены только в валеже. Наиболее высокие показатели их численности выявлены в валеже клена и дуба 2–3 стадий разложения (15–20 особей/м^2). Подстилочная форма *D. schmidti* найдена в подстилке буково-грабово-кленового лещиново-разнотравного сообщества. В этой группе более 50% особей – ювенильные черви.

В группе собственно почвенных видов 60% численности составляют *D. schmidti* и *A. jassensis*. Они обитают в почве и частично в валеже разных типов широколиственных лесов с буком. *D. tellermanica* и *Al. chlorotica* обнаружены только в почве лещиновых и лещиново-разнотравных сообществ. В валеже эти виды не найдены. *O. lacteum* обитает в почве лещиново-разнотравных растительных сообществ. Бóльшая часть населения собственно почвенных видов представлена половозрелыми особями.

Норный вид *D. mariupolienis* обитает в почве грабово-буковых лещиново-разнотравных сообществ. Обнаружены как половозрелые, так и ювенильные особи. Ходы в почве отмечены в широколиственных лесах с буком мелкотравных и рододендровых.

В целом, в данных типах леса бóльшая часть червей в почве – половозрелые особи, в валеже – ювенильные особи (рис. 4).

При обследовании черноольшаников обнаружены виды, не выявленные в ходе учетов в буковых, темнохвойных, смешанных и широколиственных лесах: подстилочный вид – *Eiseniella tetraedra tetraedra*, почвенно-подстилочные – *D. veneta* и *L. rubellus* и собственно почвенный – *A. rosea*. Кроме того, в черноольшаниках обитает собственно почвенная форма *D. schmidti*, другие виды люмбрицид в черноольшаниках не обнаружены.

ОБСУЖДЕНИЕ

В выделенных типах леса население дождевых червей различается по видовому составу, составу морфо-экологических групп, количественным

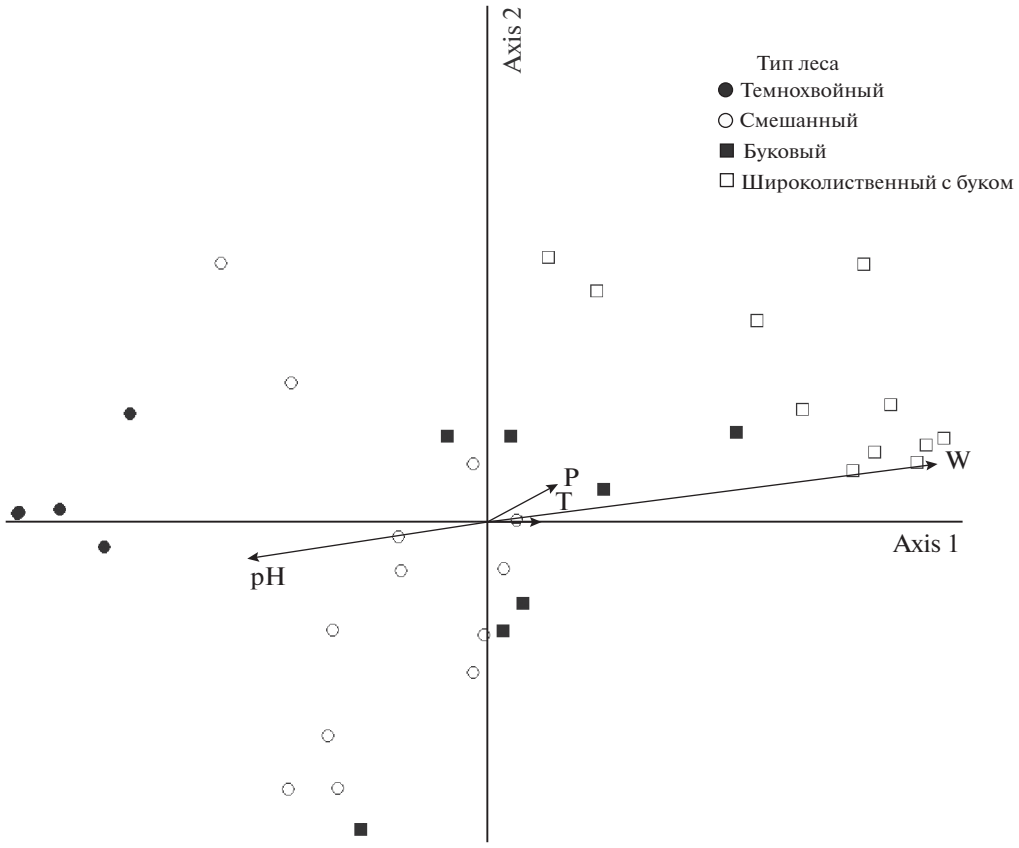


Рис. 5. Ординация пробных площадей по параметру биомассы дождевых червей в основных типах леса в первых двух осях DCA с векторами почвенных характеристик (температура –T, влажность – W, кислотность – pH, плотность – P).

характеристикам (численности и биомассе). Из 15 обнаруженных видов дождевых червей, 13 ранее указывались для лесов бассейна р. Большая Лаба (Рапопорт, 2017; Рапопорт, Цепкова, 2019). В наших исследованиях не выявлен *A. c. trapezoides* (Duges 1828), поскольку в большей степени приурочен к луговым биотопам (Рапопорт, 2017). Два вида отмечены нами впервые для этой территории: *Al. chlorotica* и *D. mariupolienis*. Несмотря на то, что *Al. chlorotica* широко распространен в Палеарктике, обычен в Закавказье, на Северо-Западном Кавказе встречается редко (Квавадзе, 1985), но высокие способности к расселению этого вида отмечены ранее (Всеволодова-Перель, 1997). Напротив, крымско-кавказский эндемик *D. mariupolienis* широко распространен на Северо-Западном Кавказе, но не встречен за пределами ареала, вероятно, не был отмечен ранее на этой территории из-за сложности учета норной группы видов, обитающих на больших глубинах.

Основополагающими для жизнедеятельности дождевых червей принято считать почвенные характеристики, которые в лесных почвах, помимо климата, рельефа и свойств материнской породы во многом определяются составом наземной растительности (Wedin, Tilman, 1990; Muys et al., 1992; Pastor et al., 1993; Binkley, Giardina, 1998). В нашем исследовании, согласно ординационной диаграмме (рис. 5), прежде всего различия влажности и кислотности оказались значимыми для распределения дождевых червей (длина вектора отражает степень корреляции почвенных показателей с осями). Ординация пробных площадей по параметру биомассы дождевых червей в четырех типах леса и почвенным характеристикам показывает приуроченность дождевых червей к умеренно влажным почвам широколиственных лесов с буком и буковым лесам. Показатель кислотности почв оказывает влияние на биомассу дождевых червей в смешанных и темнохвойных лесах, где выше кислотность (pH 5.0–6.0) чем в других типах леса, а биомасса червей значимо ниже (табл. 2). Показатели плотности почвы и температуры оказались менее значимы чем показатели кислотности и влажности для распределения дождевых червей и более благоприятны в смешанных лесах с буком и буковых лесах (рис. 5).

Показатель влажности почвы оказался более значимым в буковых и широколиственных лесах

с буком (рис. 5). Благодаря влиянию бука восточного существенно уменьшается эвапотранспирация в этих лесах (Qulehle et al., 2006; Gebauer, 2010), как за счет меньшего испарения влаги с поверхности листьев (Backes, Leuschner, 2000; Kecher et al., 2009), так и за счет более мощной подстилки, которая также препятствует испарению влаги из почвы.

Более высокая кислотность подстилки и почвы в темнохвойных лесах (Shleynis, 1965; Noirfalise, Vanesse, 1975) связана с тем что опад преимущественно молодых деревьев пихты и ели способствует подкислению органогенных горизонтов (Орлова и др., 2011), что, в сочетании с низкой влажностью почв оказывает существенное влияние на снижение биомассы дождевых червей.

Влияние древесной растительности на свойства почвы, обеспечивающие трофические и топические условия для почвенной макрофауны, реализуется также через листовой опад и древесный отпад. В нашем исследовании наиболее высокие показатели видового разнообразия и биомассы дождевых червей выявлены в широколиственных лесах с буком, наименьшие – в темнохвойных лесах; смешанные и буковые леса занимают промежуточное положение.

Роль листового опада древесных растений в формировании трофических и топических условий для почвенной макрофауны хорошо изучена. В темнохвойных лесах отмечается высокое содержание вторичных метаболитов (полифенолов, танинов, лигнина), в опадающей хвое деревьев, которые подавляют развитие почвенных беспозвоночных за счет ингибирования кишечных энзимов (Schultz et al., 1992; Lavelle et al., 1993). Однако в настоящее время приводятся доказательства того, что в кишечнике дождевых червей синтезируются поверхностно-активные метаболиты (drilodefensins), нейтрализующие ингибирующее действие полифенолов (Liebeke et al., 2015). Вероятно, благодаря этим механизмам дождевые черви могут перерабатывать медленно разлагаемый опад и обитать в хвойных лесах. В темнохвойных лесах среднего течения р. Большая Лаба отмечены преимущественно подстилочные черви (Рапопорт, 2017). В нашем исследовании группа подстилочных видов также приурочена в основном к темнохвойным лесам (табл. 2; рис. 2), кроме того, в меньшей численности, чем в других типах леса выявлены собственно почвенные и норные черви.

Наиболее благоприятные трофические условия для дождевых червей формируются в широколиственных лесах, известно, что в насаждениях клена и ясеня биомасса червей в несколько раз выше, чем в хвойных, дубовых или буковых сообществах (Перель, 1979; Reich et al., 2005; Suarez et al., 2006). В настоящее время ряд исследований показывает преимущество смешанного опада (лиственных и хвойных видов деревьев) для почвенной макрофауны (Hättenschwiler, Gasser, 2005; Sariyildiz, Küçük, 2008), т.к. опад хвойных (также опад дуба и бука) медленно разлагается и служит благоприятным местообитанием для подстилочной группы макрофауны, а доступный быстро разлагаемый опад лиственных – источником питательных веществ и энергии (Sayad et al., 2012). В горных лесах национального парка Хайних (Тюрингия, Германия) показано, что биомасса и функциональное разнообразие дождевых червей напрямую коррелируют с разнообразием состава древостоя и, напротив, в монодоминантных буковых лесах обитает только одна группа подстилочных червей (Cesarz et al., 2007). В нашем исследовании в буковых лесах обнаружены преимущественно собственно почвенные виды, как и по данным о населении дождевых червей в среднем течении р. Большая Лаба (Рапопорт, 2017), кроме того, выявлены подстилочные и норные виды, но они малочисленны.

Роль древесного отпада для поддержания устойчивого состояния населения дождевых червей в лесных сообществах исследована значительно меньше, чем почв. При этом в конце XX века были выделены “древесные” виды дождевых червей, обитающие, главным образом, под корой и в стволах гниющих деревьев (Bouche, 1972; Lee, 1985), и была выделена “люмбрицидная” стадия разложения древесины (Мамаев, 1960). Недавние исследования показывают, что ряд видов и даже групп дождевых червей часто остаются незамеченными при обследовании лесов, если исследователи не принимают во внимание такие местообитания как мертвая (Гераськина, 2016; 2016а; Воробейчик и др. 2018; Hendrix, 1996; Schmidt et al., 2015) и даже живая древесина (Römbke et al., 2017). Так, вид *D. attemsi* был исключен из категории “редких” в Ирландии после детального изучения беспозвоночных в мертвой древесине (Schmidt et al., 2015). Вид *Allolobophoridella eiseni* в буковых лесах Германии был обнаружен с помощью эклекторных ловушек на живых стволах деревьев в осенних и зимних учетах (Römbke et al., 2017). Поскольку наиболее тесно связаны с древесиной подстилочные виды (*Dendrodrilus rubidus tenuis*, *D. attemsi*, *D. octaedra*), в первую очередь, именно эта группа может быть неверно учтена. В нашей работе показано, что в весенне-летний сезон *Dendrodrilus rubidus tenuis* и *D. attemsi* во всех типах леса обнаруживаются только в мертвой древесине и не выявляются при разборе стандартных почвенных проб. *D. octaedra* встречается как в почве, так и в валеже (табл. 2). При этом биомасса подстилочных видов в валеже часто значимо выше, чем в горизонте подстилки (рис. 2), встречаются как половозрелые, так и ювенильные особи. Кроме подстилочных видов,

в валеже часто обнаруживаются собственно почвенные и реже норные виды, как правило, только половозрелые особи, которые заселяют валеж при благоприятных условиях влажности (Гераськина, Шевченко, 2018). Биомасса собственно почвенных видов в несколько раз меньше в валеже, чем в почве во всех типах леса (рис. 3).

Роль напочвенного покрова в формировании населения дождевых червей представлена в небольшом числе работ (Babel et al., 1992; Curry, Schmidt, 2007; Campana et al., 2002; Milcu et al., 2008). В нашем исследовании показано, что во всех типах леса можно выделить растительные сообщества с богатым видовым составом, представленностью всех морфо-экологических групп, высокой численностью и биомассой дождевых червей: мелкотравные, щитовниково-мелкотравные, разнотравные, лещиново-разнотравные сообщества и, наоборот, растительные сообщества с низкими численностью, биомассой и разнообразием дождевых червей: мертвопокровные, зеленомошные и рододендровые (табл. 2). В первой группе сообществ обитают представители всех морфо-экологических групп дождевых червей. Во второй группе сообществ, как правило, сохраняются только собственно почвенные виды, норные встречены редко, подстилочные обитают только в валеже. На примере буковых лесов Франции показана пространственная неоднородность в населении дождевых червей в зависимости от напочвенного покрова: в мертвопокровных лесах (подстилку формирует исключительно опад бука) обитают только собственно почвенные черви; в лесах с папоротниками и мелкотравьем (чаще всего злаки) обитает несколько морфо-экологических групп дождевых червей (Campana et al., 2002). Химические свойства травянистой растительности оказывают прямое и косвенное влияние на почвенных сапрофагов. Известно, что норные черви способны усваивать не только отмершие, но и живые надземные части растений (Needham, 1957; van Rhee, 1963; Schönholzer, 1999). Опосредованное влияние состав травянистого яруса оказывает и на подстилочные, собственно почвенные и почвенно-подстилочные группы дождевых червей – высокое содержание хорошо растворимых углеводов в отмирающих частях надземной растительности обеспечивает хорошие трофические условия всем группам дождевых червей, питающихся как в почве, так и на поверхности (Satchell, 1967). В нашем исследовании среди всего ряда растительных сообществ наиболее благоприятные трофические условия формируются в лещиново-разнотравных широколиственных лесах с буком, где отмечены наибольшее разнообразие и биомасса люмбрицид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лесах бассейна р. Большая Лаба население дождевых червей представлено подстилочными, собственно почвенными и норными видами. Почвенно-подстилочные виды встречаются редко. Биомасса подстилочных видов в валеже во всех типах леса выше, чем в горизонте подстилки. Собственно почвенные виды – самая многочисленная группа люмбрицид горно-лесного пояса – обитают в почве во всех типах леса, при благоприятных условиях расселяются и во фрагменты гнилой древесины. Норные виды в ходе учетов встречаются реже, но следы их жизнедеятельности (копролиты) и ходы в почве представлены практически во всех типах леса и растительных сообществах.

Наибольшее видовое разнообразие и биомасса дождевых червей выявлены в широколиственных лесах с буком, наименьшие показатели – в темнохвойных лесах; смешанные и буковые леса занимают промежуточное положение. В широколиственных лесах с буком и буковых лесах формируются оптимальные условия влажности, кислотности почвы для обитания разных групп дождевых червей. В широколиственных и смешанных лесах отмечены наиболее благоприятные трофические и топические условия. Среди растительных сообществ всех типов леса большей степени дождевыми червями заселены мелкотравные, щитовниково-мелкотравные, разнотравные и лещиново-разнотравные сообщества, менее заселены – мертвопокровные, зеленомошные и рододенровые сообщества.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН № АААА-А18-118052400130-7, материал собран за счет гранта Российского научного фонда (16-17-10284).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Нестеркова Д.В., Гребенников М.Е., Нестерков А.В., 2018. Восстановление сообществ почвенной мезофауны после прекращения промышленных выбросов // Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Проблемы почвенной зоологии 22–26 октября 2018. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. С. 54.

Всеволодова-Перель Т.С., 1997. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука. 101 с.

Гвоздецкий Н.А., 1963. Кавказ. Очерк природы. М.: Географгиз. 264 с.

Гераськина А.П., 2016. Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Т. 1. № 2. С. 1–9.

Гераськина А.П. 2016а. Население дождевых червей (Lumbricidae) в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Зоологический журнал. Т. 95. № 4. С. 394–405.

Гераськина А.П., 2016б. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды зоологического института РАН. № 4. С. 450–466.

Гераськина А.П., 2018. Динамика комплекса дождевых червей в ходе послерубочных сукцессий в лесах Северо-Западного Кавказа // Вопросы лесной науки. Т. 1. № 1. С. 1–14.

Гераськина А.П., Шевченко Н.Е., 2018. Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника // Лесоведение. № 6. С. 464–478.

Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю., 2010. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. М.: Товарищество научных изданий КМК. 383 с.

Квавадзе Э.Ш., 1985. Дождевые черви (Lumbricidae) Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 283 с.

Мамаев Б.М., 1960. Зоологическая оценка стадий естественного разрушения древесины // Известия АН СССР. Серия биологическая. № 4. С. 610–617.

Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В., 2011. Мозаичность лесных биогеоценозов и плодородие почв // Лесоведение. № 6. С. 39–48.

Перель Т.С., 1979. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука. 272 с.

Рапопорт И.Б., 2011. Сезонная активность дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) субальпийского пояса Центрального Кавказа // Известия Самарского НЦ РАН. Т. 13. № 5. С. 148–151.

Рапопорт И.Б., 2013. Высотное распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в центральной части Северного Кавказа // Зоологический журнал. № 1. С. 3–10.

Рапопорт И.Б., 2014. Биотопическое распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Тебердинской заповедной территории с наиболее высокой степенью охраны (Архызский участок, Северо-Западный Кавказ) // Современные проблемы ООПТ и пути их решения. Материалы межрег. науч.-практ. конф. Воронеж: изд-во Воронежского гос. университета. С. 214–218.

Рапопорт И.Б., 2014а. Фауна и структура населения дождевых червей (Lumbricidae) в лесных сообществах Тебердинского заповедника и прилегающих территорий (Северо-Западный Кавказ) // Проблемы почвенной зоологии. Материалы XVII Всероссийского совещания по почвенной зоологии, посвященного 75-летию со дня рождения член-корреспондента РАН Д.А. Криволуцкого. С. 176–178.

Рапопорт И.Б., 2014б. Фауна, структура сообществ и высотно-поясное распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) центральной части кубанского варианта поясности (Северо-Западный Кавказ, Республика Адыгея) // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия 4: Естественно-математические и технические науки. Т. 147. № 4. С. 77–84.

Рапопорт И.Б., 2016. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) буферной зоны восточного отдела Кавказского заповедника (Северо-Западный Кавказ) // Природа, наука, туризм в ООПТ. Материалы международной юбилейной научной конференции, посвященной 20-летию Рицинского реликтового национального парка. С. 155–161.

Рапопорт И.Б., 2017. Видовой состав и биотопическая приуроченность дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) среднего течения р. Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ) // Горные экосистемы и их компоненты. Материалы VI Всероссийской конференции с международным участием, посвященной Году экологии в России и 100-летию заповедного дела в России. С. 109–110.

Рапопорт И.Б., Цепкова Н.Л., 2015. Структура населения и топические преферендумы дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах эталонных лесных формаций бассейнов рек Теберда и Большой Зеленчук (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) // Изв. Самарского научного центра РАН. Т. 17. № 6. С. 33–39.

Рапопорт И.Б., Цепкова Н.Л., 2019. Население дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) бассейна среднего течения реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ, буферная зона Кавказского Заповедника) // Зоологический журнал. Т. 98. № 5. С. 485–503.

Спирин В.А., Широков А.И., 2002. Особенности гумификации валежа в ненарушенных пихтово-еловых лесах Нижегородской области // Микология и фитопатология. Т. 36. № 3. С. 25–31.

Ashwood F., Vanguelova E.I., Benham S., Butt K.R., 2019. Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood // Forest Ecosystems, V. 6. № 1. P. 1–12.

Babel U., Ehrmann O., Krebs M., 1992. Relationships between earthworms and some plant species in a meadow // Soil Biology and Biochemistry. V. 24. № 12. P. 1477–1481.

Backes K., Leuschner C., 2000. Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought // Canadian Journal of Forest Research. V. 30. P.335–346.

Binkley D.A.N., Giardina C., 1998. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions // Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks. Dordrecht, Springer. P. 89–106.

Bouche M.B., 1972. Lombriciens de France. Ecologie et systematique. Paris: INRA. 671 p.

Bouche M.B., 1977. Strategies lombriciennes // Ecological Bulletins. № 25. P. 122–132.

Campana C., Gauvin S., Ponge J.F., 2002. Influence of ground cover on earthworm communities in an unmanaged beech forest: linear gradient studies // European Journal of Soil Biology. V. 38. № 2. P. 213–224.

Cesarz S., Fahrenholz N., Migge-Kleian S., Platner C., Schaefer M., 2007. Earthworm communities in relation

to tree diversity in a deciduous forest // European Journal of Soil Biology. V. 43. P. 61–67.

Cortez J., 1998. Field decomposition of leaf litters: relationships between decomposition rates and soil moisture, soil temperature and earthworm activity // Soil Biology and Biochemistry. V. 30. № 6. P. 783–793.

Curry J.P., Schmidt O., 2007. The feeding ecology of earthworms – a review // Pedobiologia. V. 50. № 6. P. 463–477.

Gebauer T., 2010. Water turnover in species-rich and species-poor deciduous forests: xylem sap flow and canopy transpiration. PhD thesis. Göttingen: University of Göttingen. 128 p.

Hättenschwiler S., 2005. Effects of tree species diversity on litter quality and decomposition. Forest diversity and function: temperate and boreal systems. Ecological Studies. Ed. *Scherer-Lorenzen M., Kohler C., Schulze E.-D.* Heidelberg: Springer. V. 176. P. 149–164.

Hättenschwiler S., Gasser P., 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 102. № 5. P. 1519–1524.

Hendriksen N.B., 1990. Leaf litter selection by detritivore and geophagous earthworms // Biology and Fertility of Soils. V. 10. № 1. P. 17–21.

Hendrix P.F., 1996. Earthworms, biodiversity, and coarse woody debris in forest ecosystems of the southeastern USA // Proceedings of the Workshop on Coarse Woody Debris in Southern Forests: Effects on Biodiversity. General Technical Report № SE-94. USDA Forest Service, Athens, GA. P. 43–48.

Jacob M., Weland N., Platner C., Schaefer M., Leuschner C., Thomas F.M., 2009. Nutrient release from decomposing leaf litter of temperate deciduous forest trees along a gradient of increasing tree species diversity // Soil Biology and Biochemistry. V. 41. № 10. P. 2122–2130.

Kecher P., Gebauer T., Horna V., Leuschner C., 2009. Leaf water status and stem xylem flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with contrasting water use strategies // Annals of Forest Science. V. 66. P. 101–115.

Lavelle P., 1988. Earthworm activities and the soil system // Biology and fertility of soils. V. 6. № 3. P. 237–251.

Lavelle P., Blanchart E., Martin A., Martin S., Spain A., 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics // Biotropica. V. 25. № 2. P. 130–150.

Lee K.E., 1985. Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use. New York: Academic press. P. 211–221.

Liebeke M., Strittmatter N., Fearn S., Morgan A.J., Kille P. et al., 2015. Unique metabolites protect earthworms against plant polyphenols // Nature communications. V. 6. P. 7869.

Milcu A., Partsch S., Scherber C., Weisser W.W., Scheu S., 2008. Earthworms and legumes control litter decomposition in a plant diversity gradient // Ecology. V. 89. № 7. P. 1872–1882.

Muys B., Lust N., Granval P.H., 1992. Effects of grassland afforestation with different tree species on earthworm communities, litter decomposition and nutrient status // Soil biology and biochemistry. V. 24. № 12. P. 1459–1466.

Needham A.E., 1957. Components of nitrogenous excreta in the earthworms *Lumbricus terrestris*, L. and *Eisenia foetida* (Savigny) // Journal of Experimental Biology. V. 34. № 4. P. 425–446.

Noirfalise A., Vanesse R., 1975. Consequenses de la monoculture des conifères pour la conservation des sols et pour le bilan hydrologique. Bruxelles: Association des Espaces Verts. 44 p.

Pastor J., Dewey B., Naiman R.J., McInnes P.F., Cohen Y., 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park // Ecology. V. 74. № 2. P. 467–480.

Qulehle F., Hofmeister J., Cudlin P., Hruska J., 2006. The effect of reduced atmospheric deposition on soil solution chemistry at a site subjected to long-term acidification, Nacetin, Czech Republic // Science of the Total Environment. V. 370. № 2-3. P. 532–544.

Reich P.B., Oleksyn J., Modrzynski J., Mrozinski P., Hobbie S.E. et al., 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species // Ecology letters. V. 8. № 8. P. 811–818.

Römbke J., Blick T., Dorow W.H.O., 2017. *Allolobophoridella eiseni* (Lumbricidae), a truly arboreal earthworm in the temperate region of Central Europe // Soil Organisms. V. 89. P. 75–84.

Sariyildiz T., Küçük M., 2008. Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics // Turkish journal of Agriculture and Forestry. V. 32. № 6. P. 547–559.

Satchell J.E., 1967. Lumbricidae. Soil biology. Ed. *A. Burges, F. Raw*. London: Academic Press. P. 259–322.

Sayad E., Hosseini S.M., Hosseini V., Salehe-Shooshtari M.H., 2012. Soil macrofauna in relation to soil and leaf litter properties in tree plantations // Journal of Forest Science. V. 58. № 4. P. 170–180.

Schelfhout S., Mertens J., Verheyen K., Vesterdal L., Baeten L. et al., 2017. Tree species identity shapes earthworm communities // Forests. V. 8. № 3. P. 85–105.

Scheu S., 2005. Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes. Forest diversity and function: temperate and boreal systems. Ecological Studies. Ed. *M. Scherer-Lorenzen, C. Köhler, E.-D. Schulze*. Heidelberg: Springer. V. 176. P. 211–233.

Schmidt O., Shutenko G.S., Keith A.M., 2015. Multiple records confirm presence of *Dendrobaena attemsi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in Ireland // Irish Naturalists' Journal. V. 34. P. 110–112.

Schönholzer F., Hahn D., Zeyer J., 1999. Origins and fate of fungi and bacteria in the gut of *Lumbricus terrestris* L. studied by image analysis // FEMS Microbiol. Ecol. V. 28. P. 235–248.

Schultz J.C., Hunter M.D., Appel H.M., 1992. Antimicrobial activity of polyphenols mediates plant-herbivore interactions // Plant polyphenols. Boston: Springer. P. 621–637.

Shleynis R.I., 1965. Difference in soil formation beneath spruce and oak forests in Northwestern USSR // Soviet Soil Science-USSR. № 3. P. 226.

Suarez E.R., Fahey T.J., Yavitt J.B., Groffman P.M., Bohlen P.J., 2006. Patterns of litter disappearance in a northern

hardwood forest invaded by exotic earthworms // Ecological Applications. V. 16. № 1. P. 154–165.

Szlavecz K., Chang C.H., Bernard M.J., Pitz S.L., Xia L. et al., 2018. Litter quality, dispersal and invasion drive earthworm community dynamics and forest soil development // Oecologia. V. 188. № 1. P. 237–250.

Van Rhee J.A., 1963. Earthworm activities in the breakdown of organic matter in agricultural soils // Soil Organisms: Proceedings of the Colloquium on Soil Fauna, Soil Microflora and Their Relationships. Ed. J. Doeksen, J. Van Der Drift. Amsterdam: North-Holland Publishing Company. P. 55–59.

Wedin D.A., Tilman D., 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses // Oecologia. V. 84. № 4. P. 433–441.

World Reference Base for Soil Resources 2014, International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps, 2015. World Soil Resources Reports / IUSS Working Group. Rome: FAO. № 106. 203 p.

ASSESSMENT OF THE RESTRICTIONS OF MORPHO-ECOLOGICAL GROUPS OF EARTHWORMS (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) TO THE BASIC TYPES OF FOREST IN THE BASIN OF BIG LABA RIVER, NORTHWESTERN CAUCASUS

A. P. Geraskina[1, *], N. E. Shevchenko[1]

[1]Center for Forest Ecology and Productivity, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia

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

The results of research on the earthworm community of the forested basin of Big Laba River are presented. Restrictions of the morpho-ecological groups of earthworms to plant communities and the main habitats such as litter, soil and deadwood were explored and addressed. The study revealed 15 species of Lumbricidae, 2 species of which being recorded from that territory for the first time. The earthworm community of the main types of forest comprised epigeic, endogeic and anecic species. Epi-endogeic species were rare. The greatest species diversity and biomass of earthworms were established in deciduous forests with beech, the lowest values in dark coniferous forests, while the medium values in coniferous-deciduous and beech forests. Among the plant communities of all forest types, small-grass, fern-small-grass, mixed-grass and hazel-herbal communities were found to be better populated by earthworms, the dead cover, green moss and rhododendron plant communities containing less earthworms. Epigeic species mainly live in deadwood of all types of forest and plant communities, their biomass being significantly higher in deadwood than in the litter. Endogeic species were dominant in abundance and biomass in the forest belt, inhabiting the soil in all types of forest and being less common in deadwood. Anecic species of earthworms were found less common, but traces of their vital activity (coprolites) and burrows in the soil were present in almost all types of forest and plant communities.

Keywords: Lumbricidae, deadwood, litter, soil, community, tree stand, ground cover

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 1, с. 17–27

УДК 595.353

К ВОПРОСУ О ЗАРАЖЕННОСТИ РАКОВ-ОТШЕЛЬНИКОВ *DIOGENES PUGILATOR* ROUX 1828 (DECAPODA, ANOMURA, DIOGENIDAE) КОРНЕГОЛОВЫМИ РАКООБРАЗНЫМИ *SEPTOSACCUS CUENOTI* DUBOSCQ 1912 (RHIZOCEPHALA, PELTOGASTRIDAE) В ЧЕРНОМ МОРЕ У БЕРЕГОВ КРЫМА

© 2021 г. А. В. Кулиш[a], *, Л. В. Юшко[a], **

[a]*Керченский государственный морской технологический университет, Керчь, 298309 Россия*

**e-mail: kulish1972@mail.ua*

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

Поступила в редакцию 22.08.2019 г.
После доработки 24.04.2020 г.
Принята к публикации 29.04.2020 г.

Исследована зараженность раков-отшельников семейства Diogenidae, обитающих у южных берегов Крымского полуострова (Черное море), корнеголовыми ракообразными надотряда Rhizocephala. Установлена инвазия особей рака-отшельника *Diogenes pugilator* специфичным для него паразитом *Septosaccus cuenoti* с экстенсивностью инвазии 10.6%, при интенсивности инвазии 0–2 особи. Выполнены морфологические исследования внешней части самки паразита – экстерны, а также развивающихся в ней яиц. Выделены четыре стадии эмбрионального развития яиц. На каждой из стадий развития рассчитаны максимальный и минимальный диаметр яиц, их индекс формы, а также площадь и объем. Расчетным способом определены количество яиц с развивающимися эмбрионами в экстернах, потенциальное количество продуцируемых самкой *Septosaccus cuenoti* науплиусов в одной генерации, а также ориентировочная доля их выхода от первоначального количества оплодотворенных ооцитов.

Ключевые слова: корнеголовые ракообразные, *Diogenes pugilator*, паразитизм, интенсивность и экстенсивность инвазии, экстерна, морфологическое строение, развивающееся яйцо, плодовитость, Черное море

DOI: 10.31857/S0044513421010037

Одна из наиболее интересных групп и в то же время наименее изученная таксономическая группа среди гидробионтов Черного моря – корнеголовые ракообразные (Rhizocephala, Kentrogonida, Peltagastridae), паразитирующие на десятиногих ракообразных (Decapoda; Malacostraca). Корнеголовые моноксенны, имеют хозяев только одного определенного вида. По литературным данным (Øksnebjerg, 2000), до настоящего времени в Черном море отмечено шесть видов Rhizocephala, относящихся к двум семействам – Peltogastridae и Sacculinidae. При этом один вид пелтагастрид (*Parthenopea subterranean* Kossmann 1874) инвазирует рака-крота (*Callianassa subterranean* (Montagu 1808)), два других вида данного семейства (*Peltogaster paguri* Rathke 1842, *Septosaccus cuenoti* Duboscq 1912) паразитируют на раках-отшельниках, а три вида саккулинид (*Sacclina carcini* Thompson 1836, *Sacculina benedeni* Kossmann 1872, *Sacculina eriphiae* Smith 1906) – на крабах (соответственно *Carcinus aestuarii* Nardo 1847, *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius 1787) и *Eriphia verrucosa* (Forskål 1775)).

Имеющаяся информация о корнеголовых раках, паразитирующих на раках-отшельниках в Азово-Черноморском бассейне, крайне ограничена. Существуют лишь немногочисленные указания на их находки (Совинский, 1904; Зернов, 1913; Antipa, 1941), а также описания их морфологии и отдельных аспектов биологии (Чекановская, 1928; Попов, 1929; Bulgurkov, 1938; Codreanu R., 1941; Codreanu R., Codreanu M., 1959). Все упомянутые исследования выполнены до начала 70-х годов прошлого века преимущественно в западной части Черного моря (у берегов Болгарии и Румынии). Последняя и наиболее значимая статья, посвященная корнеголовым ракообразным у берегов Крымского п-ова опубликована Поповым в 1929 г. (1929). Недостаточная

изученность Rhizocephala акватории Черного моря и, соответственно, необходимость ликвидации этого пробела в наших знаниях отмечены в наиболее полной на сегодняшний день сводке по Средиземному и Черному морям (Øksnebjerg, 2000).

Паразиты являются раздельнополыми организмами, их развитие происходит со сложным метаморфозом с тремя личиночными стадиями (Høeg, 1995; Høeg, Lützen, 1995, 1996). Для половозрелых женских и мужских особей характерны значительные различия в морфологии. Тело женской особи состоит из двух основных частей, названия которых отражают положение по отношению к организму хозяина: экстерна (внешняя часть) и интерна (внутренняя часть) (Попов, 1929; Høeg, Lützen, 1995).

Корнеголовые раки имеют сложный жизненный цикл, связанный с многочисленными морфофизиологическими преобразованиями. На поздних стадиях эмбрионального развития, еще в оболочке яиц, происходит дифференциация будущих личинок по полу. После выклева и выхода в окружающую среду личинки корнеголовых семейства Peltogastridae на первой стадии (науплиус) ведут свободноживущий, планктонный образ жизни, преобразуясь после ряда линек в стадию циприс. Первым двум личиночным стадиям свойствен лецитотрофный тип питания. В дальнейшем развитие самок и самцов идет по-разному.

Самки оседают на поверхности хозяина и, проходя метаморфозы, теряют сегментацию тела, преобразуясь в специализированную личинку – кентрогон. На этой стадии самка способна проникать сквозь покровы десятиногого ракообразного, инвазируя его. Развиваясь внутри хозяина, клеточная масса кентрогона “прорастает” в ткани практически всех органов, образуя разветвленную систему корневых отростков – интерну. Достигая определенной физиологической зрелости, интерна “пробивает” покровы тела хозяина в области его абдомена, образуя наружное репродуктивное тело – экстерну. По завершению роста и развития экстерны самка корнеголового ракообразного становится половозрелой и способна к оплодотворению.

Подвижные самцы на стадии циприса прикрепляются к зрелым экстернам самок. На их поверхности личинки линяют, трансформируясь в трихогона. После этого самец через приемный канал проникает в экстерну, мигрирует в ее специальную сосудистую часть, где созревает и начинает продуцировать мужские половые клетки.

После инвазирования Rhizocephala, как правило, коренным образом изменяют своих хозяев, вплоть до их полного физиологического подчинения (Ritchie, Høeg, 1981; O’Brien, van Wyk, 1985; Øksnebjerg, 2000). Результатом этого становится подавление части собственных инстинктов хозяина (прежде всего, репродуктивных), что выражается в паразитарной кастрации, феминизации поведения самцов и торможении линьки с целью обеспечения роста и воспроизводства паразита.

Исходя из этого, целью нашей работы стало исследование зараженности черноморских раков-отшельников (Decapoda, Anomura, Diogenidae) корнеголовыми ракообразными рода *Septosaccus* Duboscq 1912 (Peltogastridae, Rhizocephala).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящих исследований послужили сборы двух черноморских видов раков-отшельников *Diogenes pugilator* Roux 1828 и *Clibanarius erythropus* (Latreille 1818), отловленные в период с 25.06.2017 г. по 27.06.2017 г. на трех контрольных участках в бухте Провато в пределах набережной и пляжа поселка Орджоникидзе (Феодосия, Крым) (44°57′37.56″ с.ш., 35°21′16.80″ в.д.; 44°57′46.81″ с.ш., 35°21′08.65″ в.д.; 44°57′53.37″ с.ш., 35°20′51.00″ в.д.) (рис. 1).

Раков-отшельников отлавливали вручную на участках дна с песчаным грунтом с включением гальки, а также в валунно-глыбовых развалах камней с неплотными зарослями цистозиры, на глубинах от уреза воды до 5 м. Объем материала 100 особей раков-отшельников, из них 65 – *Diogenes pugilator* и 35 – *Clibanarius erythropus*. На месте лова их фиксировали 4%-м раствором формальдегида. В лаборатории определяли вид рака-отшельника (по: Кобякова, Долгопольская, 1969) и вид Gastropoda, раковину которого этот рак использовал (по: Голиков, Старобогатов, 1972). После извлечения отшельника из раковины измеряли длину его карапакса с помощью штангенциркуля (с точностью до 0.01 см) и массу тела на торсионных весах ВТ-500 (с точностью до 0.001 г), а у самок – наличие эмбрионов на плеоподах. Раковину взвешивали на технических весах AXIS A 250/0.01 (с точностью до 0.01 г). Абдомен раков-отшельников обследовали на наличие экстерн корнеголовых паразитов. Для учета паразитов, находящихся в хозяине, но еще не образовавших экстерну, всех раков-отшельников подвергали анатомическому вскрытию. По результатам их обнаружения рассчитывали экстенсивность (ЭИ – число зараженных раков-отшельников к общему количеству исследованных их особей, %) и интенсивность (ИИ – минимальное и максимальное количество паразитов, обнаруженных на одном раке-отшельнике) инвазии, а также индекс обилия паразитов (ИО – среднее количество паразитов, приходящееся на одного зараженного рака-отшельника). Видовую принадлежность паразита определяли по особенностям строения его внешней части (экстерны) (по: Øksnebjerg, 2000). Экстерну измеряли штангенциркулем (длину, ширину по середине ее длины и высоту с точно-

Рис. 1. Участки сбора раков-отшельников.

стью до 0.1 мм). После вскрытия каждой экстерны измеряли большой и малый диаметры у 20 яиц с развивающимися эмбрионами при помощи микроскопа МБС-9, имеющего окуляр с микрометрической линейкой. При перерасчете промеров в микрометры (мкм) использовали объект-микрометр. В дальнейшем для яиц расчетным путем определяли индекс формы (отношение большего диаметра к меньшему), среднюю площадь поверхности (эллипса) и объем (эллипсоида) (мкм, мкм^2 и мкм^3 соответственно). Исходными данными для расчетов служили деления микрометрической линейки, пересчитанные в микрометры после ее калибровки на объект-микрометре ОМПУ 4.2 (0.01 мм). Количество яиц (эмбрионов) паразита в экстерне рассчитывали как результат отношения объема выводковой полости экстерны (исключались 40% ее объема – объем кутикулы и других мягких элементов выводковой полости включая специальные камеры для самцов) к среднему объему яйца. При этом объем выводковой полости определяли расчетным путем как разницу общего объема экстерны и ее объема после извлечения всех яиц. Кроме этого, под микроскопом определяли степень развития эмбрионов по особенностям их строения.

Для обработки результатов использованы стандартные пакеты компьютерных программ Microsoft Excel 2016 и SPSS 16.0.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Заражение корнеголовыми ракообразными у раков-отшельников диагностируется наличием на их абдомене (мягкой брюшной части) экстерны паразитов (Øksnebjerg, 2000). Они были обнаружены на 7 особях *D. pugilator* из 66 обследованных (10.6%). На раках-отшельниках *C. erythropus* корнеголовые паразиты обнаружены не были (0%) Паразиты на стадии интерны в исследуемых раках-отшельниках не обнаружены (табл. 1).

У одной особи *D. pugilator* было обнаружено две экстерны, но одна из них не была прикреплена к абдомену отшельника, свободно находясь рядом со второй прикрепленной экстерной у абдомена рака-отшельника в раковине. В ней нахо-

Таблица 1. Зараженность раков-отшельников корнеголовыми паразитами рода *Septosaccus*

Вид рака-отшельника	Общее количество исследованных особей	Показатели зараженности			
		Количество зараженных особей	Экстенсивность инвазии (ЭИ), %	Интенсивность инвазии (ИИ), экз.	Индекс обилия (ИО)
C. erythropus	35	0	0	0	0
D. pugilator	66	7	10.6	0–2	1.14

Таблица 2. Промеры инвазированных раков отшельников *Diogenes pugilator* и используемых ими раковин *Tritia reticulate*

Показатель	Рак-отшельник		Масса раковины моллюска, г
	Масса, мг	Длина карапакса, см	
$M \pm m$	214 ± 40.76	0.63 ± 0.035	1.04 ± 0.32
min–max (lim)	140–270 (130)	0.57–0.68 (0.11)	0.68–1.57 (0.89)

Примечание. *M* – среднее значение показателя, *m* – стандартная ошибка, (min–max) – минимальное и максимальное значение показателя, lim – размах вариации показателя.

дились развивающиеся яйца паразита, по внешнему виду и строению не отличающиеся от таковых во второй прикрепленной экстерне. Неприкрепленная экстерна была несколько светлее прикрепленной.

D. pugilator в бухте Провато использует раковины двух видов гастропод – *Tritia reticulata* и *Rapana venosa* (Кулиш, Юшко, 2018). Однако в наших сборах все зараженные корнеголовыми паразитами раки-отшельники использовали в качестве переносного укрытия раковины лишь одного вида брюхоногих моллюсков – *Tritia reticulata* (табл. 2).

Зараженные одной особью корнеголового паразита раки-отшельники, при одинаковой длине карапакса и массе тела, использовали меньшие по размерам и весу раковины, чем рак-отшельник, инвазированный двумя паразитами. Так, два рака-отшельника, имеющие наиболее близкую индивидуальную массу, равную 220 (с одной экстерной паразита) и 230 мг (с двумя экстернами), использовали раковины массой – соответственно 1.22 г и 1.26 г. При этом раковина, используемая *D. pugilator* с двумя экстернами *Septosaccus cuenoti*, также имела бóльшие размеры (общая высота на 7.8%, максимальная ширина завитка на 17.3%, ширина устья на 12.5%, высота первого завитка на 24.4%). Для сравнения: более крупные особи рака-отшельника, имевшие одну экстерну паразита, также использовали меньшие по размеру и массе раковины.

Экстерны *S. cuenoti* представляли собой плотные удлиненные образования в виде мешков (рис. 2 и 3), уплощенных в "дорсо-вентральном" направлении. Под "вентральной" стороной экстерны мы имеем в виду ее часть, обращенную к абдомену рака-отшельника, под "дорсальной" стороной – сторону экстерны, обращенную к стенке раковины (рис. 2).

Экстерна имеет два отчетливо выделяющихся характерных элемента – стебель (рис. 3*в*) и приемный канал (рис. 3*с*). Форма экстерны несимметрично-бобовидная, имеющая с одной стороны утолщение, ориентированное в сторону приемного канала (рис. 2 и 3).

Экстерна покрыта мягкой эластичной кутикулой. Кутикула прозрачная, сквозь нее отчетливо видны яйца паразита с развивающимися в них эмбрионами (рис. 3).

На вентральной стороне экстерны на расстоянии двух третей длины от утолщенной части располагается стебель – структура (рис. 4*в*), соединяющая внешнюю (экстерну) и внутреннюю (интерну) части тела паразита. В центральной части основания стебля на экстерне отчетливо виден диск проводящей ткани. По его окружности располагаются характерные концентрические кольца, образующиеся после линьки наружной кутикулы выводковой полости экстерны (Lützen, 1987). Каждый раз после выхода во внешнюю среду генерации науплиусов наружная кутикула экстерны разрывается, происходит ее лизис и на внешнем периметре диска появляется очередная кольцевая структура (Lützen, 1987). С вентральной стороны на краю расширенной части экстерны расположен приемный канал (рис. 3*с*), представляющий собой эластичную трубчатую структуру.

Экстерна *S. cuenoti* у всех зараженных раков-отшельников была прикреплена к задней трети абдомена *D. pugilator*, располагаясь поверх и вдоль его, пространственно ориентируясь своим приемным каналом в сторону тельсона рака-отшельника (рис. 4).

У корнеголовых паразитов *S. cuenoti* из бухты Провато экстерны различались между собой лишь размерами и массой (табл. 3). Было исследовано семь экстерн.

Длина экстерн *S. cuenoti* варьировала от 11.6 до 14.0 мм при массе от 18 до 25 мг. По отношению к длине карапакса инвазированных раков-отшельников (хозяев) длина экстерн изменяется в пределах от 177.9 до 215.4% (в среднем составляла 198.1%). Масса экстерн к массе раков-отшельников от 7.4 до 12.9% (в среднем 10.3%).

Яйца в выводковой камере "упакованы" весьма плотно, при минимуме полостной жидкости. Эмбрионы в экстернах разных особей паразитов были на разных стадиях развития. При этом в каждой экстерне эмбрионы по морфологическому строению (стадии развития) не различались между собой.

Яйца корнеголового паразита имели форму эллипсоида вращения с разным соотношением

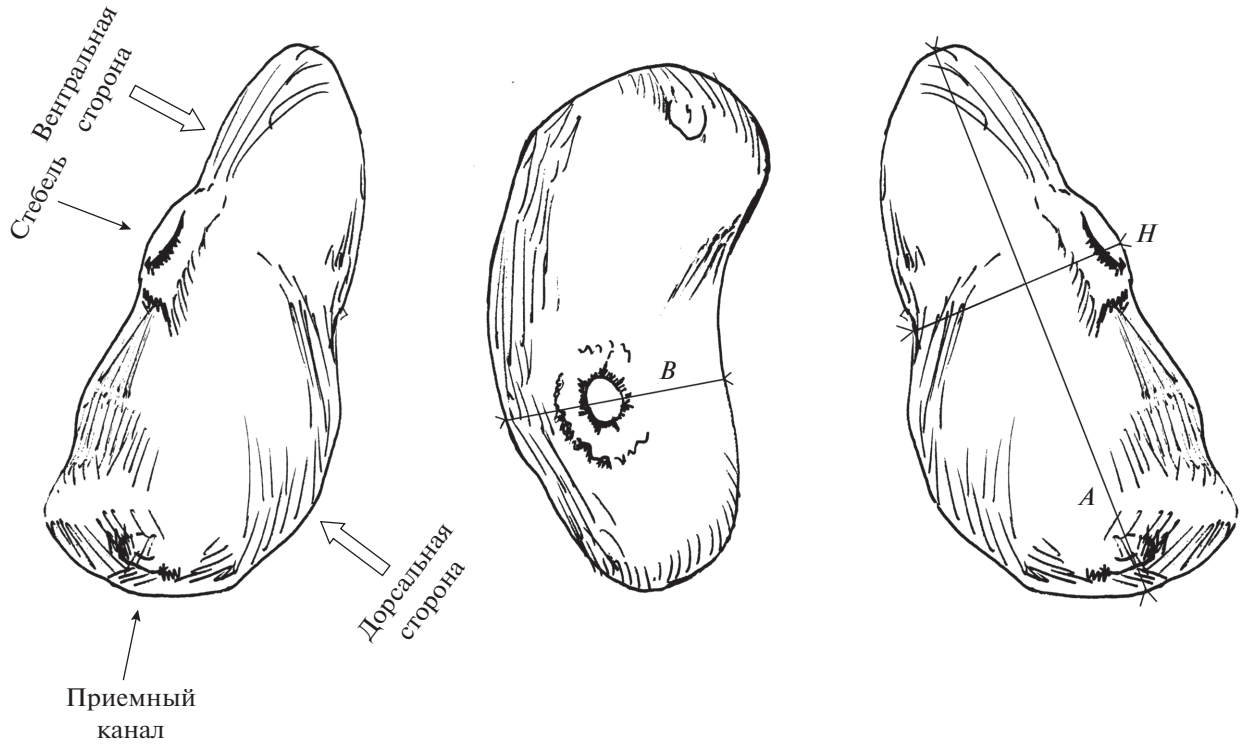


Рис. 2. Морфологическое строение экстерн *Septosaccus cuenoti* (рисунок авторов): *A* – длина, *B* – ширина, *H* – высота.

большого и малого диаметров. Средние величины большого (*D*max) и малого (*D*min) диаметров яиц в целом составили соответственно 51.86 ± ± 6.74 мкм и 39.18 ± 5.38 мкм (здесь и далее по тексту ±*m* – стандартное отклонение). Величины значительно варьировали. *D*max изменялся от 40 до 70 мкм, *D*min составляет 30–55 мкм.

Рассчитанный для развивающихся яиц индекс формы (*D*max/*D*min) составлял в среднем 1.34 ± ± 0.19 при варьировании (min–max) данного показателя в пределах 1.00–2.00. Соответственно, расчетные величины площади поверхности (*S*) яиц составляли 1607.86 ± 361.25 мкм^2 (942–2592), при среднем объеме (*V*) яиц 43105.16 ± 15374.30 мкм^3 (18850–95033).

Руководствуясь общими представлениями об изменениях морфологии зародышей, принятыми в эмбриологии ракообразных (Иванова-Казас, 1979), кладки в экстернах по степени развития эмбрионов *S. cuenoti* мы разделили на четыре условные группы (далее по тексту “стадии развития”).

1-я стадия – яйца полупрозрачные, желток слабозернистый, без следов дробления или со следами дробления;

2-я стадия – яйца полупрозрачные, на анимальном полюсе присутствует серповидная зародышевая полоска, желток слабозернистый;

3-я стадия – эмбрион занимает от одной трети объема яйца, желток имеет крупные зерна;

4-я стадия – внутри яйца полностью сформированная личинка (науплиус), остаток желтка заключен под ее карапаксом.

В результате этого экстерны (n = 7 экз.) распределились следующим образом: на 1-й, 3-й и 4-й стадиях по 2 экз., на 2-й стадии – 1 экз. В экстернах с яйцами на 4-й стадии имелись отдельные вылупившиеся науплиусы.

Таблица 3. Размерно-весовые характеристики экстерн *Septosaccus cuenoti*

Показатель	Длина (*A*), мм	Ширина (*B*), мм	Высота (*H*), мм	Масса, мг
$M \pm m$	12.6 ± 0.92	5.1 ± 0.98	4.5 ± 0.93	22 ± 2.41
min–max (lim)	11.6–14.0 (2.4)	3.8–6.5 (2.7)	3.7–6.4 (2.7)	18–25 (7)

Примечание. *M* – среднее значение показателя, *m* – стандартная ошибка, (min–max) – минимальное и максимальное значение показателя, lim – размах вариации показателя.

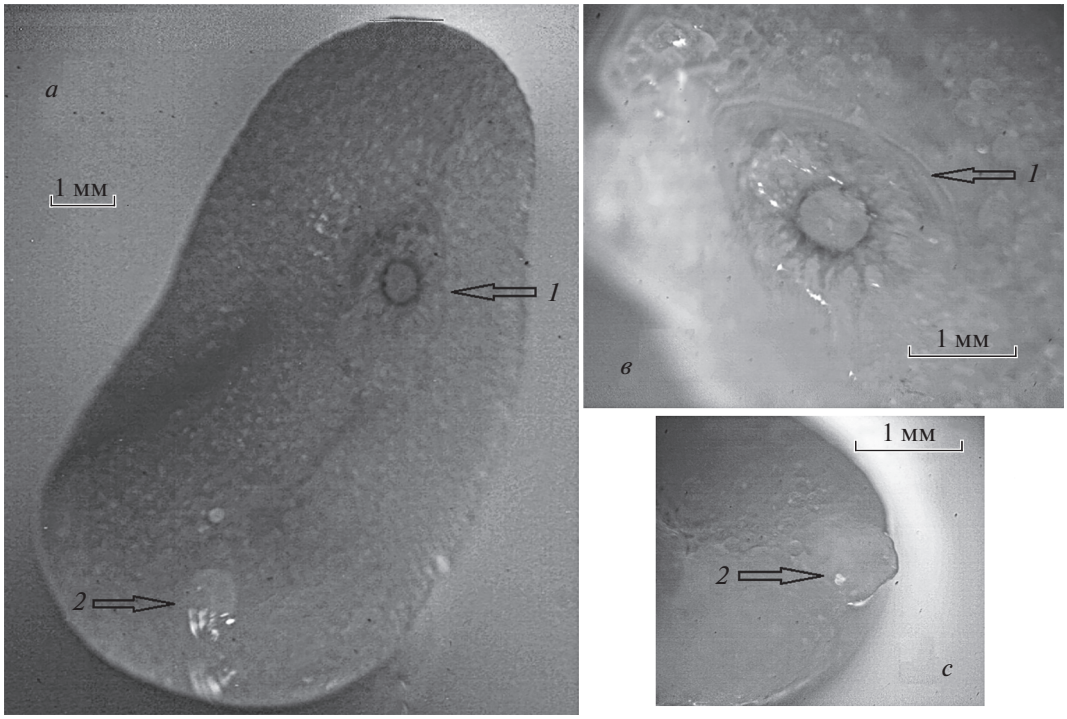


Рис. 3. Внешний вид экстерны *Septosaccus cuenoti* (фото авторов): *а* – вид экстерны с вентральной стороны, *в* – стебель экстерны, *с* – приемный канал экстерны, *1* – стебель, *2* – приемный канал.

Значения морфологических параметров яиц с эмбрионами, находящихся на разных стадиях развития, заметно различались между собой (табл. 4).

В процессе эмбрионального развития от 1-й стадии до 4-й стадии площадь поверхности и объем яиц увеличивается (рис. 5). Характер изменения их значений описывается линейными функциями с высокими величинами достоверности аппроксимации ($R^2 > 0.7$).

Величина индекса формы яиц заметно варьировала, как в пределах промеров одной экстерны, так и при сравнении средних значений для яиц, находящихся на одной стадии развития.

Количество яиц в экстерне можно считать “реализованной плодовитостью” (Буруковский, Андреева, 2010). Две самки *S. cuenoti* с яйцами на 1-й стадии развития имели 364.8 и 395.0 тыс. шт. яиц, особь с яйцами на 2-й стадии имела 264.0 тыс. шт., у двух особей с яйцами на 3-й ста-

Таблица 4. Морфологические показатели развивающихся яиц *Septosaccus cuenoti*

Стадия развития	Число яиц, экз., *N*	*D*max, мкм		*D*min, мкм		Индекс формы *D*max/*D*min		*S*, мкм^2		*V*, мкм^3	
		M ± *m*	min–max (lim)	*M* ± *m*	min–max (lim)	*M* ± *m*	min–max (lim)	*M* ± *m*	min–max (lim)	*M* ± *m*	min–max (lim)
1	40	44.50 ± ± 0.56	40–55 (15)	35.25 ± ± 0.59	30–45 (15)	1.28 ± ± 0.03	1.00–1.83 (0.83)	1230.65 ± ± 24.01	942–1590 (648)	29208.45 ± ± 1012.22	18850–47713 (28863)
2	20	50.00 ± ± 0.81	45–60 (15)	36.25 ± ± 0.50	35–40 (5)	1.38 ± ± 0.03	1.13–1.57 (0.44)	1424.35 ± ± 33.36	1237–1885 (648)	34573.55 ± ± 1233.30	28863–50265 (21402)
3	40	56.00 ± ± 0.78	40–65 (25)	42.13 ± ± 0.71	35–55 (20)	1.34 ± ± 0.03	1.00–1.71 (0.71)	1856.58 ± ± 44.28	1100–2592 (1492)	52821.25 ± ± 2075.58	25656–95033 (69377)
4	40	56.00 ± ± 0.81	45–70 (25)	41.63 ± ± 0.88	30–55 (25)	1.37 ± ± 0.04	1.00–2.00 (1.00)	1828.10 ± ± 43.70	1374–2376 (1002)	51551.60 ± ± 2285.41	28274–87114 (58840)

Примечание. *M* – среднее значение показателя, *m* – стандартная ошибка, (min–max) – минимальное и максимальное значения показателя, lim – размах вариации показателя.

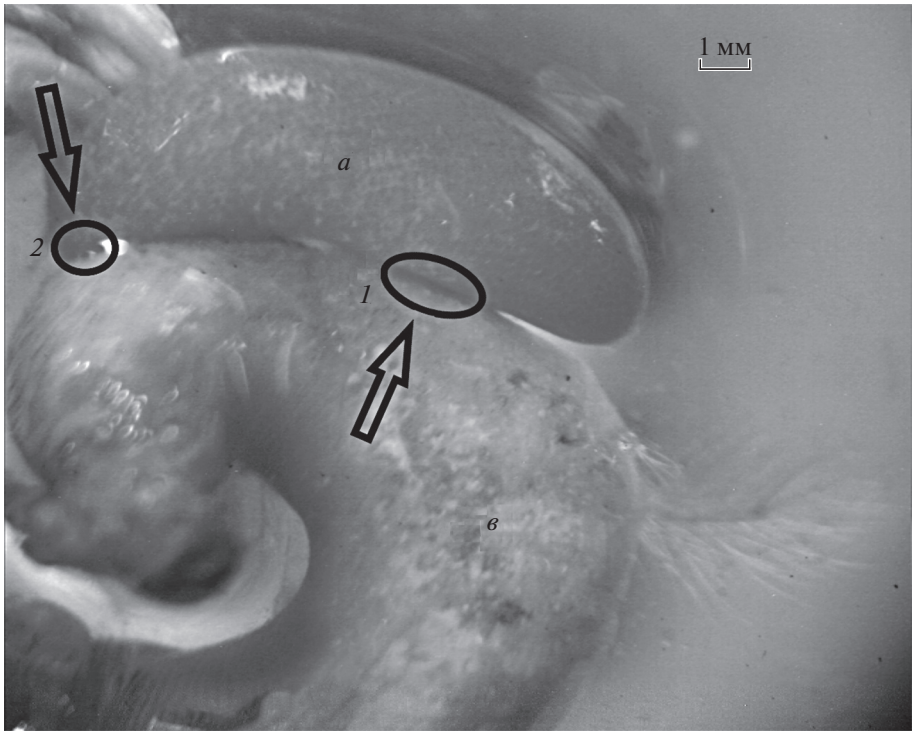


Рис. 4. Экстерна самки *Septosaccus cuenoti* (фото авторов): *а* – экстерна *S. cuenoti*, *в* – абдомен *D. pugilator*; *1* – стебель – структура, соединяющая внешнюю (экстерну) и внутреннюю (интерну) части паразита; *2* – приемный канал экстерны.

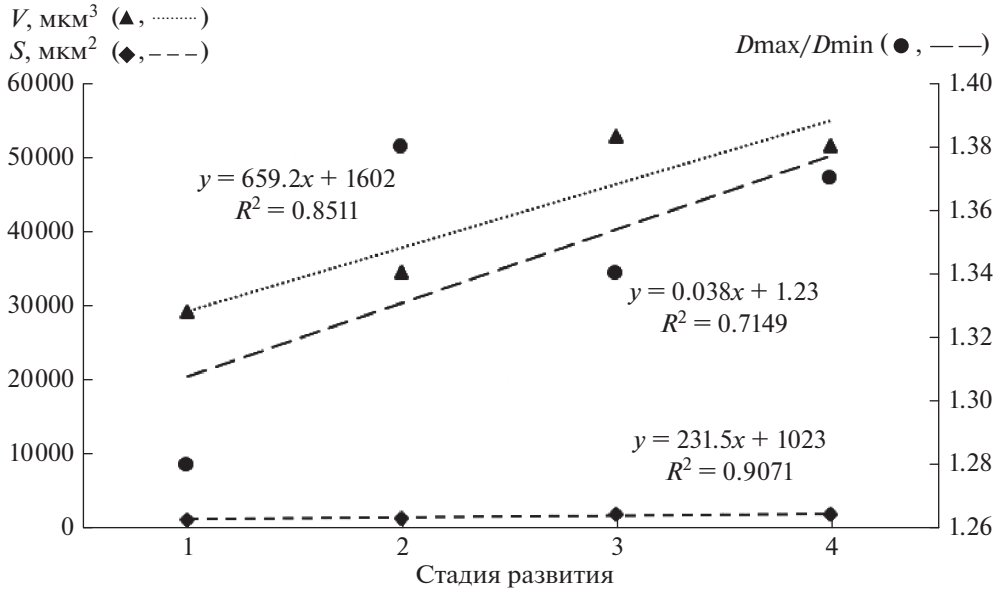


Рис. 5. Изменение морфологических параметров яиц в процессе эмбрионального развития: *V* – объем, *S* – площадь, *D*max/*D*min – индекс формы.

дии развития было 253.2 и 188.1 тыс. шт. и, наконец, две самки с яйцами на 4-й стадии имели 378.5 и 127.9 тыс. шт. Высокая вариабельность реализованной плодовитости может объясняться или размерами всей экстерны, или размерами ее выводковой камеры. Например, экстерны, содержащие яйца на 4-й стадии развития, различались размерами. У одной из них были длина 12.6 мм,

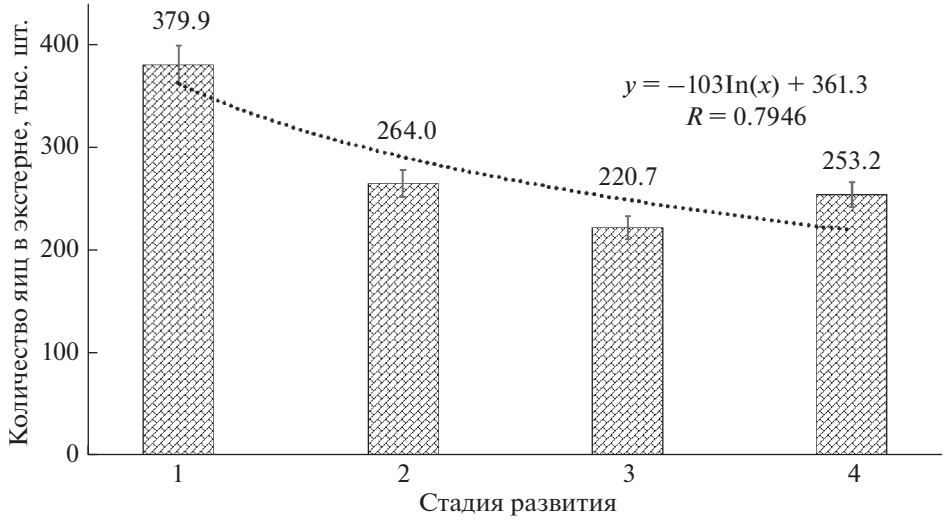


Рис. 6. Изменение численности яиц в экстерне в процессе развития. Средние данные по экстернам: для стадий 1, 3, 4 по $n = 2$; для стадии 2 $n = 1$.

ширина 3.8 мм, высота 3.7 мм (127.9 тыс. шт. яиц), у второй 13.1, 5.6 и 6.4 мм соответственно (378.5 тыс. шт. яиц). Ожидаемый факт уменьшения средней реализованной плодовитости в зависимости от степени развития яиц подтвержден данными нашего анализа (рис. 6).

Можно предположить, что из выводковой камеры экстерны в среднем выходит 66.8% науплиусов от изначального количества оплодотворенных яиц. У одной самки *S. cuenoti* за один этап воспроизводства экстерну могут покинуть 120–260 тыс. науплиусов. Изменение числа развивающихся в экстерне самки яиц в процессе раннего эмбриогенеза может быть описано логарифмическим уравнением ($R^2 = 0.79$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В бассейне Средиземного моря у раков-отшельников семейства Diogenidae описаны два вида моноксенных корнеголовых паразитов Rhizocephala, относящихся к роду *Septosaccus* Duboscq 1912 (Øksnebjerg, 2000) – *Septosaccus cuenoti* Duboscq 1912 и *S. rodriguezii* (Fraisse 1877), соответственно специфичные ракам-отшельникам *D. pugilator* и *C. erythropus*. Причем в Черном море до настоящего времени отмечен только один из указанных видов – *S. cuenoti*, паразитирующий на *D. pugilator* (Øksnebjerg, 2000). Этот факт подтверждают и наши исследования. Заражения паразитами *S. rodriguezii* раков-отшельников *C. erythropus* не установлены. Последнее, на первый взгляд, может быть обусловлено небольшим объемом выборки *C. erythropus*. Но отсутствие находок *S. rodriguezii* у берегов Румынии и Болгарии, где материалом послужили сотни особей раков-отшельников (Codreanu, 1941; Codreanu, Codreanu, 1959), позволяет предположить наличие в Черном море факторов, препятствующих распространению данного паразита из Средиземного моря на север. Возможно, это связано с пониженной соленостью Черного моря, а также особенностями его температурного режима.

Корнеголовые раки *S. cuenoti* в Черном море отмечены в его западной части у берегов Болгарии и Румынии (Bulgurkov, 1938; Codreanu, 1941; Antipa, 1941; Codreanu, Codreanu, 1959), а также у берегов юго-западной части Крымского п-ова (бухты г. Севастополь) (Попов, 1929). Наши данные позволяют сделать заключение о более широком распространении *S. cuenoti* в Черном море, включая его северо-восточную часть у берегов Крыма.

Полученные нами значения экстенсивности инвазии (10.6%) в целом не превышают значения, указанные в литературных источниках для западных районов Черного моря: до 17.51% у берегов Румынии (Codreanu, Codreanu, 1959); до 31.4% у берегов Болгарии (Bulgurkov, 1938). И значительно ниже значений (до 60%), полученных Поповым (1929) у берегов Крыма в бухтах г. Севастополь.

Для большинства видов семейства Peltogastridae свойственно заражение одной особи десятиногих ракообразных (хозяина) не более чем одной особью паразита (Codreanu, Codreanu, 1959; Høeg, Lützen, 1995). Особи *S. cuenoti*, как правило, также образуют на *D. pugilator* лишь одну экстерну (Øksnebjerg, 2000), а наличие двух паразитов (экстерн) отмечается значительно реже (Codreanu, 1941), что подтверждают и наши данные. Из семи зараженных особей из бухты Провато лишь один

рак-отшельник (14.3%) имел на абдомене две экстерны *S. cuenoti*. При этом вторая экстерна была не прикреплена к абдомену рака-отшельника. Возможно, несмотря на аккуратное выполнение работ, она была оторвана при извлечении отшельника из раковины или отделилась в процессе фиксации формальдегидом. При этом, по данным Бодуэна (Bauduin, 1931), при инвазировании рака-отшельника двумя паразитами всегда отмечается существенная разница в возрасте и размере их экстерн (Bauduin, 1931). В наших исследованиях экстерны имели сходные размеры. Кроме того, видимых различий в развитии яиц в прикрепленной и неприкрепленной экстерне не установлено.

Общепринято, что корнеголовые ракообразные оказывают значительное воздействие не только на физиологическое состояние своих хозяев, но и на их поведенческие реакции (Høeg, 1995). Так, особи с более высокой интенсивностью инвазии воспринимают экстерны паразитов как часть своего тела (кладку своих яиц) и поэтому в процессе роста подыскивают для себя более "просторные" раковины, даже несмотря на их больший вес. Сравнив морфологические параметры и массу зараженных раков-отшельников и раковин, используемых ими в качестве укрытия, мы проследили зависимость между количеством экстерн паразита на хозяине и размером используемой хазяином раковины. Достоверность данного утверждения подтверждается тем, что на дне в бухте было достаточно пустых раковин, и вряд ли между отшельниками существовала конкуренция из-за них.

Длина экстерн *S. cuenoti* у берегов Крыма на 45–75% больше длины, указанной ранее Кодряну (Codreanu, 1941) для Черного моря (8 мм), и на 16–40% для Атлантического океана (10 мм) (Codreanu, 1941). Если Кодряну измерял экстерны живых паразитов (указания в работе отсутствуют), а размеры исследованных нами экстерн, фиксированных в 4%-м растворе формальдегида, могли уменьшиться, то преобладание размеров экстерн паразитов из бухты Провато остается несомненным.

По мнению Кодряну, существует положительная корреляционная взаимосвязь между размером экстерны паразита и размером его хозяина (Codreanu, 1941). Однако размер карапакса рака-отшельника *D. pugilator*, обитающего в Черном море у берегов Крыма, меньше аналогичного параметра для акватории у берегов Франции (Noël, 2016), а длина экстерн *S. cuenoti* в сравнении, напротив, больше, что требует дополнительного объяснения.

При лабораторном исследовании развития личинок *S. cuenoti* в Румынии, Кодряну (Codreanu, 1959) отметил, что яйца паразита на последней стадии развития имеют форму эллипсоида и размеры 170 × 125, не указывая при этом единиц измерения. Позже Барнс (Barnes, 1989) в своем своде информации о плодовитости представителей инфракласса Cirripedia, куда входят и Rhizocephala, со ссылкой на работу Кодряну (Codreanu, 1959), приводит указанные выше данные о размере яиц *S. cuenoti*, но с указанием единицы измерения в мкм. Сведения о состоянии яиц (живые или фиксированные) на момент их измерения ни один из авторов не представляет. При сравнении полученных нами средних величин большого (*D*max) и малого (*D*min) диаметров яиц, фиксированных в 4%-м растворе формальдегида, и находящихся на 4-й стадии развития в экстернах *S. cuenoti* из бухты Провато (56.0 × 41.6 мкм), и аналогичных величин у особей данного вида из западной части Черного моря у берегов Румынии (Codreanu, 1959) заметны различия. У берегов Крыма яйца Rhizocephala оказались значительно мельче (на 67%), чем яйца у западночерноморских представителей этого вида (170 × 125 мкм). При этом индекс формы яйца (*D*max/*D*min) из экстерн *S. cuenoti* в бухте Провато и у берегов Румынии имеет близкие значения – соответственно 1.37 и 1.36.

Установленная индивидуальная вариабельность морфометрических показателей яиц (*D*max, *D*min, *D*max/*D*min) в развивающихся кладках по экстернам, находящимся на одной стадии эмбрионального развития, может объясняться разными причинами. Возможно, это связано с небольшим объемом исходного материала. Но, на наш взгляд, это может свидетельствовать об индивидуальных особенностях в развития яиц, зависящих от возраста паразита, количества генераций науплиусов за сезон и размера экстерны. Следует учесть и определенную разницу размеров развивающихся яиц, связанных с незначительной задержкой начала развития части зародышей после их оплодотворения. Это может быть обусловлено различной численностью и активностью самцов в репродуктивный период, как в среде окружающей ивазированных раков-отшельников, так и находящихся в экстерне самки корнеголового рака.

Установленное увеличение размаха вариации (lim) морфологических показателей яиц (*D*max, *D*min, *S* и *V*) к 4-й стадии развития (начало выклева науплиусов) может объясняться следующим: ранее исследователями отмечено, что выходящие из яиц науплиусы корнеголовых ракообразных дифференцированы по полу, отчетливо различаются между собой по отдельным морфологическим признакам и размерам (личинки самцов крупнее личинок самок (Høeg, 1995; Høeg, Lützen 1995, 1996)). Возможно, что особенности изменения размеров яиц связаны с начинающейся ранней дифференцировкой эмбрионов по полу. При этом, учитывая индивидуальные особенности ко-

личественного соотношения самок и самцов в отдельных экстернах, средние значения размеров яиц и показатели их вариации могут значительно изменяться.

Сходное морфологическое строение развивающихся эмбрионов в исследованных экстернах *S. cuenoti* позволяет предположить наличие одной генерации будущих науплиусов, выметываемых непрерывно по мере завершения их созревания. Это позволяет предположить, что корнеголовым ракообразным *S. cuenoti* свойствен фронтальный тип развития эмбрионов в экстерне, характеризующийся единообразием и единовременностью.

ВЫВОДЫ

1) Среди раков-отшельников *D. pugilator* и *C. erythropus*, обитающих в акватории бухты Провато (Феодосия, Черное море), заражение паразитическими корнеголовыми раками рода *Septosaccus* обнаружено только у *D. pugilator*. Экстенсивность инвазии 10.6%, при интенсивности 0–2 особи и индексе обилия 1.14. Показатели инвазии не превышают данных для Черного и Средиземного морей.

2) Длина экстерн *S. cuenoti* у берегов Крыма больше, как в сравнении с литературными данными из западной части Черного моря (на 45–75%), так и для Атлантического океана (на 16–40%).

3) Яйца *S. cuenoti* в экстернах имеют форму эллипсоида и следующие параметры: большой диаметр (Dmax) 51.86 ± 6.74 мкм (40–70 мкм); малый диаметр (Dmin) 39.18 ± 5.38 мкм (30–55 мкм); индекс формы (Dmax/Dmin) 1.34 ± 0.19 (1.00–2.00); площадь поверхности яиц – 1607.86 ± 361.25 мкм^2 (942–2592); объем яиц 43105.16 ± 15374.30 мкм^3 (18850–95033). Средние значения диаметров яиц в бухте Провато меньше (на 67%) аналогичных промеров яиц из Средиземного моря.

4) В каждой отдельной экстерне яйца находились на одинаковом уровне развития, т.е. процесс эмбриогенеза имел фронтальный характер. Эмбрионы в яйцах в зависимости от степени развития разделены на четыре стадии. Все изменения морфологических параметров яиц (площадь поверхности, объем, индекс формы) в процессе эмбриогенеза описываются линейными уравнениями при $R^2 > 0.7$.

5) Реализованная плодовитость уменьшается от 379.9 тыс. шт. (на 1-й стадии) до 253.2 тыс. шт. (на 4-й стадии). Самка *S. cuenoti* за один этап воспроизводства может дать не менее 120 тыс. науплиусов, при их выходе, равном 66.8% от первоначального количества оплодотворенных яиц. Изменение числа развивающихся в экстерне самки эмбрионов описывается логарифмическим уравнением при $R^2 = 0.79$.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность профессору Р.Н. Буруковскому, выполнившему предварительное рецензирование рукописи и сделавшем методические замечания, что позволило значительно повысить уровень статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буруковский Р.Н., Андреева В.М., 2010. О географическом распространении, батиметрическом распределении и биологии креветки *Acanthephyra pelagica* (Risso 1816) (Decapoda, Oplophoridae) // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. Т. 3. № 3. С. 303–321.

Голиков А.Н., Старобогатов Я.И., 1972. Класс брюхоногие моллюски – Gastropoda // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова Думка. Т. 3. С. 65–166.

Зернов С.А., 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Императорской Академии наук. Сер. 8. Т. 32. № 1. С. 1–299.

Иванова-Казас О.М., 1979. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука. 224 с.

Кобякова З.И., Долгопольская М.А., 1969. Отряд десятиногих – Decapoda. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка. Т. 2. С. 270–306.

Кулиш А.В., Юшко Л.В., 2018. К вопросу о выборе раковины раками-отшельниками (Diogenidae: Anomura: Decapoda) обитающими в Чёрном море у берегов Крыма (предварительные данные) // Водные биоресурсы и аквакультура Юга России. Материалы Всерос. науч.-практ. конф. Краснодар: Кубанский гос. ун-т. С. 148–151.

Попов В.К., 1929. Rhizocephala и Bopyridae Севастопольской бухты // Труды Севастопольской биологической станции. Т. 1. С. 1–27.

Совинский В.К., 1904. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции // Записки Киевского общества естествоиспытателей. Т. 18. С. I–XIII, 487 с.

Чекановская О.В., 1928. Изменение абдоминальных конечностей у *Diogenes varians* Heller (*D. pugilator* Roux) при паразитической кастрации // Доклады Академии наук СССР. С. 381–382.

Antipa G., 1941. Marea Neagra // Publicationile Fondului Vasile Adamachi. № 10. P. 1–313.

Barnes M., 1989. Egg production in cirripedes // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. № 27. P. 91–166.

Bauduin H., 1931. Notes anatomiques sur le *Septosaccus cuenoti* // Memoire de la Faculte des Sciences de l'Université de Paris No. d'ordre: 425 (Also in): Travaux de la Station biologique de Roscoff. № 9. P. 11–26.

Bulgurkov K., 1938. Study of Rhizocephala and Bopyridae from the Bulgarian Black Sea coast // Trud. na Chernorskata Biol. Sta. v'Varna. № 7. P. 69–81.

Codreanu R., 1941. Sur les Pagures du littoral Roumain de la Mer Noire et leurs crustacés parasités // Analele Academiei Romane Memoriile Sectiunii Stiintifice. Ser. 3. 16. P 1095–1130.

Codreanu R., 1959. Sur le développement larvaire du Rhizocéphale *Septosaccus cuenoti* Duboscq, parasite du Pagure *Diogenes pugilator* (Roux) de la mer Noire // Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Paris. V. 248. Part 2. P. 3739–3741.

Codreanu R., Codreanu M., 1959. Données biologique et statistiques sur un pagure, *Diogenes pugilator* (Roux) de la Mer Noire et ses crustacés parasités. Essai d'analyse de ses caractères sexuels // Lucrarile Sesiunii Stiintifice Agigea. № 21. P. 315–348.

Høeg J.T., 1995. The biology and life cycle of the Cirripedia Rhizocephala // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. № 75. P. 517–550.

Høeg J.T., Lützen J., 1995. Life cycle and reproduction in the Cirripedia Rhizocephala // Oceanogr. Mar. Biol. № 33. P. 427–485.

Høeg J.T., Lützen J., 1996. Rhizocephala // *Forest J.*, ed. Traité de Zoologie. Crustacea. VII. Fasc. II. Paris: Masson et Cie. P. 541–568.

Lützen J., 1987. Life history parameters calculated from growth rings in parasitic barnacles of the family Peltogastridae (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Journal of Crustacean Biology. № 7. P. 493–506.

Noël P., 2016. Le diogène des sables Diogenes pugilator (Roux, 1829). In Muséum national d'Histoire naturelle [Ed.]. Inventaire national du Patrimoine naturel. P. 1–18. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://inpn.mnhn.fr. Дата обращения: 08.08.2019.

O'Brien J., van Wyk P., 1985. Effects of crustacean parasitic castrators (Epicaridean Isopods and Rhizocephalan barnacles) on growth of crustacean hosts // *Wenner A.*, ed. Crustacean growth: Factors in adult growth. Crustacean. Issues 3. A.A. Balkema, Rotterdam. P. 191–218.

Øksnebjerg, 2000. The Rhizocephala (Crustacea: Cirripedia) of the Mediterranean and Black seas: taxonomy, biogeography, and ecology // Israel Journal of Zoology. № 46. P. 1–102.

Ritchie L.E., Høeg J.T., 1981. The life history of *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia Rhizocephala) and co-evolution with its porcellanid host // Journal of Crustacean Biology. № 1. P. 334–347.

TO THE QUESTION ON THE INVASION LEVEL OF THE HERMIT CRAB, *DIOGENES PUGILATOR* ROUX 1828 (DECAPODA, ANOMURA, DIOGENIDAE), BY THE RHIZOCEPHALAN CRUSTACEAN, *SEPTOSACCUS CUENOTI* DUBOSCQ 1912 (RHIZOCEPHALA, PELTOGASTRIDAE), IN THE BLACK SEA OF THE COAST OF CRIMEA

A. V. Koulish[1], *, L. V. Yushko[1], **

[1]Kerch State Maritime Technological University, Kerch, 298309 Russia

**e-mail: kulish1972@mail.ua*

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

The study is devoted to establishing the level of invasion of the hermit crab family Diogenidae living off the southern coast of the Crimean Peninsula, Black Sea by representatives of the superorder Rhizocephala. Individuals of the hermit crab, *Diogenes pugilator* were identified as being invaded by the specific parasite, *Septosaccus cuenoti*, at the levels of infestation extensity and intensity of 10.6% and 0–2 individuals, respectively. Morphological studies of the external part of the parasite female, the externa, as well as of developing eggs inside were performed. Four stages were identified during the embryonic development. The maximum and minimum diameters of eggs, their shape index, as well as their area and volume at each of the four developmental stages were calculated. The number of eggs with developing embryos in the externae, the potential number of *Septosaccus cuenoti* female-produced nauplii per generation, as well as the estimated percentage of their yield from the initial number of fertilized oocytes was calculated.

Keywords: Rhizocephala, *Diogenes pugilator*, parasitism, intensity and extensity of invasion, externa, morphological structure, developing egg, fertility, Black Sea

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 1, с. 28–39

УДК 595.771

ПОПУЛЯЦИОННО-КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФИТОФИЛЬНОГО *ENDOCHIRONOMUS TENDENS* F. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE). 2. ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ

© 2021 г. А. А. Оглезнева[a], *, Н. А. Дурнова[a], М. Ю. Воронин[b]

[a]*Саратовский государственный медицинский университет имени В.И. Разумовского, Саратов, 410012 Россия*

[b]*Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского, Саратов, 410012 Россия*

**e-mail: cucurbita25@gmail.com*

Поступила в редакцию 06.08.2018 г.
После доработки 18.07.2020 г.
Принята к публикации 29.07.2020 г.

Изучен хромосомный полиморфизм в выборках личинок фитофильного *Endochironomus tendens* (Fabricius 1794), собранных в разных водоемах, относящихся к Волжскому (р. Терешка и р. Волга) и Донскому (реки Дон, Медведица и Хопер) бассейнам на территориях Саратовской и Волгоградской областей. Личинки собраны из тканей четырех видов прибрежно-водных растений (*Sparganum erectum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Typha angustifolia* L.). Всего в кариофонде *E. tendens* зарегистрировано 40 зиготических сочетаний хромосомных последовательностей. Семь сочетаний последовательностей обнаружены и описаны впервые: *tend*A1.3, *tend*E4.5, *tend*E5.5, *tend*(DG)2.4, *tend*(DG)3.4, *tend*(DG)4.5, *tend*(DG)4.6. Доля гетерозиготных особей составила 66.7–100 (99.8)%, среднее число гетерозиготных инверсий на особь 1.3–3.2 (2.2). В кариотипах личинок зарегистрировано 398 генотипических сочетаний последовательностей. Статистический анализ выборок хирономид, обитающих в одном субстрате, но в разных водоемах, выявил внутривидовую цитогенетическую дифференциацию. Например, между выборками личинок из сусака зонтичного, собранного в реках разных бассейнов (реки Терешка и Дон), установлено максимальное расстояние Махаланобиса, которое составило 6.70. При изучении хромосомной дифференциации между выборками личинок, собранными из разных субстратов, но в одном водоеме (на примере р. Медведица), максимальные расстояния Махаланобиса наблюдались между выборками из ежеголовника обыкновенного и сусака зонтичного – 2.63. Минимальные различия (0.35) наблюдались между выборками личинок из сусака зонтичного и стрелолиста обыкновенного. У фитофильного *E. tendens* наиболее выражена внутривидовая кариотипическая дифференциация, связанная с географической изменчивостью. Процесс хромосомной дифференциации *E. tendens* связан также с развитием адаптации личинок этого вида к минированию различных макрофитов, в процессе которой в кариотипах личинок формируются разнообразные геномные комбинации, позволяющие этому виду максимально осваивать широкий спектр экологических ниш.

Ключевые слова: политенные хромосомы, хромосомный полиморфизм, *Endochironomus tendens*

DOI: 10.31857/S0044513421010050

Популяции многих видов насекомых характеризуются высоким уровнем хромосомного полиморфизма, который может играть существенную роль в видообразовании. При аллопатрическом видообразовании со временем идет накопление различий в геномах дивергирующих групп, что в дальнейшем может привести к их полной репродуктивной изоляции. Например, у видов *Anopheles* (Diptera, Culicidae) процесс видообразования сопровождался изменением половой хромосомы и был связан с распространением исходной формы через Северную Америку в Евразию через Берингийский мост, затем в подходящих условиях предковая форма стала расширять свои территории (Ваулин, Новиков, 2016). При симпатрическом видообразовании обитание в различных экологических нишах приводит к формированию репродуктивного барьера, как у ряда видов двойников *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae), обитающих в Палеарктике (Гончаренко и др., 2011). С другой стороны, хромосомный полиморфизм является одним из факторов, позволяющих осо-

бям в популяциях приспосабливаться к разнообразным условиям среды. Взаимосвязь между адаптивной ролью хромосомных инверсий и экологическими факторами установлена для некоторых видов насекомых. Например, среди представителей семейства Simuliidae виды, имеющие широкий ареал, характеризуются высоким уровнем хромосомной изменчивости, что создает предпосылки для адаптации популяции к изменяющимся условиям среды (Чубарева, Петрова, 2003). Инверсионный полиморфизм у видов *Anopheles* имеет более выраженный адаптивный характер по сравнению с личинками рода *Chironomus* (Стегний, 1991), так как личинки видов *Anopheles* обитают у поверхностной пленки воды и более подвержены влиянию климатических факторов.

Представители семейства Chironomidae по широте освоения различных местообитаний в водной среде занимают лидирующее положение среди других двукрылых. Водный образ жизни их личинок связан с появлением разнообразных адаптаций и способствует широчайшему географическому распространению видов (Нарчук, 2004). Многие из представителей хирономид являются удобным цитогенетическим объектом для изучения хромосомного полиморфизма, ранее выявлен ряд закономерностей инверсионного полиморфизма у некоторых массовых видов родов *Chironomus* и *Camptochironomus* (Гундерина и др., 1996; Кикнадзе, 2008; Полуконова, Кармоков, 2013). На примере видов *Chironomus*, личинки которых обитают в бентосном слое водоемов, было установлено влияние географических факторов на процесс видообразования, при этом ведущую роль играет межконтинентальная изоляция, которая привела к дивергенции цитогенетической структуры палеарктических и неарктических популяций видов рода (Гундерина и др., 2009). Корреляция динамики хромосомного полиморфизма с влиянием факторов среды изучена недостаточно. Рассмотрено влияние ряда антропогенных факторов, таких как загрязнение тяжелыми металлами (Петрова и др., 2000) и радионуклидами (Кикнадзе, Истомина, 2009) на хромосомный аппарат хирономид. На примере *Chironomus plumosus* (Linnaeus 1758) показано, что изменения спектра и уровня хромосомного полиморфизма могут иметь адаптивный характер и зависят не только от экологических и климатических факторов, но и от микроусловий водоемов, в которых обитают личинки (Большаков, Шобанов, 2017).

Личинки фитофильных видов хирономид вступают в относительно тесные связи с высшей водной растительностью, обладают разной степенью специализации по отношению к минированию или обрастанию погруженных органов макрофитов и напрямую подвержены влиянию субстрата, в котором обитают (Зимбалевская, 1981). Получены сведения о приуроченности хирономид перифитона, в том числе и фитофильных хирономид, к заселяемым субстратам (Дурнова и др., 2011; 2012), однако взаимосвязи параметров хромосомного полиморфизма с обитанием в разных экологических условиях для фитофильных хирономид остаются не изученными.

Endochironomus tendens (Fabricius 1794) может служить хорошей моделью для анализа корреляций между цитогенетическими показателями и обитанием в различных субстратах, так как личинки этого вида широко распространены в водоемах разных типов и приспособлены к заселению как разлагающихся, так и живых частей разных видов прибрежно-водных растений (Дурнова и др., 2011; Оглезнева, Дурнова, 2013).

Цель настоящей работы – провести анализ хромосомного полиморфизма и цитогенетической дифференциации у личинок *E. tendens*, собранных из четырех растительных субстратов в разных водоемах Саратовской и Волгоградской областей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили 22 выборки (673 личинки 4-го возраста), собранные в летний период 2012–2015 гг. в Саратовской и Волгоградской областях. Личинки были извлечены из полуразложившихся листьев ежеголовника обыкновенного (*Sparganum erectum* L.), сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L.), стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia* L.), рогоза обыкновенного (*Typha angustifolia* L.), листьев телореза обыкновенного (*Stratiotes aloides* L.) и собраны в разных водоемах Волжского (реки Терешка и Волга) и Донского (реки Медведица и Хопер) бассейнов (табл. 1, см. часть 1). Определение личинок проводили по морфологическим признакам (Макарченко, 2006). Препараты политенных хромосом из клеток слюнных желез личинок готовили по этил-орсеиновой методике (Демин, Шобанов, 1990). Анализ препаратов проводили с использованием микроскопа Axioskop2 Plus, CCD-камеры AxioCamHRc и пакета программ AxioVision 4 (Ziess, Германия) при увеличениях 10 × 40 и 10 × 100. Дискриминантный анализ выполнен с использованием программы STATISTICA-10.0. Одна из малочисленных выборок (6 личинок из листьев *Stratiotes aloides* L.) не вошла в статистический анализ, для которого была использована 21 выборка (667 личинок). Рассчитаны частоты зиготических сочетаний последовательностей во всех выборках личинок, на основании которых были вычислены средние значения частот сочетаний последовательностей в объединенных выборках личинок (по субстратам). Проведен анализ с пошаговым исключением, который позволил выделить те хромосомные плечи, сочетания последовательностей в которых опре-

деляли достоверные различия в объединенных выборках личинок (табл. 4, 5). Проанализированы рассчитанные расстояния Махаланобиса между выборками личинок (табл. 6, 7, 8, 9).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для оценки внутривидового инверсионного полиморфизма использованы следующие параметры: спектр хромосомных последовательностей и их частоты (табл. 1), спектр и частоты зиготических сочетаний последовательностей, число гетерозиготных инверсий на особь в каждой выборке (табл. 2), спектр и частота геномных комбинаций (табл. 3).

Анализ геномных комбинаций в кариотипах личинок показал их высокое разнообразие. Всего зарегистрировано 398 сочетаний, из которых было выбрано 23 наиболее часто встречающиеся геномные комбинации, обнаруженные более чем в трех выборках (табл. 3), из них три комбинации (A2.3B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.1; A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.3; A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.1F1.1) также доминировали в ранее изученных водоемах (Дурнова, 2009). Вследствие того, что было обнаружено огромное количество геномных сочетания даже на относительно ограниченном количестве выборок, геномные комбинации показали себя как недостаточно информативные при изучении межпопуляционной дифференциации.

Как наиболее показательные, нами подробно рассмотрены частоты сочетаний последовательностей в различных хромосомных плечах. Объем и структура изученного материала позволили сравнивать личинок, обитающих в одном субстрате, но в разных водоемах, а также сравнивать между собой выборки личинок, обитающих в пределах одного водоема, но заселяющих разные субстраты.

В выборках личинок, собранных из ежеголовника в четырех разных водоемах (табл. 4), различия определялись частотой сочетаний последовательностей в плечах *tend*E, *tend*(DG) и *tend*B. Например, в выборках личинок, собранных в р. Волга, с высокой частотой (82%) встречено сочетание *tend*E1.1, тогда как у личинок, собранных в р. Дон, наиболее частое сочетание – *tend*E1.4 (50%). В выборках личинок, собранных в р. Волга, с высокой частотой встречено сочетание *tend*(DG)2.2 (58%), а у личинок из рек Дон, Медведица и Хопер в плече *tend*(DG) было невозможно выделить доминирующее сочетание (табл. 4). В популяции из р. Волга доминировало сочетание последовательностей *tend*B1.1 (75%), у личинок, собранных в реках Дон, Медведица и Хопер, с высокой частотой встречено сочетание *tend*B1.2: р. Дон – 52%, р. Медведица – 44%, р. Хопер – 53% (табл. 4).

В выборках личинок из сусака различия определялись по соотношению частот сочетаний последовательностей в плече *tend*E, *tend*(DG) и *tend*A (табл. 4). В выборках личинок из р. Терешка частота сочетания *tend*E1.1 составила 63%, а в выборках личинок из р. Хопер доминировало сочетание *tend*E1.4 (78%). В выборках личинок из р. Терешка встречены сочетания *tend*(DG)1.2 (44%) и *tend*(DG)1.4 (37%), тогда как у личинок, собранных в р. Дон, с высокой частотой встречено сочетание *tend*(DG)2.4 (63%). У личинок, собранных из р. Терешка, сочетание последовательностей *tend*A2.2 встречено с частотой 46%, а у личинок, собранных из р. Медведица, это сочетание встречено с частотой 74%. В выборках личинок, собранных из рек Дон и Хопер, доминировало сочетание *tend*A3.3 (табл. 4).

В выборках личинок из стрелолиста, собранного из двух водоемов (реки Волга и Медведица), различия между выборками личинок определялись по частотам сочетаний в плечах *tend*E и *tend*A. В выборках личинок из р. Волга доминировало сочетание *tend*E1.1(87%), а у личинок, собранных из р. Медведица, с высокой частотой встретилось сочетание *tend*E2.2 (50%). В выборках личинок из р. Волга сочетания последовательностей *tend*A2.2 и *tend*A2.3 встретились с одинаковой частотой (43%), тогда как у личинок из р. Медведица доминировало сочетание последовательностей *tend*A2.2 (75%) (табл. 4).

В выборках личинок, собранных из рогоза, различия определялись сочетанием последовательностей в плечах *tend*E, *tend*(DG) и *tend*B. Так, у личинок, собранных из р. Волга, с высокой частотой встречено сочетание *tend*E1.1(81%), однако в выборках личинок из р. Медведица в плече *tend*E невозможно выделить доминирующие сочетания последовательностей (табл. 4). У личинок, собранных из р. Волга, с высокой частотой встречено сочетание *tend*(DG)2.2 (56%), тогда как у личинок из р. Медведица сочетание *tend*(DG)2.2 встречено с частотой 36% (табл. 4). В выборках личинок, собранных в р. Волга, встречено с высокой частотой сочетание *tend*B1.1 (63%), а у личинок из р. Медведица сочетание последовательностей *tend*B1.1 встречено с частотой 48% (табл. 4).

Проведен также статистический анализ частоты встречаемости сочетаний последовательностей у личинок, обитающих в разных субстратах в пределах одного водоема (табл. 5). Для р. Медведица установлено, что различия между выборками из разных субстратов определяются по частотам сочетаний последовательностей в плечах *tend*E, *tend*DG, *tend*A (табл. 5). В выборках личинок, собранных из ежеголовника, сусака и рогоза, в плече *tend*E было невозможно выделить доминирующее сочетание последовательностей, а в выборках личинок из стрелолиста доминировало

Таблица 1. Частоты последовательностей в хромосомных плечах *E. tendens* F. из водоемов Саратовской и Волгоградской областей

Последовательности	Выборки																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
E1	0.52	0.77	0.56	0.54	0.63	0.63	0.53	0.53	0.52	0.85	0.47	0.13	0.72	0.75	0.39	0.67	0.29	0.20	0.91	0.94	0.83	0.83
E2	0	0	0.01	0	0.08	0.18	0.27	0.03	0.30	0	0.04	0.63	0.04	0	0	0.33	0.11	0.34	0.09	0.09	0.13	0
E3	0	0.14	0.07	0	0	0.10	0.09	0	0.11	0	0	0.02	0.01	0	0	0	0.03	0.02	0	0	0.21	0
E4	0.45	0.09	0.25	0.32	0.12	0	0.12	0.30	0.07	0.11	0.47	0.17	0.19	0.13	0.55	0	0.03	0.05	0	0.02	0	0.27
E5	0.03	0	0.17	0.15	0.08	0.04	0.05	0.14	0	0.02	0	0	0.04	0.12	0.05	0	0.86	0.64	0	0	0	0
F1	0.48	0.56	0.66	0.74	0.69	0.82	0.8	0.75	0.80	0.65	0.81	0.73	0.79	0.57	0.11	0.67	1	0.98	0.59	0.50	0.33	0.91
F2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0
F3	0.28	0.46	0.34	0.26	0.31	0.17	0.2	0.26	0.20	0.33	0.19	0.20	0.21	0.25	0.89	0.33	0	0	0.41	0.46	0.67	0.19
F4	0.03	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0
C1	0.93	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
C2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C3	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(DG)1	0.07	0.09	0.01	0	0.04	0.44	0.18	0	0.04	0	0.14	0	0.01	0	0	0.17	0	0	0	0.09	0.13	0.30
(DG)2	0.55	0.32	0.28	0.20	0.27	0.35	0.68	0.31	0.52	0.63	0.83	0.83	0.56	0.38	0,39	0.83	0	0.02	0.74	0.67	0.67	0.56
(DG)3	0.03	0.18	0.23	0.17	0.15	0	0.39	0.29	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.07	0	0
(DG)4	0.32	0.23	0.45	0.56	0.46	0.20	0.09	0.36	0.44	0.19	0.01	0.04	0.29	0.49	0.44	0	0	0	0.26	0.15	0.17	0.24
(DG)5	0.02	0.18	0	0	0.08	0	0	0	0	0.17	0	0	0.15	0.13	0	0	0.17	0.27	0	0.02	0	0
(DG)6	0	0	0.02	0.06	0	0	0	0.04	0	0.02	0	0	0	0	0.17	0	0.51	0.44	0	0	0	0
A1	0	0.05	0	0	0	0.11	0.3	0	0.01	0.24	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0.08	0.22
A2	0.52	0.46	0.53	0.52	0.58	0.57	0.76	0.36	0.65	0.28	0.89	0.97	0.43	0.25	0.22	0.67	0	0	0.50	0.65	0.63	0.11
A3	0.46	0.50	0.44	0.46	0.58	0.32	0.2	0.53	0.33	0.46	0.11	0.03	0.50	0.61	0.64	0.33	0	0	0.48	0.33	0.25	0.67
A4	0.07	0	0.03	0.02	0	0	0.04	0.11	0.01	0.02	0	0	0.07	0.13	0.11	0	0.29	0.80	0	0.02	0.17	0
B1	0.48	0.64	0.59	0.50	0.65	0.70	0.47	0.49	0.62	0.93	0.26	0.33	0.41	0.33	0.25	1	0.66	0.20	0.86	0.61	0.75	0.67
B2	0.52	0.36	0.41	0.50	0.35	0.30	0.53	0.51	0.38	0.07	0.74	0.67	0.59	0.67	0.75	0	0.09	0	0.18	0.39	0.25	0.33

Таблица 2. Частоты зиготических сочетаний последовательностей в хромосомных плечах *E. tendens* F. из водоемов Саратовской и Волгоградской областей

Зиготическое сочетание последовательностей	Выборки																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
E1.1	0.27	0.55	0.20	0.30	0.54	0.63	0.51	0.28	0.28	0.71	0.25	0.07	0.47	0.13	0	0.83	0.86	0.85	0.81	0.87	0.75	0.67
E1.2	0	0	0.02	0	0.08	0	0.39	0.02	0.14	0.04	0.39	0.07	0.07	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0
E2.2	0	0.27	0.03	0	0	0.02	0	0	0	0	0.28	0.13	0.03	0	0	0.17	0	0	0	0.52	0	0
E1.3	0.04	0.18	0.41	0.30	0.08	0.15	0.09	0.30	0.28	0	0	0	0.35	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E1.4	0.01	0	0.25	0.19	0.08	0.04	0.62	0.17	0.06	0.22	0.08	0.07	0.05	0.50	0.78	0	0.14	0.02	0	0.09	0.17	0.33
E4.4	0	0	0	0	0	0	0.14	0.02	0	0	0	0.53	0	0	0.11	0	0	0.02	0.19	0	0	0
E1.5	0.23	0	0.03	0.11	0	0.05	0	0.11	0.08	0.22	0	0	0	0.13	0	0	0	0	0	0	0	0
E4.5	0	0	0.03	0.11	0.15	0.15	0.18	0.08	0.16	0	0	0.13	0.03	0.25	0.11	0	0	0	0	0	0.08	0
E5.5	0	0	0.03	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F1.1	0.50	0.36	0.41	0.48	0.54	0.04	0.62	0.53	0.64	0.30	0.61	0.60	0.58	0.76	0.34	0.41	0.32	0.33	0.41	0.26	0.17	0.83
F1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F1.3	0.30	0.36	0.50	0.52	0.31	0.17	0.70	0.44	0.32	0.67	0.39	0.27	0.42	0.25	0.22	0.67	0.51	0.42	0.37	0.48	0.33	0.17
F3.3	0.07	0	0	0	0	0.04	0.06	0	0	0	0	0.07	0	0	0.33	0	0.17	0.20	0.22	0.28	0.50	0
F1.4	0.13	0.27	0.09	0	0.15	0	0	0.04	0.04	0.04	0	0	0	0	0.11	0	0	0.02	0	0	0	0
F4.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0	0	0	0.03	0	0.04	0	0
C1.1	0.93	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.98	1	0.96	1	1
C1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0
C1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C3.3	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0
(DG)1.1	0.07	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0.17
(DG)1.2	0.07	0.18	0	0	0.08	0.44	0.70	0	0.06	0	0.28	0.13	0	0	0	0.17	0	0	0	0.04	0.17	0
(DG)2.2	0.30	0.18	0.14	0.11	0.15	0.11	0.98	0.25	0.36	0.48	0.67	0.67	0.46	0	0.22	0.83	0.29	0.78	0.56	0.52	0.45	0.50
(DG)2.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(DG)3.3	0.03	0	0.05	0	0	0	0.04	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0.09	0	0	0.04	0	0
(DG)1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(DG)1.4	0.07	0	0.02	0	0	0.37	0.03	0	0.02	0	0	0		0.50	0	0	0	0	0	0.04	0.08	0.17
(DG)2.4	0.40	0	0.28	0.19	0.15	0.04	0	0.11	0.26	0.26	0.03	0.20	0.19	0.63	0.33	0	0.66	0.20	0.37	0.02	0.33	0
(DG)3.4	0	0.36	0.38	0.37	0.31	0	0.07	0.45	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(DG)4.4	0.07	0.18	0.09	0.22	0.15	0	0.10	0.04	0.30	0.19	0	0	0.13	0	0.11	0	0	0	0.07	0	0	0
(DG)4.5	0.03	0	0	0	0.15	0	0	0	0	0.04	0	0	0.18	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0
(DG)4.6	0.03	0	0.05	0.11	0	0	0	0.08	0	0.04	0	0	0	0	0.33	0	0	0	0	0	0	0
A1.1	0	0	0	0	0	0.04	0.03	0	0	0.22	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0.08	0.17
A1.2	0	0.09	0	0	0	0.04	0	0	0.02	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.04	0	0	0
A2.2	0	0	0	0	0	0.11	0.67	0	0	0.04	0.81	0.93	0	0	0	0.50	0.18	0.27	0.22	0.44	0.50	0.33
A1.3	0.37	0.09	0.27	0.19	0.31	0.41	0	0.15	0.44	0	0	0	0.24	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A2.3	0.30	0.64	0.54	0.67	0.54	0.30	0.4	0.42	0.40	0.44	0.17	0.07	0.39	0.13	0.33	0.50	0.52	0.44	0.52	0.44	0.25	0.33
A3.3	0.13	0	0.06	0.04	0	0	0.16	0.23	0.02	0.22	0.03	0	0.14	0.63	0.63	0	0.29	0.20	0.22	0.09	0.08	0.17
A3.4	0.20	0.18	0.14	0.11	0.15	0.11	0.09	0.21	0.12	0.04	0	0	0.24	0.13	0.11	0	0.03	0.05	0	0.04	0.08	0
B1.1	0.27	0.46	0.39	0.15	0.39	0.52	0.59	0.19	0.48	0.85	0.08	0.13	0.17	0.13	0.44	1	0.86	0.64	0.63	0.44	0.67	0.50
B1.2	0.43	0.36	0.39	0.71	0.54	0.37	0.69	0.60	0.28	0.15	0.33	0.40	0.49	0.25	0.44	0	0.11	0.34	0.37	0.35	0.17	0.33
B2.2	0.30	0.18	0.22	0.15	0.08	0.22	0.72	0.21	0.24	0	0.56	0.47	0.35	0.63	0.11	0	0.03	0.02	0	0.23	0.17	0.17
Доля гомозиготных особей, %	0	0	0	0	0	7.4	7.5	3.8	2	11.1	2.8	13.3	0	0	0	0	2.8	16.9	11.1	4.3	16.7	33.3
Доля гетерозиготных особей, %	100	100	100	100	100	92.6	92.5	96.2	98	88.9	97.2	86.7	100	100	100	100	97.2	83.1	88.9	95.7	83.3	66.7
Среднее число гетерозиготных инверсий на одну особь	2.33	2.36	3.06	3.19	2.54	2.52	2.06	3.09	2.02	2.00	1.42	1.33	2.36	2.36	2.78	1.33	1.97	1.58	1.85	2.05	1.67	1.50

Таблица 3. Частоты наиболее часто встречающихся геномных комбинаций у *E. tendens* F. из водоемов Саратовской и Волгоградской областей

№ п/п	Геномные комбинации	Выборки																					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	A2.2B1.1C1.1DG2.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0.09	0	0
2	A2.2B1.1C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0.17	0	0.06	0.04	0	0	0
3	A2.2B1.1C1.1DG2.4E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0.06	0.02	0.07	0	0	0
4	A2.2B1.1C1.1DG2.4E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.06	0.04	0.07	0	0	0
5	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.2F1.1	0	0	0	0	0	0	0.13	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.4F1.3	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0
8	A2.2B2.2C1.1DG1.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0.02	0	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.2F1.1	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0.04	0	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	A2.3B1.1C1.1DG2.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.50	0.03	0.06	0	0	0	0.17
11	A2.3B1.1C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.10	0	0	0.08	0
12	A2.3B1.1C1.1DG2.2E1.4F1.1	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0.02	0.04	0	0	0
13	A2.3B1.1C1.1DG2.2E1.4F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0.04	0	0
14	A2.3B1.1C1.1DG2.4E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.02	0.07	0	0	0
15	A2.3B1.1C1.1DG2.4E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0.09	0.04	0	0.04	0	0
16	A2.3B1.1C1.1DG2.4E1.1F3.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.06	0	0.04	0	0.08	0
17	A2.3B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.06	0.07	0.03	0	0	0	0	0.08	0.07	0	0	0
18	A2.3B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.04	0.09	0	0
19	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.1F1.3	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.08	0
20	A2.2B1.2C1.1DG2.2E1.4F1.3	0.11	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.1F1.1	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0.02	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0
22	A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.2F1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	A2.2B2.2C1.1DG2.2E1.4F1.1	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0.04	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 4. Среднее значение частот сочетаний последовательностей (%) у личинок, собранных в разных реках из ежеголовника, сусака, стрелолиста, рогоза

Сочетание последовательностей	Ежеголовник обыкновенный			
	р. Медведица	р. Хопер	р. Дон	р. Волга
E1.1	39	25	24	82
E1.4	28	35	50	16
(DG)2.2	24	17	42	58
(DG)2.4	28	20	16	35
(DG)3.4	15	40	0	0
B1.1	33	27	18	75
B1.2	44	53	52	23

Сусак зонтичный

Сочетание последовательностей	р. Медведица	р. Хопер	р. Дон	р. Терешка
E1.1	22	0	33	63
E1.4	25	78	50	15
(DG)1.2	31	0	0	44
(DG)2.2	53	22	0	11
(DG)1.4	1	0	0	37
(DG)2.4	7	33	63	4
A2.2	74	0	0	46
A3.3	4	56	63	8

Стрелолист обыкновенный

Сочетание последовательностей	р. Медведица	р. Волга
E1.1	38	87
E2.2	50	0
(DG)1.2	25	4
(DG)2.2	60	52
(DG)2.4	10	22
A2.2	75	43
A2.3	19	43

Рогоз узколистный

Сочетание последовательностей	р. Медведица	р. Волга
E1.1	28	81
E1.4	28	19
(DG)2.2	36	56
(DG)2.4	26	37
(DG)4.4	30	7
B1.1	48	63
B1.2	28	37

Таблица 5. Среднее значение частот сочетаний последовательностей (%) у личинок, собранных в одной реке из ежеголовника, сусака, стрелолиста и рогоза

Сочетание последовательностей	Субстрат			
	Ежеголовник обыкновенный	Сусак зонтичный	Стрелолист обыкновенный	Рогоз обыкновенный
р. Медведица				
E1.1	39	22	38	28
E1.2	0	18	0	14
E2.2	31	4	50	0
E1.4	28	25	10	28
(DG)1.2	0	31	25	6
(DG)2.2	24	53	60	36
(DG)2.4	28	7	10	26
A2.2	30	74	75	44
A2.3	43	18	19	40

Сочетание последовательностей	Ежеголовник обыкновенный	Сусак зонтичный
р. Хопер		
A2.2	21	0
A2.3	51	33
A3.4	12	11
A3.3	16	56

Сочетание последовательностей	Ежеголовник обыкновенный	Стрелолист обыкновенный	Рогоз обыкновенный
р. Волга			
B1.1	75	43	63
B1.2	23	35	37
B2.2	2	22	0

Таблица 6. Расстояния Махаланобиса (справа сверху) и достоверность различий (*p*-уровень) (слева снизу) между выборками личинок из ежеголовника обыкновенного

Водоемы	Волга	Дон	Медведица	Хопер
Волга		2.68	1.96	3.32
Дон	0.00		0.26	0.67
Медведица	0.00	0.05		0.25
Хопер	0.00	0.00	0.02	

Таблица 7. Расстояния Махаланобиса (справа сверху) и достоверность различий (*p*-уровень) (слева снизу) между выборками личинок из сусака зонтичного

Водоемы	Терешка	Медведица	Хопер	Дон
Терешка		1.24	6.23	6.70
Медведица	0.00		5.79	6.45
Хопер	0.00	0.00		1.68
Дон	0.00	0.00	0.34	

Таблица 8. Расстояния Махаланобиса (справа сверху) и достоверность различий (*p*-уровень (слева снизу) между выборками из р. Медведица)

Субстраты	Ежеголовник обыкновенный	Сусак зонтичный	Рогоз обыкновенный	Стрелолист обыкновенный
Ежеголовник обыкновенный		2.63	0.79	2.36
Сусак зонтичный	0.00		1.43	0.35
Рогоз обыкновенный	0.00	0.00		1.79
Стрелолист обыкновенный	0.00	0.14	0.00	

Таблица 9. Расстояния Махаланобиса (справа сверху) и достоверность различий (*p*-уровень (слева снизу) между выборками из р. Волга

Субстраты	Ежеголовник обыкновенный	Стрелолист обыкновенный	Рогоз обыкновенный
Ежеголовник обыкновенный		1.25	0.07
Стрелолист обыкновенный	0.00		1.01
Рогоз обыкновенный	0.96	0.07	

сочетание *tend*E2.2 (50%). В плече *tend*DG для выборок личинок из ежеголовника и рогоза доминирующего сочетания последовательностей не было (табл. 5). В выборках личинок, собранных из сусака, доминировало сочетание *tend*DG2.2 (53%), так же как и в выборках личинок из стрелолиста (60%). В выборках личинок, собранных из стрелолиста, доминировало сочетание *tend*A2.2 (75%), так же как и в выборках из сусака (74%). В выборках личинок, собранных из рогоза и ежеголовника, сочетания последовательностей *tend*A2.2 и *tend*A2.3 были встречены примерно с одинаковой частотой (табл. 5).

Для р. Хопер установлено, что различия между выборками личинок из ежеголовника и сусака определялись только по частоте сочетаний последовательностей в плече *tend*A (табл. 5). В выборках личинок из ежеголовника доминировало сочетание *tend*A2.3 (51%), в выборках из сусака доминировало сочетание *tend*A3.3 (56%) (табл. 5).

У личинок, собранных в р. Волга из рогоза, ежеголовника и стрелолиста, различия между выборками личинок определялись по соотношению сочетаний последовательностей в плече *tend*B. В выборках личинок из рогоза и ежеголовника были встречены только сочетания *tend*B1.1 и *tend*B1.2 в (табл. 5). В выборках личинок из стрелолиста были встречены все сочетания, описанные для этого плеча: *tend*B1.1 (43%), *tend*B1.2 (35%), *tend*B2.2 (22%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее при изучении цитогенетической структуры популяций *E. tendens* в Саратовской и Самарской областях (Дурнова, 2009) было установлено, что по количеству инверсионных вариантов последовательностей наиболее полиморфными в кариотипе этого вида является плечо *tend*E, для которого было описано пять последовательностей, и плечи *tend*DG и *tend*A, для которых описаны по четыре последовательности. В результате проведенного исследования было обнаружено, что наиболее полиморфным является *tend*DG, для которого зарегистрировано шесть инверсионных вариантов и двенадцать зиготических комбинаций последовательностей; для плеча *tend*E выявлено пять последовательностей и девять сочетаний, для *tend*A – четыре последовательности и семь сочетаний.

При исследовании кариотипической структуры популяций *E. tendens* из водоемов Болгарии (Michailova, Gercheva, 1982; Michailova; 1987; 1992; 1996), а также Саратовской и Самарской (Дурнова, 2009) областей был отмечен высокий уровень хромосомного полиморфизма и выявлено, что внутри вида существуют два цитотипа. Личинки, которые относятся к цитотипу I и которые имеют специфические гомозиготные сочетания последовательностей (*tend*A1.1 и *tend*(DG)1.1), были собраны в водоемах Болгарии и Венгрии из тканей рогоза широколистного, а личинки, относящиеся к цитотипу II (последовательности *tend*A2.2 и *tend*(DG)2.2), минировали ткани чилима и редко

заселяли ткани рогоза широколистного (Michailova, 1992). В выборках, собранных нами, особей, относящихся к цитотипу I, не было встречено, но в ряде выборок (табл. 2) с низкой частотой встречены “гибридные” особи, в кариотипе которых плечо *tend*(DG) содержало хромосомные последовательности обоих цитотипов-*tend*(DG)1.2. Такие особи были встречены в сусаке, стрелолисте и ежеголовнике, но даже в этих выборках доминировали особи, относящиеся к цитотипу II (*tend*(DG)2.2) и *tend*(A2.2).

Установлена цитогенетическая дифференциация личинок, обитающих в одинаковом субстрате (ежеголовник, сусак, стрелолист или рогоз), но в разных водоемах (реки Медведица, Хопер, Дон, Волга). В результате проведенного статистического анализа установлено, что среди личинок *E. tendens* из ежеголовника, собранных в разных водоемах, наибольшие расстояния Махаланобиса наблюдались между выборками, собранными из рек разных бассейнов: из р. Волга и р. Хопер – 3.32, из р. Волга и р. Дон – 2.68, из р. Медведица и р. Волга – 1.96. Расстояния Махаланобиса между выборками личинок, собранными в водоемах бассейна р. Дон, составили: из р. Медведица и р. Хопер – 0.25; из р. Медведица и р. Дон – 0.26; из р. Дон и р. Хопер – 0.67, т.е. выборки личинок были сходны между собой. Обнаруженные различия достоверны, $p \leq 0.0005$ (табл. 6).

Для хирономид, собранных из сусака, было выявлено, что выборки личинок из р. Терешка отличаются от выборок личинок из водоемов Донского бассейна, расстояния Махаланобиса составляют от 1.24 до 6.70. Наибольшее значение расстояния Махаланобиса обнаружено между выборками личинок, собранных из разных бассейнов: из р. Терешка и р. Дон – 6.70 (табл. 7). Между выборками личинок, собранными из рек Донского бассейна, расстояния Махаланобиса составили: из р. Медведица и р. Дон – 6.45, из р. Медведица и р. Хопер – 5.79, выборки личинок, собранные в р. Хопер и в р. Дон различаются незначительно – 1.68, (табл. 7). Все обнаруженные различия достоверны, $p \leq 0.0005$ (табл. 7).

Расстояние Махаланобиса между выборками личинок, собранными из рогоза в р. Волга и р. Медведица, составило 2.27. Между выборками личинок, собранными из стрелолиста в р. Волга и р. Медведица расстояния Махаланобиса составило 1.79. Обнаруженные различия достоверны ($p \leq$ ≤ 0.0005).

При анализе цитогенетической дифференциации фитофильных хирономид были рассмотрены различия в кариотипах личинок *E. tendens*, заселяющих разные субстраты в пределах одного водоема (на примере рек Медведица, Волга и Хопер). При проведении статистического анализа было выявлено, что среди выборок личинок, собранных в р. Медведица, максимальные различия были между выборками из ежеголовника и сусака – 2.63, а также из ежеголовника и стрелолиста – 2.36. Расстояние Махаланобиса между выборками личинок из рогоза и стрелолиста составило 1.79, минимальные различия выявлены между выборками из рогоза и ежеголовника – 0.79 и из стрелолиста и сусака – 0.35 (табл. 8). В р. Хопер расстояние Махаланобиса между выборками личинок, собранными из ежеголовника и сусака, составило 1.58. В р. Волга максимальные различия были выявлены у личинок, собранных из ежеголовника и стрелолиста – 1.25. Расстояние между выборками личинок, собранными из рогоза и стрелолиста составило 1.01. Минимальные различия между выборками личинок были у хирономид, собранных из ежеголовника и рогоза – 0.07 (табл. 9).

Высокое разнообразие хромосомных последовательностей и их комбинаций в кариофонде *E. tendens* обусловлено не только обитанием личинок в разных растениях, но также, безусловно, связано и с другими параметрами водоемов (гидродинамическая активность, кислородный режим, химический состав воды, трофность и т.д.). Аналогичная система хромосомного полиморфизма была описана ранее для личинок бентосного *Ch. plumosus*, которые обитают в различных микроусловиях Рыбинского водохранилища и которые относятся к одной обобщенной популяций. Для всех выборок личинок *Ch. plumosus* характерны общие последовательности, но, если рассматривать каждую изученную точку как самостоятельную популяцию, можно было выделить последовательности, уникальные для каждой из них. Вероятно, в цитогенетической структуре популяции заложены регуляторные механизмы, позволяющие особям максимально адаптироваться к условиям обитания (Большаков, Шобанов, 2017).

Накопленные данные по структуре кариофонда *E. tendens* (по изменению спектра и частот хромосомных последовательностей, частот зиготических сочетаний и геномных комбинаций и числу гетерозиготных инверсий на особь) показали чрезвычайно высокий уровень хромосомного полиморфизма в популяциях этого вида. Разнообразные зиготические сочетания, и еще более разнообразные геномные комбинации у личинок *E. tendens*, вероятно, обеспечивают цитогенетическую основу адаптационных возможностей, тем самым позволяя виду максимально эффективно осваивать среду обитания. У личинок *E. tendens*

наиболее выражена внутривидовая кариотипическая дифференциация, которая связана с географической изменчивостью, но процесс хромосомной дифференциации *E. tendens* также связан с развитием адаптации личинок этого вида к минированию различных макрофитов, т.к. высшие водные растения создают уникальные микроусловия для местообитания фитофильных хирономид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.В., Шобанов Н.А., 2017. Влияние микроусловий среды обитания на формирование цитогенетической структуры популяции *Chironomus plumosus* из Рыбинского водохранилища // Труды ИБВВ РАН. Т. 80. № 83. С. 20–29.

Ваулин О.В., Новиков Ю.М., 2016. Филогенетические связи между палеоарктическими видами *Anopheles* комплекса *maculipennis* (Diptera: Culicidae), установленные при использовании разных методов. Проблема консенсуса // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 20. № 5. С. 695–703.

Гончаренко Г.Г., Митрофанов В.Г., Сурков А.А., Корочкин Л.И., 2011. Этапы видообразования у видов-двойников *Drosophila* группы virilis Палеарктики // Доклады академии наук. Т. 441. № 4. С. 561–564.

Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Айманова К.Г., Истомина А.Г., Провиз В.И., Салова Т.А., Ракишева А.Ж., Батлер М.Дж., 1996. Цитогенетическая дифференциация природных и лабораторных популяций *Camptochironomus tentans* (Chironomidae, Diptera) // Генетика. Т. 31. № 12. С. 53–67.

Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Батлер М., 2009. Географическая дифференциация геномной ДНК *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) в природных популяциях голарктики // Генетика. Т. 45. № 1. С. 64–72.

Демин С.Ю., Шобанов Н.А., 1990. Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в европейской части СССР // Цитология. Т. 32. № 10. С. 1046–1054.

Дурнова Н.А., 2009. Хромосомный полиморфизм и цитотипы *Endochironomus tendens* F. (Diptera, Chironomidae) из водоёмов Саратовской и Самарской областей // Цитология. Т. 51. № 7. С. 592–601.

Дурнова Н.А., Воронин М.Ю., Оглезнева А.А., 2012. Избирательность заселения макрофитов некоторыми видами хирономид–минеров (Diptera, Chironomidae) // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Сб. науч. трудов. Саратов: Изд. Сарат. ун-та. Вып. 10. С. 55–58.

Дурнова Н.А., Воронин М.Ю., Сухова Е.И., 2011. Биотопическая приуроченность перифитонных хирономид в водоёмах Саратовской области // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 304–313.

Зимбалевская Л.Н., 1981. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наукова думка. 216 с.

Кикнадзе И.И., 2008. Роль хромосомного полиморфизма в дивергенции популяции и видов *Chironomus* (Diptera) // Зоологический журнал. Т. 87. № 6. С. 686–701.

Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., 2009. Хромосомная изменчивость в природных популяциях комара звонца *Chironomus aprilinus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Евразиатский энтомологический журнал. Т. 8. № 1. С. 9–17.

Макарченко Е.А., Макарченко М.А., 2006. Семейство Chironomidae – комары-звонцы // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. VI. Ч. 4. Двукрылые и блохи. Владивосток: Дальнаука. С. 204–734.

Нарчук Э.П., 2004. Комары семейства Chironomidae-наиболее адаптированные к водной среде двукрылые насекомые (Diptera) // Евразиатский энтомологический журнал. Т. 3. № 4. С. 259–264.

Оглезнева А.А., Дурнова Н.А., 2013. Гидрофильные растения р. Медведицы и их связь с фитофильными видами хирономид // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. Вып. 11. С. 67–72.

Петрова Н.А., Михайлова П.В., Селла Г., Рамелла Л., Боверо С., Зелано В., Реголи Ф., 2000. Структурно-функциональные изменения политенных хромосом *Chironomus riparius* из водоемов Италии, загрязненных тяжелыми металлами // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 511–521.

Полуконова Н.В., Кармоков М. Х., 2013. Микроэволюционные изменения в популяциях *Chironomus nuditarsis* Str. (Keyl, 1962) (Chironomidae, Diptera) Центрального Кавказа // Генетика. Т. 49. № 2. С. 175–181.

Стегний В.Н., 1991. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 136 с.

Чубарева Л.А., Петрова Н.А., 2003. Кариотипы мошек (Diptera, Simuliidae) мировой фауны // Энтомологическое обозрение. Т. 82. № 1. С. 157–222.

Michailova P.V., 1987. Comparative karyological analysis of species of genus *Endochironomus* Kieff. // Entomology. V. 29. P. 105–111.

Michailova P.V., 1992. *Endochironomus tendens* (F.) (Diptera, Chironomidae) an example of stasipatric speciation // Netherlands Journal of Aquatic Ecology. V. 26. P. 173–180.

Michailova P.V., 1996. Cytotaxonomy of Chironomidae (Diptera) from Lake Shalba: cytogenetic evidence for introgressive hybridization // Hydrobiologia. V. 3. P. 173–180.

Michailova P.V., Gercheva P., 1982. Cytotaxonomical characteristics of the genus *Endochironomus* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Caryologia. V. 35. P. 33–56.

POPULATIONAL KARYOLOGICAL ANALYSIS OF THE PHYTOPHILOUS *ENDOCHIRONOMUS TENDENS* F. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE). 2. CHROMOSOME POLYMORPHISM AND CYTOGENETIC DIFFERENTIATION IN POPULATIONS

A. A. Oglezneva[1, *], N. A. Durnova[1], M. Yu. Voronin[2]

[1]Razumovsky Saratov State Medical University, Saratov, 410012 Russia

[2]Saratov State University, Saratov, 410012 Russia

**e-mail: cucurbita25@gmail.com*

Chromosomal polymorphism in samples of the phytophilous larvae of *Endochironomus tendens* (Fabricius 1794) collected in different reservoirs and belonging to the Volga (the Tereshka and Volga rivers) and Don (the Don, Medveditsa and Khoper rivers) river basins in the Saratov and Volgograd regions was studied. The larvae were taken from tssues of four species of littoral aquatic plants (*Sparganum erectum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Typha angustifolia* L.). In total, 40 zygotic combinations of chromosomal sequences were registered in the karyotypes of *E. tendens*. For the first time, seven combinations of sequences: *tend*A1.3; *tend*E4.5; *tend*E5.5; *tend*(DG)2.4; *tend*(DG)3.4; *tend*(DG)4.5; *tend*(DG)4.6, were discovered and described. The number of heterozygous individuals amounted to 66.7–100 (99.8)%, the average number of heterozygous inversions per individual being 1.3–3.2 (2.2). Three hundred and ninety eight genotypic combinations of sequences in chromosomal arms of the larvae were recorded and the frequency of their occurrence was analyzed. Statistical analysis of the samples of chironomids living in one substrate, but in different water bodies, revealed intraspecific cytogenetic differentiation. For example, between the samples of larvae from *B. umbellatus* L. collected from various river basins (the Tereshka and Don rivers), the maximum distance of Mahalanobis was 6.70. By studying the chromosomal differentiation between the larval samples collected from different substrates, but in the same water body (for example, in the Medveditsa River), the maximum distance of Mahalanobis was observed between the samples of larvae collected from *S. erectum* and *B. umbellatus*, reaching 2.63. The minimal differences (0.35) were observed between the larval samples of *B. umbellatus* and *S. sagittifolia*. In the phytophilous *E. tendens* larvae, intraspecific karyotypic differentiation was most pronounced, this being associated with geographic variability. The process of chromosomal differentiation in *E. tendens* was also established to be related to the development of larval adaptations to mining the various macrophytes, during which a variety of genomic combinations must have been formed in the karyotypes of larvae allowing this species to maximally exploit its habitat.

Keywords: polytene chromosomes, chromosomal polymorphism, *Endochironomus tendens*

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 1, с. 40–56

УДК 597.554.3:591.3.486

МОРФОЛОГИЯ ОРГАНА ОБОНЯНИЯ АНАБАСА (*ANABAS TESTUDINEUS*, ANABANTIDAE, PERCIFORMES)

© 2021 г. А. О. Касумян[a, b], Н. И. Пащенко[a, *], Л. Т. К. Оань[c]

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

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

[c] *Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр, Приморское отделение, Нячанг, Вьетнам*

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

Поступила в редакцию 25.12.2019 г.
После доработки 12.01.2020 г.
Принята к публикации 19.02.2020 г.

Методом световой микроскопии исследована макроморфология органа обоняния анабаса (*Anabas testudineus*). Входное отверстие (передняя ноздря) представляет собой короткую и неширокую направленную вперед трубку. Выходное отверстие (задняя ноздря) у крупных особей (*TL* > 8–10 см) почти полностью перекрывает кожная складка-клапан, возникающая при длине тела рыб 6.0 см и постепенно увеличивающаяся в размерах. Переднюю часть обонятельной полости занимает обонятельная розетка параллельного типа. Число складок в розетке увеличивается по мере роста рыб, но не превышает 11 (*TL* 22 см). Обонятельные складки в центре розетки наиболее крупные, их размеры закономерно уменьшаются к ее медиальному и латеральному краям. У рыб, достигших длины *TL* 6.5 см, на боковой поверхности складок появляются вторичные складки. Отверстия, ведущие в два вентиляционных (акцессорных) мешка – крупный лакримальный и меньший по объему этмоидальный, – расположены в каудальной части обонятельной полости. Предложена схема вентиляции обонятельной полости. Обсуждается возможность использования анабасом обоняния для ориентации и навигации при перемещениях по суше.

Ключевые слова: анабас, *Anabas testudineus*, орган обоняния, обонятельная розетка, обонятельные складки, вентиляционный мешок, вентиляция органа обоняния, ориентация, навигация

DOI: 10.31857/S0044513420110045

Изучение морфологии органа обоняния у рыб, разных по систематике и экологии, представляет значительный интерес для выяснения разнообразия, видовых особенностей и общих закономерностей структурного и функционального развития у них обонятельной системы (Yamamoto, 1982; Zeiske et al., 1992). Анабас, или рыба-ползун (*Anabas testudineus*) привлекает особое внимание для такого рода исследований благодаря своеобразной биологии – способности временно покидать водоемы и выживать вне воды в течение нескольких часов и даже суток (Das, 1927; Johansen, 1970; Liem, 1987). Анабас – облигатно воздуходышащая рыба. Он извлекает примерно равное количество кислорода за счет жаберного дыхания и газового обмена через поверхность наджаберной полости и хорошо развитого лабиринтового органа (Munshi et al., 1986). При отсутствии в воде кислорода только за счет воздушного дыхания он выживает более длительное время, чем при жаберном дыхании в насыщенной кислородом воде, но без доступа к атмосферному воздуху (Hughes, Singh, 1970). Это происходит за счет того, что у анабаса толщина жаберного эпителия намного больше, а проницаемость газов в несколько раз слабее, чем аналогичные показатели эпителия наджаберной полости и лабиринтового органа (Hughes et al., 1973; Aguilar et al., 2018).

В пределах своего обширного ареала (Индия, Бангладеш, Китай и вся Юго-Восточная Азия) анабас встречается в пресноводных водоемах различного типа, но наиболее обычен в небольших и мелководных заросших водной растительностью реках, ручьях, канавах, каналах, водохранилищах, прудах, рисовых чеках (Das, 1927; Smith, 1945; Rainboth, 1996). Ухудшение кислородных условий, повышение температуры воды и снижение уровня воды, часто наблюдаемые в этих водоемах, особенно в засушливое время года, не побуждают анабаса выходить на сушу в поисках более подходящих для обитания водоемов. Как следует из результатов экспериментов, покидать

воду стимулирует недостаток корма и усиливающаяся пищевая конкуренция (Liem, 1987; Павлов и др., 2018). Согласно наблюдениям в природе, выход на сушу происходит в ночные часы и в сезон дождей (Das, 1927; Liem, 1987), хотя упоминается о перемещениях по суше и в сухое время (Smith, 1945). Расстояние, преодолеваемое за один выход, достигает почти 200 м (Pinter, 1986, цит. по: Graham 1997); по другим наблюдениям анабас проходит свыше 90 м сложного маршрута примерно за 30 мин (Smith, 1945). В лабораторном эксперименте максимальная скорость перемещения приближается к 1.8 длины тела в секунду, что для подопытных рыб длиной 14.3 см составляет 25.6 см/с (Davenport, Abdul Matin, 1990). На своем пути рыбы способны двигаться вверх по наклонной поверхности (до 25°–30°) и преодолевать невысокие вертикальные препятствия (Davenport, Abdul Matin, 1990).

Сведения о направленности перемещений анабаса по суше в доступной литературе отыскать не удалось, однако многими авторами упоминается, что воздушное дыхание позволяет этим рыбам выходить из воды и расселяться, переходя из водоема в водоем (Das, 1927; Smith, 1945; Liem, 1987; Davenport, Abdul Matin, 1990; Linke, 1992; Sayer, Davenport, 1991; Rainboth, 1996; Graham, 1997; Sokheng et al., 1999). Ориентируется ли анабас на суше и каким образом это ему удается, неизвестно, хотя по предположениям некоторых авторов анабас способен к хомингу (Smith, 1945) и может находить путь к новым водоемам (Linke, 1992). Поскольку выход на сушу происходит в ночные или предутренние часы, а перемещаться анабас предпочитает по участкам, поросшим травой (Das, 1927; Liem, 1987), то ориентация и навигация по зрительным ориентирам, запоминаемых рыбой, как это происходит, например, у амфибионтного батигобиуса *Bathygobius soporator* (Aronson, 1971), вряд ли возможна. Другие рыбы, тоже способные долгое время находиться вне воды, ориентируются по солнцу, чтобы двигаться по направлению к водоему, к которому должны вернуться, чтобы не погибнуть (пятноголовый фундулюс (*Fundulus notti*)), либо определяют верное направление по отраженному от водной поверхности поляризованному свету (обыкновенный фундулюс (*Fundulus heteroclitus*)) (Goodyear, 1970; Bressman et al., 2016). Однако зрительная ориентация не может рассматриваться в качестве возможной для анабаса, предпочитающего выходить из воды в темное время суток. Ориентация по уклону местности, способность к которой проявляется у некоторых рыб (мраморный ривулус (*Kryptolebias marmoratus*), гамбузия (*Gambusia affinis*)) (Boumis et al., 2014; Bressman et al., 2019), тоже представляется мало приемлемой для анабаса, населяющего равнинные водоемы.

Среди дистантных сенсорных систем важную роль в ориентации и навигации у многих водных и наземных животных играет обоняние (Hasler, 1966; Hasler, Scholz, 1983; Grassman, 1993; Cardé, Willis, 2008; Lohmann et al., 2008; Nevitt, 2008; Wyatt, 2014). Амфибионтные животные, такие как лягушки и жабы (Anura), также руководствуются запаховыми сигналами при миграции к родным водоемам (хоминг) для нереста или зимовки и при возвращении к летним участкам обитания (Grubb, 1973, 1973a; Sinsch, 1992; Ogurtsov, 2004). Поэтому использование анабасом обонятельных ориентиров во время сухопутных перемещений к новым водоемам или для возвращения в исходный нельзя исключать.

Существующие данные об обонятельной системе анабаса крайне ограничены. Сообщается, что в органе обоняния у половозрелых рыб имеется до 10 обонятельных складок, располагающихся параллельно друг другу (Datta et al., 1976). На боковой поверхности складок от основания и до гребня обнаружены невысокие вторичные складки, отсутствующие у молодых особей (Rahmani, Khan, 1980, 1981a). В обонятельном эпителии присутствуют основные типы клеток – сенсорные нейроны, мерцательные, опорные и базальные клетки. Слизистые клетки найдены лишь в эпителии вентиляционных (акцессорных) мешков (Rahmani, Khan, 1980, 1981a). Отмечается слабое развитие у анабаса обонятельных долей в переднем мозге (Bersa, 1997, цит. по: Binoy et al., 2015). Сведения о способности анабаса реагировать на обонятельные стимулы отсутствуют. Предполагается, что анабас принадлежит к рыбам-макросматикам, у которых обонятельная система развита слабо и ее роль в жизни невелика (Datta et al., 1976; Rahmani, Khan, 1981). Выявленное у анабаса стремление объединяться в группы, состоящие из знакомых особей своего вида, контролируется зрительной рецепцией, запаховые сигналы (феромоны) на такой выбор рыб влияния не оказывают (Binoy, Thomas, 2006; Binoy et al., 2015).

Целью настоящего исследования было изучение макроморфологии и вентиляции органа обоняния у анабаса *Anabas testudineus*. В задачи работы входило также проследить за морфологическими изменениями органа обоняния, связанными с ростом рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыбы отловлены в водоемах, расположенных в окрестностях г. Нячанг (провинция Кханьхоа, Вьетнам), часть рыб приобретена живыми на местном рынке. После доставки в лабораторию Приморского отделения Совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра рыб из-

меряли и фиксировали в 4% водном растворе формальдегида. Препарирование и исследование морфологии органа обоняния выполнены под бинокулярным микроскопом МБС-1. Измерения морфологических структур сделаны с помощью окулярного микрометра. Вентиляцию органа обоняния изучали на фиксированных препаратах при механической имитации движения челюстей и жаберных крышек, для визуализации токов воды использовали взвесь черной китайской туши. Всего морфологическому исследованию подвергнуты 103 особи с абсолютной длиной тела (TL) 3.8–22.0 см.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология органа обоняния. Орган обоняния расположен ростральнее и медиальнее глаз (рис. 1). Обонятельная полость открывается наружу передней (входной) и задней (выходной) ноздрями, отстоящими друг от друга. Передняя ноздря находится вблизи верхней челюсти, имеет форму направленной вперед короткой трубки, идущей от центра неглубокой округлой впадины на эпидермальном своде ростральной части обонятельной полости, сформированной у рыб всех исследованных размеров (рис. 2). У самых крупных из исследованных особей, ростральная часть этой впадины заходит под выступающий край верхней челюсти. Трубка в длину достигает 2.1 мм, внешний диаметр составляет 62–86% от ее длины (табл. 1).

Задняя ноздря в виде округлого канала проходит сквозь костно-хрящевую перемычку. Снаружи отверстие ноздри окружено невысоким ободком и почти полностью перекрыто эластичной кожной складкой-клапаном. Свободный просвет, ограниченный краями складки и самой ноздри, у крупных особей (TL > 9.5 см) узкий и серповидный (рис. 2).

Обонятельная полость эллипсоидная и уплощенная, окружена костной капсулой, сверху в ростральной части перекрыта тонкой эпидермальной крышей, в каудальной части – широкой утолщенной костно-хрящевой перемычкой, состоящей из хрящевого сочленения выростов носовой (nasale) и слезной (lacrimale) костей. На дне в передней части обонятельной полости находится почти симметричная обонятельная розетка параллельного типа, образованная у исследованных особей 5–11 обонятельными складками (рис. 3). Ширина розетки примерно вдвое больше ее длины, она практически полностью заполняет ростральную часть обонятельной полости (табл. 1). Складки располагаются параллельно друг другу и отходят в каудальном направлении от узкой слабоизогнутой поперечной площадки (рис. 3). В центре розетки обонятельные складки наиболее крупные, близкие по длине, их толщина достигает 350–400 мкм, расстояние между складками

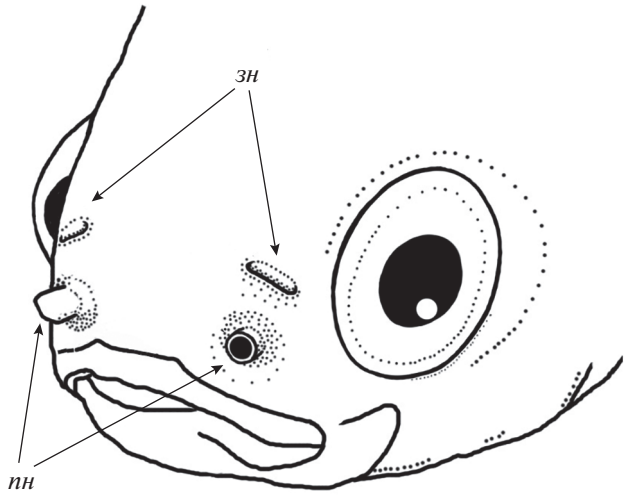


Рис. 1. Голова анабаса (*Anabas testudineus*): *пн* – передняя ноздря, *зн* – задняя ноздря.

около 15–20 мкм. К медиальному и латеральному краям розетки размеры складок закономерно уменьшаются (рис. 4). У рыб с TL > 65 мм на крупных складках отчетливо видна продольная вторичная складчатость. Число вторичных складок на боковой поверхности первичной складки достигает 9–11 у наиболее крупных рыб. Гребень складок уплощен, у рыб с TL > 100 мм в его дистальной части имеется небольшой закругленный направленный назад языкообразный вырост, лишенный вторичной складчатости и поэтому меньшей толщины по сравнению с самой складкой.

На дне обонятельной полости за обонятельной розеткой находятся два близко расположенных отверстия, одно из которых занимает медиальное, другое – латеральное положение и ведут соответственно в полость вентиляционных мешков – лакримального и этмоидального (рис. 3 и 5). Оба отверстия округлые, у крупных особей диаметр отверстия этмоидального мешка больше, чем лакримального отверстия (табл. 1). Диаметр каждого из этих отверстий больше диаметра каждой из ноздрей. Большой лакримальный мешок находится под дном обонятельной полости, сужаясь, он тянется под лакримальной костью в вентральном направлении вдоль глазной впадины (рис. 5). Этмоидальный мешок меньше по объему, он вытянут в ростральном направлении вдоль медиальной стенки обонятельной полости. Этмоидальные мешки правого и левого органов обоняния разделяют этмоидальная кость и хрящевая перегородка. Полости вентиляционных мешков изнутри выстланы прочной и эластичной оболочкой. По нашим ориентировочным оценкам, суммарный объем лакримального и этмоидального

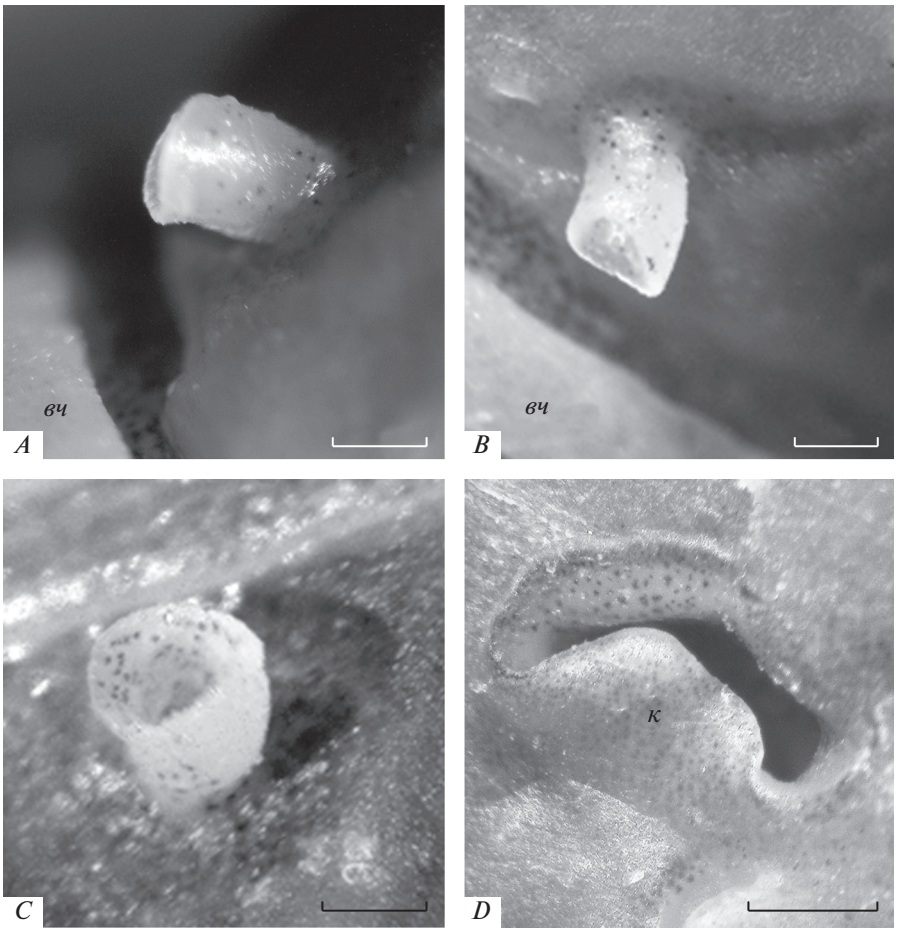


Рис. 2. Передняя ноздря (*A*–*C* – вид с латеральной, дорсальной и ростральной сторон) и задняя ноздря (*D*) у анабаса (*Anabas testudineus*); *вч* – верхняя челюсть, *к* – кожная складка-клапан. Шкала 0.5 мм.

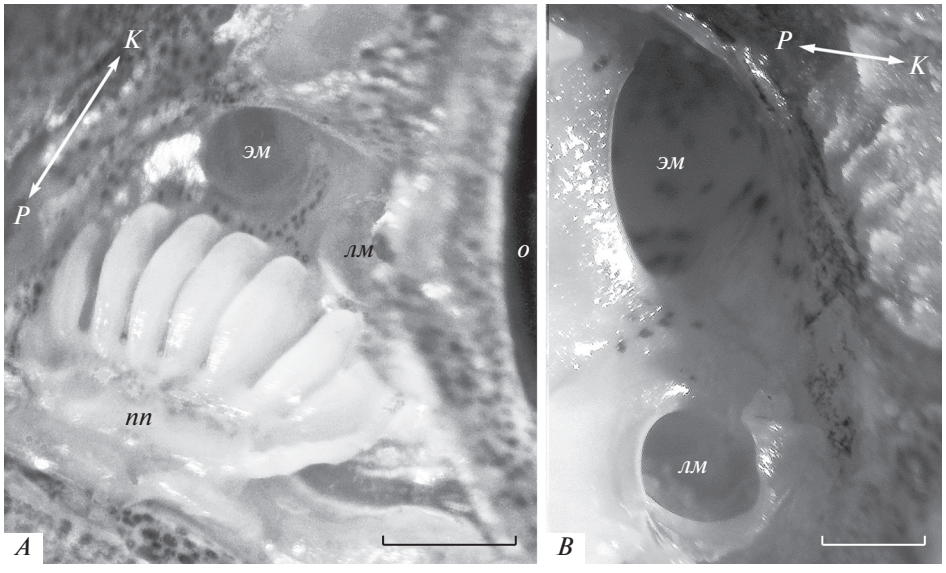


Рис. 3. Обонятельная розетка с 7 обонятельными складками (*A*) и отверстия, ведущие в вентиляционные мешки (*B*), у анабаса (*Anabas testudineus*), *TL* 54 мм; *эм* и *лм* – этмоидальный и лакримальный вентиляционные мешки, *о* – глаз, *пп* – поперечная площадка, Р/К – ростро-каудальное направление. Шкала 0.5 мм.

Таблица 1. Некоторые морфологические параметры (средние значения) у анабаса (*Anabas testudineus*) разного размера

TL, мм	*Nof*, шт.	*c*, мм	*o*, мм	*Lon*, мм	*Don*, мм	*Won*, мм	*Lor*, мм	*Wor*, мм	*Loo*, мм	*Woo*, мм	*Lvs*, мм	*Evs*, мм	% *TL*			% *o*		% *Lor*	Число рыб
													o	*Won*	*Lor*	*Won*	*Lor*	*Won*	
38–40	6–7	13.4	4.25	0.40	0.30	0.35	0.65	1.20	1.45	1.40	–	0.35	11.04	0.91	1.69	8.24	15.29	53.85	2
41–50	5–7	16.2	4.59	0.66	0.35	0.41	0.74	1.38	1.76	1.53	–	0.41	9.77	0.87	1.58	8.93	16.12	55.41	10
51–60	6–8	17.7	4.75	0.68	0.42	0.49	0.75	1.53	1.89	1.66	0.43	0.45	8.48	0.88	1.34	10.32	15.79	65.33	21
61–70	6–9	20.4	5.04	0.81	0.49	0.57	0.83	1.69	2.16	1.81	0.56	0.50	7.78	0.88	1.28	11.32	16.47	68.68	17
71–80	7–8	16.1	5.20	0.80	0.50	0.75	1.20	1.55	2.25	1.65	–	–	6.50	0.94	1.50	14.42	23.08	62.50	2
81–90	7–8	24.7	5.23	0.90	0.65	0.86	1.03	1.70	2.63	1.93	0.50	0.55	6.08	1.00	1.20	16.44	19.69	83.50	4
91–100	8–9	26.9	5.93	1.08	0.73	1.03	1.35	2.18	3.18	2.33	–	0.70	6.18	1.07	1.41	17.37	22.77	76.30	4
101–110	8–9	29.5	6.38	1.02	0.80	0.97	1.34	2.70	3.06	2.80	0.67	0.82	5.97	0.91	1.26	15.20	21.00	72.39	6
111–120	8–10	32.2	6.69	1.14	0.92	1.03	1.33	2.65	3.43	2.76	0.80	0.86	5.69	0.88	1.13	15.40	19.88	77.44	11
121–130	8–10	33.1	6.84	1.19	0.91	1.13	1.43	2.81	3.58	2.88	0.78	0.86	5.38	0.89	1.12	16.52	20.91	79.02	10
131–140	8–10	35.5	6.77	1.19	0.95	1.07	1.35	2.83	3.53	2.94	0.65	0.97	4.99	0.79	1.00	15.80	19.94	79.26	10
141–150	9–10	40.3	7.50	1.33	1.00	1.23	1.60	3.30	4.17	3.40	0.40	0.90	5.04	0.83	1.08	16.40	21.33	76.88	3
151–160	9	38.0	7.50	1.20	1.00	1.20	1.50	3.40	3.40	3.50	0.90	1.10	4.84	0.77	0.97	16.00	20.00	80.00	1
161–170	9	43.0	7.50	1.20	1.00	1.30	2.00	3.70	4.40	3.80	0.40	0.80	4.52	0.78	1.20	17.3	26.67	65.00	1
191–200	11	52.0	8.50	1.60	1.50	2.50	2.00	4.60	5.50	4.80	–	–	4.40	1.30	1.30	29.41	23.54	125.00	1
201–210	11	59.0	10.0	2.30	1.80	2.30	2.10	5.30	6.20	5.50	–	–	4.55	1.05	0.95	23.00	21.00	109.52	1

Примечания. *Nof* – число обонятельных складок, *c* – длина головы, *o* – диаметр глаза, *Lon* – длина трубки входной ноздри, *Don* – диаметр просвета входной ноздри, *Won* – ширина выходной ноздри, *Lor* – длина обонятельной розетки, *Wor* – ширина обонятельной розетки, *Loo* – длина органа обоняния, *Woo* – ширина органа обоняния, *Lvs* и *Evs* – длина входного отверстия лакримального и этмоидального вентиляционных мешков. Прочерк – нет данных.

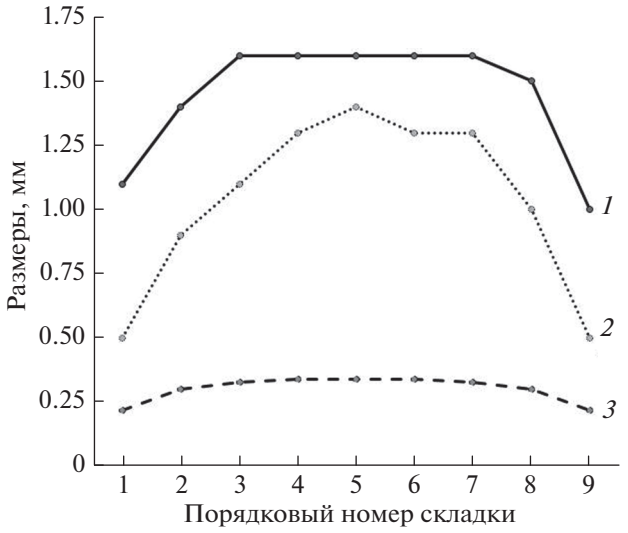


Рис. 4. Зависимость размеров первичных обонятельных складок от их положения в розетке у анабаса (*Anabas testudineus*): *1* – длина, *2* – высота, *3* – толщина складки. Порядковые номера складок даны в направлении от латеральной к медиальной стороне розетки. Анализ проведен по 10 особям (*TL* 12.0–16.6 см), каждая из которых имеет 9 складок в розетке.

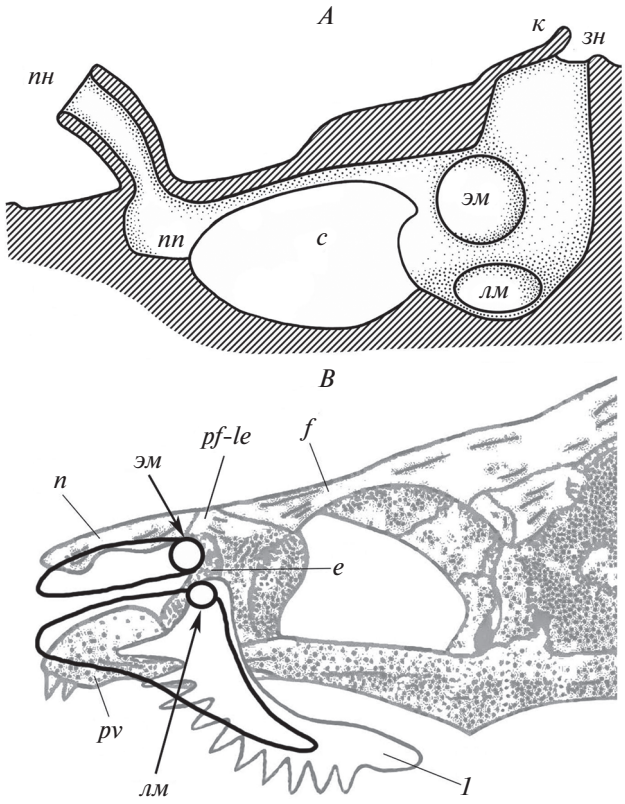


Рис. 5. Схема органа обоняния (*A*) и расположение и размеры вентиляционных мешков относительно костей черепа (*B*) у анабаса (*Anabas testudineus*): *с* – обонятельная складка, *e* – ethmoidale, *n* – nasale, *f* – frontale, *l* – lacrimale, *pf-le* – prefrontale-lateral ethmoidale, *pv* – prevomer. Остальные обозначения – см. рис. 1–3. Рисунок черепа анабаса – по: Liem, 1963.

мешков значительно превышает объем обонятельной полости.

Онтогенетические изменения органа обоняния. Возрастные изменения в морфологии органа обоняния прослежены начиная от особей размером 3.8–4.0 см. У анабаса этого размера все основные структурные элементы орган обоняния уже присутствуют – обонятельная розетка со складками, передняя и задняя ноздри, оба вентиляционных мешка. У молоди, как и у особей всех других размеров, область вокруг входной ноздри имеет вид неглубокой округлой впадины, у наиболее крупных особей (*TL* > 15 см) ростральный край впадины накрывает рельефно выступающая верхняя челюсть. Задняя ноздря у самых мелких из исследованных особей (*TL* ≤ 4.0 см) круглая, толщина костно-хрящевой крыши обонятельной полости небольшая. По мере роста рыб толщина крыши увеличивается, а на ростральном крае задней ноздри начинает образовываться складка-клапан. Клапан становится заметным у рыб длиной около 6 см *TL*, у рыб длиной 8 см клапан выражен хорошо – он тонкий, округлый и частично закрывает отверстие выходной ноздри. С ростом рыб диаметр задней ноздри и размер клапана увеличиваются таким образом, что клапан начинает перекрывать значительную часть ноздри, оставляя свободной узкую полукруглую щель (рис. 6). Расстояние между входной и выходной ноздрями увеличивается.

Самые мелкие исследованные особи имеют сформированную розетку из 5–7 обонятельных складок с заостренным гребнем (табл. 1). В дальнейшем количество складок медленно увеличивается. Новые складки образуются на латеральном и медиальном краях розетки, они небольшие, имеют почти прямоугольную форму (вид сбоку), на поперечном срезе овальные, без вторичной складчатости. По мере роста рыб складки становятся длиннее и шире, дистальная часть их гребня заостряется, каудальный край постепенно поднимается и приобретает вид небольшого языкообразного выроста (рис. 7). Толщина выроста меньше, чем толщина складки. Складки в центре розетки самые крупные (рис. 4), их гребень уплощен, заостренность каудального выроста выражена слабо. Толщина складок увеличивается с ростом рыб – от 75 мкм у особей < 6 см *TL* до 600–650 мкм у наиболее крупной из исследованных особей, длиной 22 см *TL* (табл. 1). Измерения, проведенные у 10 особей, каждая из которых имела длину тела *TL* 12.0–16.6 см и 9 складок в розетке, показали, что длина, высота и ширина складок в большинстве случаев значимо коррелирует с длиной тела (табл. 2). После достижения анаба-

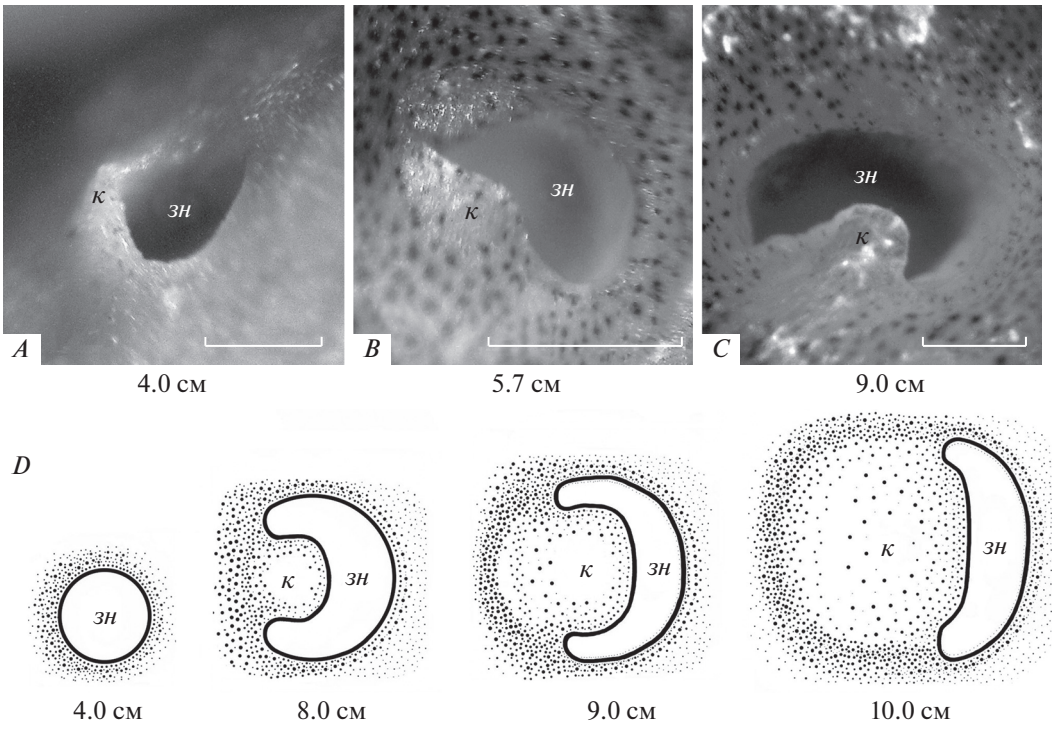


Рис. 6. Изменение формы (*A*–*C*) и схема формирования кожной складки-клапана (*D*) в задней ноздре у анабаса (*Anabas testudineus*) с увеличением длины тела рыбы (*TL*); обозначения см. на рис. 1 и 2. Шкала 0.5 мм.

сом длины 6.5 см (*TL*) на боковой поверхности центральных складок становятся заметными первые параллельные вторичные складки, ориентированные вдоль ростро-каудальной оси первичной складки.

У исследованных рыб всех размеров хорошо видны входные отверстия обоих вентиляционных мешков. У мелких особей их диаметр примерно одинаковый, хотя размер этмоидального мешка у молоди значительно меньше, чем лакримального. По мере роста рыбы входное отверстие этмоидального мешка становится крупнее, чем входное отверстие лакримального мешка (табл. 1), при этом этмоидальный мешок остается значительно меньшим по размерам, чем лакримальный у особей всех размеров.

Вентиляция органа обоняния. Имитация дыхательных движений на фиксированных препаратах рыб показала, что раскрытие ротового отверстия вызывает поступление воды в орган обоняния через переднюю ноздрю. Заднюю ноздрю в это время, из-за создающегося отрицательного давления в обонятельной полости, перекрывает клапан. Ток воды внутрь обонятельной полости возникает, по-видимому, из-за изменения объема вентиляционных мешков в результате смещения прилегающих к ним костей черепа и верхней челюсти. Вода попадает в центр лежащей непосредственно под передней ноздрей поперечной площадки, от которой отходят обонятельные складки. Вода проходит между складками и всасывается внутрь расширяющихся вентиляционных

Таблица 2. Значения коэффициента корреляции Спирмена (r_s) между длиной тела рыб и размерами обонятельных складок, имеющих разное расположение в обонятельной розетке, состоящей из 9 складок, у анабаса (*Anabas testudineus*)

Параметр складки	Порядковый номер складки								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина	0.23	0.47	0.76*	0.84**	0.78**	0.78**	0.78**	0.32	0.66*
Высота	0.56	0.59	0.65*	0.74*	0.67*	0.69*	0.44	0.38	0.76*
Толщина	0.69*	0.65*	0.79**	0.89***	0.91***	0.89***	0.80**	0.58	0.55

Примечания. Порядковые номера складкам даны от латеральной к медиальной стороне обонятельной розетки. *, ** и *** – уровень значимости $p < 0.05$, 0.01 и 0.001 соответственно.

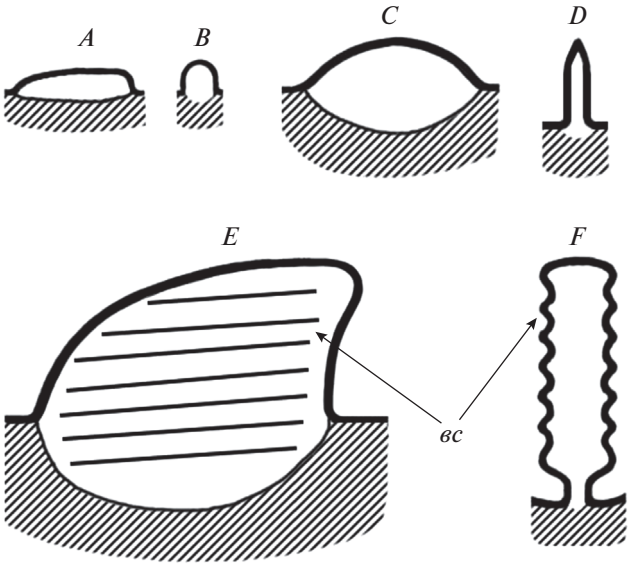


Рис. 7. Формирование первичной обонятельной складки и вторичной складчатости у анабаса (*Anabas testudineus*): *A–B* – закладка обонятельной складки, вид сбоку и поперечный срез; *C–D* – обонятельная складка у рыб длиной тела 5 см (*TL*), вид сбоку и поперечный срез; *E–F* – обонятельная складка у рыб длиной тела > 13 см (*TL*), вид сбоку и поперечный срез; *вс* – вторичная складчатость.

мешков. Сдавливание вентиляционных мешков при смыкании ротового отверстия выталкивает воду в обонятельную полость и далее через заднюю ноздрю наружу. Клапан ноздри в этот момент отходит вверх и облегчает выход воды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ноздри. Орган обоняния у анабаса, как и у многих других рыб, относится к дитремному типу, т.е. имеет две ноздри – переднюю входную и заднюю выходную (Døving, 1986). Передняя ноздря представляет собой направленную вперед короткую трубку, что встречается у рыб разных по систематике, но часто сходных по образу жизни. Большинство их предпочитает стоячие и медленно текущие водоемы, прибрежные биотопы с большим числом укрытий, многие из них малоподвижные донные или придонные рыбы. Переднюю ноздрю в виде трубки имеют эволюционно древние Polypteriformes (Cladistia) и Amiiformes и различные Teleostei из семейств Gobiidae, Muraenidae, Mastacembelidae, Cobitidae, Lophiidae, Anguillidae и другие (Liermann, 1933; Шмальгаузен, 1962; Pfeiffer, 1968; Kleerekoper, 1969; Zeiske et al., 1992; Sarkar et al., 2014). Длина трубки передней ноздри у рыб разных таксонов различается, но диаметр этой трубки небольшой, что представляет морфологическую адаптацию, снижающую вероятность попадания в обонятельную полость взвешенных в воде частиц донного грунта. Длинная трубка передней ноздри, например у Polypteriformes и многих Muraenidae, облегчает, по-видимому, локальный обонятельный поиск или позволяет направленно оценивать окружающее запаховое пространство. Возможно, такой способностью обладает и анабас, у которого трубка передней ноздри хорошо выражена (рис. 2).

Наличие в задней ноздре крупного клапана, направленного назад от переднего края обонятельного отверстия, отличает анабаса от других рыб. Складка-клапан в задней ноздре имеется далеко не у всех рыб, она отсутствует, например, у Acipenseriformes, Salmoniformes, Cypriniformes, Esociformes и других. У анабаса клапан может полностью перекрывать ноздрю, что, как и узкая трубка передней ноздри, предохраняет от нежелательного попадания в полость органа обоняния мелких частиц, особенно при зарывании в илистый донный грунт для пережидания засушливого периода года (Das, 1927; Smith, 1945; Mookerjee, Mazumdar, 1946 – цит. по: Datta et al., 1976). Перекрытая клапаном ноздря будет также препятствовать обсыханию обонятельного эпителия при выходе анабаса на сушу. Однако основное назначение клапана, на наш взгляд, связано с вентиляцией обонятельной полости (см. ниже). Аналогичная складка-клапан найдена также у Cyprinodontiformes, но у них, в отличие от анабаса, она отходит от заднего края обонятельного отверстия и направлена вперед (Zeiske, 1974). Складка-клапан обнаружена в щелевидной задней ноздре у радужных рыб Melanotaeniidae (Atheriniformes) (Breucker et al., 1979; Zeiske et al., 1979), у Scombridae (Perciformes) (Gooding, 1963). У относящихся к Sparidae (Perciformes) сарпы *Sarpa salpa* и сарга *Diplodus vulgaris* в задней ноздре имеется две складки, обращенные навстречу друг другу (Døving et al., 1977).

Обонятельная полость, розетка и складки. Обонятельная полость у анабаса также имеет свои отличия. Передняя часть полости почти полностью заполнена обонятельной розеткой, тогда как задняя часть свободная, в ней на дне расположены отверстия двух вентиляционных мешков, а вверху – отверстие в короткий канал задней ноздри. Обонятельная розетка параллельного типа с расположением первичных обонятельных складок вдоль длинной оси тела (тип “D” по: Yamamoto, Ueda, 1979). Розеткой такого же типа обладают различные представители Channoidei – сестринского по отношению к Anabantoidei подотряда (Shibuya, 1960; Schulte, Riehl, 1977; Rana et al., 1978; Yamamoto, Ueda, 1978; Mandal et al., 2005; Rüber et al., 2006; Khaparde et al., 2012), но также и систематически далекие южноамериканская аравана (*Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossiformes)) (Шмальгаузен, 1962), радужная меланотениа (*Melanotaenia* (=*Nematocentris*) *maccullochi*) и другие виды радужных рыб (Atheriniformes) (Zeiske et al., 1979),

угрехвостый сом (*Plotosus lineatus* (Siluriformes)) (Theisen et al., 1991), морские удильщики (Lophiiformes) (Yamamoto, Ueda, 1978), различные виды камбал (Pleuronectiformes) – рогатая (*Pleuronichthys cornutus*), морская (*Pleuronectes platessa*), европейская речная (*Platichthys flesus*) (Liermann, 1933; Шмальгаузен, 1962; Holl, 1965; Yamomoto, Ueda, 1979). У близкородственных анабасу китайского макропода (*Macropodus chinensis*) и целующегося гурами (*Helostoma temmincki*), входящих вместе с анабасом в Anabantoidei, строение розетки похожее, но из-за того, что немногочисленные складки слегка веерообразно расходятся, розетку этих рыб относят к типу "E" (по: Yamomoto, Ueda, 1979), также как и розетку у длиннорылого панцирника (*Lepisosteus osseus* (Lepisosteiformes)) (Шмальгаузен, 1962; Rahmani, Khan, 1981). В розетках параллельного и веерообразного типов отсутствует септа – центральная складка, отличающаяся от остальных складок по размеру, форме и клеточному составу эпителия. Однако можно полагать, что рудиментом септы у анабаса является длинная и узкая площадка, от которой отходят первичные обонятельные складки. Справедливость этого предположения может быть проверена, если проследить за формированием обонятельной розетки у ранней молоди анабаса в период, когда возникают первые обонятельные складки.

Еще одна особенность морфологии органа обоняния анабаса – вторичная складчатость на боковой поверхности первичных обонятельных складок. Параллельные вторичные складки у анабаса небольшие по высоте и тянутся вдоль ростро-каудальной оси первичной складки (Rahmani, Khan, 1981a). Разные по размерам и форме вторичные складки обнаружены на первичных обонятельных складках у рыб, принадлежащих к Chondrichthyes, Salmoniformes, Perciformes, Gadiformes и другим группам (Teichmann, 1954; Theisen et al., 1986; Pfeiffer, 1963; Holl, 1965; Bertmar, 1972; Девицина, 1972; Yamamoto, Ueda, 1977, 1979; Cox, 2008; Ghosh, Chakrabarti, 2010, 2014). Интересно, что у китайского макропода и целующегося гурами, относящихся, как и анабас, к Anabantoidea, такие складки отсутствуют (Rahmani, Khan, 1981).

Считается, что вторичная складчатость увеличивает поверхность обонятельного эпителия, в том числе площадь его сенсорной части, и повышает таким образом рецепторную оснащенность органа и потенциальные возможности обонятельной системы в целом (Zeiske et al., 1992; Døving, Kasumyan, 2008). Однако у анабаса в эпителии вторичных складок обонятельные сенсорные нейроны отсутствуют, они сосредоточены в эпителии между вторичными складками (Rahmani, Khan, 1981a). Ростро-каудальная ориентация вторичных складок соответствует направлению основного потока воды, проходящего через обонятельную полость. Поэтому более вероятным выглядит предположение, что невысокие вторичные складки канализируют и облегчают прохождение микропотоков воды в узком пространстве между первичными складками. Вода, текущая по своеобразным каналам, образуемым параллельными вторичными складками, будет постоянно омывать жгутики и микровилли сенсорных нейронов и доставлять к ним запаховые вещества. Прохождению воды по каналам способствуют также мерцательные клетки, которые, как было выяснено, располагаются преимущественно на боковых стенках вторичных складок (Rahmani, Khan, 1980).

Формирование органа обоняния. Развитие органа обоняния прослежено нами у анабасов длиной более 4 см, т.е. примерно с возраста 3–4 мес (Morioka et al., 2009). У молоди этого размера большинство структур в органе уже сформированы – имеются передняя и задняя ноздри, оба вентиляционных мешка, а обонятельных складок уже 5–7, т.е. больше половины от их максимально возможного числа в розетке у анабаса (11) (табл. 1). Это указывает на раннее онтогенетическое развитие органа обоняния у анабаса. По мере роста рыб морфология органа претерпевает дальнейшее развитие, но происходит это развитие относительно медленно и выражается в основном в появлении и росте кожного эластичного клапана в задней ноздре, в увеличении линейных размеров самого органа и всех его структур – длины и диаметра трубки передней ноздри, размеров обонятельной розетки и составляющих ее первичных обонятельных складок, отверстий, ведущих в акцессорные мешки (табл. 1). На боковой поверхности первичных складок у анабаса, достигшего 6.5 см (TL), развивается и становится заметной вторичная складчатость. Появление вторичной складчатости связывают с достижением анабасом половой зрелости, наступающей при длине примерно 8–13 см (Rahmani, Khan, 1981a) или чуть позже (10–15 см) (Smith, 1945). Вторичные складки возникают на центральных первичных складках вначале у основания, а затем по всей их поверхности (Rahmani, Khan, 1981a), хотя в нашей работе мы не нашли подтверждения такой динамике, скорее развитие вторичной складчатости имеет обратное направление – от вершины первичной складки к ее основанию.

Известно, что в онтогенезе у рыб вторичная складчатость возникает после того, как число первичных складок в розетке становится максимальным и далее с ростом рыб не увеличивается. У ранее исследованных видов это происходит задолго до достижения рыбами половой зрелости (Watling, Hilleman, 1964; Døving, Kasumyan, 2008; Kudo et al., 2009). У видов, не имеющих вторичной складчатости, число первичных складок в розетке нарастает в течение всего соматического ро-

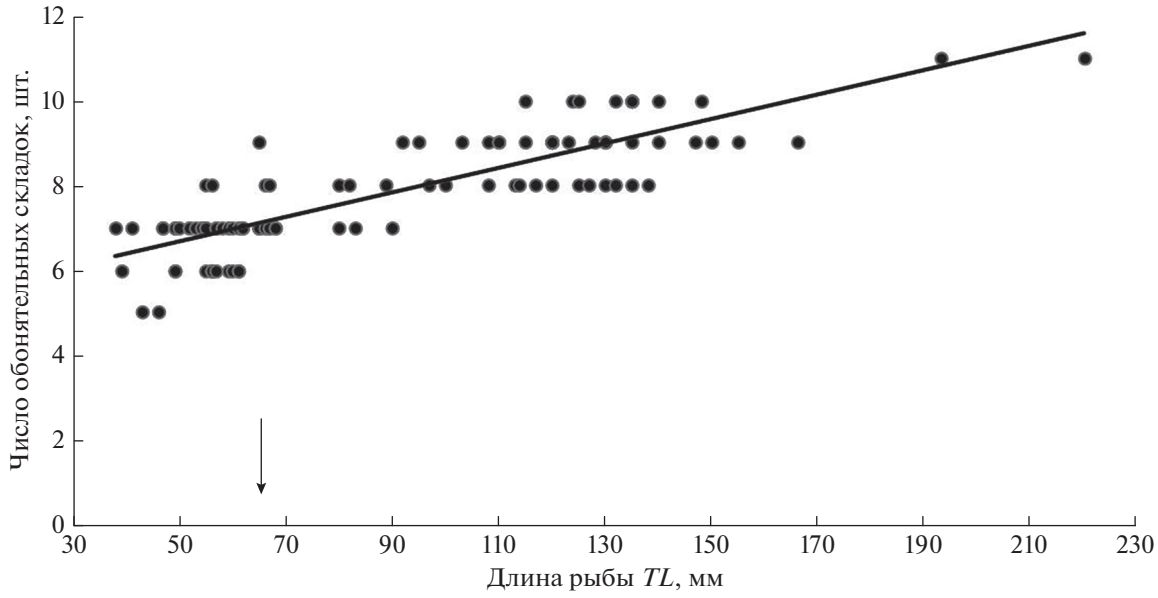


Рис. 8. Зависимость числа первичных складок в обонятельной розетке от длины тела (*TL*) у анабаса (*Anabas testudineus*). Стрелкой отмечен размер рыб, при котором на первичных обонятельных складках начинает формироваться вторичная складчатость.

ста рыб (Atta, 2013; Пащенко, Касумян, 2017). У анабаса, несмотря на наличие вторичной складчатости, число первичных складок увеличивается постоянно, но эти изменения происходят медленно (рис. 8). Такой вариант онтогенетического развития обонятельной розетки у рыб выявлен впервые. Очевидно, что непрерывное появление у анабаса новых первичных обонятельных складок в розетке и увеличение их размеров (длины и высоты) приводят, как и у других рыб, к увеличению площади обонятельного эпителия и общего числа сенсорных нейронов в нем (Døving, Kasumyan, 2008; Пащенко, Касумян, 2017). Возникновение вторичной складчатости заметным образом не изменяет плавный линейный рост числа первичных складок в розетке по мере увеличения длины рыб (рис. 8). Это подтверждает предположение, что вторичная складчатость у анабаса скорее всего требуется для упорядочения и направления микропотоков воды вдоль зоны, где расположены обонятельные сенсорные нейроны.

Акцессорные мешки и вентиляция органа обоняния. У анабаса к обонятельной полости примыкают два акцессорных носовых мешка. Такие мешки в соответствии с их основной функцией обычно называют вентиляционными (Zeiske et al., 1992). Они обнаружены у многих видов, чаще всего у медленно плавающих или малоподвижных рыб, хотя в этом правиле имеется много исключений. Несмотря на значительные видовые различия по размерам и числу вентиляционных мешков (Døving, 1986; Zeiske et al., 1992; Webb, 1993; Kasumyan, 2004; Zielinski, Hara, 2007), у многих видов, в том числе и у анабаса, мешки открываются в обонятельную полость в ее каудальной части, т.е. позади обонятельной розетки (Zeiske, 1974; Døving et al., 1977; Rahmani, Khan, 1980; Theisen et al., 1991; Munshi, Hughes, 1992; Webb, 1993; Belanger et al., 2003). Лакримальный мешок по размерам чаще всего превосходит этмоидальный (Nevitt, 1991). У анабаса в выстилающем оба мешка эпителии присутствуют многочисленные слизистые клетки, а в субэпителиальном слое – мышечные (Rahmani, Khan, 1980).

Акцессорные носовые мешки окружены костными элементами черепа и верхней челюсти. Смещения этих костных структур, вызываемые дыхательными движениями, приводят к изменениям механического воздействия на стенки вентиляционных мешков и, как следствие, к сокращению или увеличению их объема (Kapoor, Ojha, 1972; Holl, 1974; Nevitt, 1991). При встрече с запаховым стимулом рыбы могут интенсифицировать поступление воды в обонятельную полость преднамеренно, широко раскрывая и закрывая рот (“зевание”) или совершая резкие движения челюстями и жаберными крышками (“кашель”), что максимально усиливает механическое воздействие на вентиляционные мешки (Nevitt, 1991).

Наши эксперименты показали, что при имитации дыхательных движений у анабаса при раскрытии ротового отверстия происходит поступление воды через переднюю ноздрю в обонятельную полость и при смыкании челюстей – выброс воды через заднюю ноздрю. Разрежение, создава-

емое в обонятельной полости при расширении вентиляционных мешков, приводит к опусканию клапана и перекрыванию задней ноздри, что улучшает поступление воды через переднюю ноздрю. При сжатии мешков клапан поднимается и не препятствует выходу воды наружу через заднюю ноздрю. Выход ее через переднюю ноздрю блокируется узкой и достаточно длинной трубкой этой ноздри, а также тем, что передняя часть обонятельной полости заполнена обонятельными складками, тогда как задняя часть полости полностью свободна и не препятствует движению воды. По нашим наблюдениям, у анабаса при обычных (плавных) движениях челюстей вода из органа обоняния через переднюю ноздрю наружу не выходит. Поступление воды внутрь обонятельной полости через переднюю ноздрю и выход ее наружу через заднюю происходит у всех рыб, имеющих орган обоняния дитремного типа, хотя механизмы, обеспечивающие такую направленность движения воды, могут быть разными (Kapoor, Ojha, 1972; Holl, 1974; Døving et al., 1977; Nevitt, 1991).

Таким образом, цикл вентиляции органа обоняния у анабаса выглядит следующим образом. Вода, поступающая в обонятельную полость через переднюю ноздрю, попадает в центр площадки, от которой отходят обонятельные складки, затем проходит между складками по микроканалам, образуемым вторичными складками, и входит в вентиляционные мешки, расширяющиеся при открывании рыбой рта (рис. 9). Закрывание рта и сдавливание мешков вызывают выход из них воды вначале в каудальную половину обонятельной полости, свободную от каких-либо структур, а затем наружу через открывшуюся под напором воды заднюю ноздрю. Строгая направленность потоков воды в обонятельной полости достигается благодаря размерам и расположению ноздрей, наличию клапана, ростральному положению розетки и особой микроструктуре поверхности обонятельных складок, а также благодаря тому, что выходные отверстия крупных акцессорных мешков расположены в каудальной части обонятельной полости. Широкие отверстия акцессорных мешков, несомненно, снижают турбулентность потоков внутри обонятельной полости. Узкая трубка входной ноздри не позволяет проникать в орган обоняния значительных объемов воды при плавании или нахождении анабаса в потоке. Возможно, в интервалах между дыхательными движениями некоторую роль в вентиляции органа могут играть мерцательные клетки обонятельного эпителия. Способ активной (принудительной) вентиляции органа обоняния за счет акцессорных мешков называют циклосматией (Døving et al., 1977).

Циклосматия в онтогенезе у анабаса формируется, по-видимому, рано, поскольку оба вентиляционных мешка имеются уже у наиболее мелких из исследованных нами особей (около 4 см *TL*). Однако у них отсутствует клапан в задней ноздре, а размеры мешков, особенно этмоидального, относительно невелики, что указывает на постепенное онтогенетическое формирование вентиляционного механизма. Завершается этот процесс в возрасте, близком к достижению половозрелости, наступающей у анабаса при длине 10–15 см (Smith, 1945).

Несомненно, что вентиляция обонятельной полости у анабаса происходит не только при движениях челюстей при жаберном (водном) типе дыхания, но и при атмосферном, когда рыба, поднявшись к поверхности воды, захватывает очередную порцию свежего воздуха. Очередная порция воздуха захватывается примерно 1 раз в 1–4 мин и зависит от температуры воды, при стрессе рыб частота жаберных движений становится значительно выше (Das, 1927). Попадает ли в орган обоняния вода или воздух в момент захвата воздуха – остается не выясненным.

Обоняние и ориентация. Анабас относится к облигатно воздуходышащим рыбам, которые погибают от недостатка кислорода при лишении их доступа к атмосферному воздуху (Hughes, Singh, 1970; Graham, 1997). Смена воздуха в наджаберной полости, где располагается лабиринтовый орган, у анабаса, в отличие многих воздуходышащих рыб, даже близкородственных ему других Anabantoidei, например у мраморного гурами (*Trichopodus trichopterus*), обыкновенного макропода (*Macropodus opercularis*) и бойцовой рыбки (*Betta splendens*), имеет не четырех-, а трехфазный цикл. Благодаря такому способу вентиляции, не предусматривающему использование воды для освобождения наджаберной полости от отработанного воздуха и заполнения свежим, анабас и подобные ему рыбы – сомы *Clarias*, большинство Synbranchiformes и другие, могут пребывать вне воды длительное время и могут не погибать от удушья. Именно это дает им возможность выходить на сушу и преодолевать по ней достаточно большие расстояния (Liem, 1987).

Сведения о поведении анабаса вне воды крайне скудные. Сообщается об агрессии между самцами анабаса, вышедшими на берег, и преследовании ими самок (Das, 1927), что кажется сомнительным. Упоминается также, что анабасы на суше могут питаться (Das, 1927), что более реально, поскольку ведущей причиной выхода анабаса на сушу считают недостаток доступной для них пищи в водоеме и усиление пищевой конкуренции (Liem, 1987). В пищеварительном тракте у анабаса находят различных наземных животных (Bhattacharjee, Chandra, 2016), которые, однако, могли случайно попасть в водоем, а не были схвачены рыбами во время выхода на сушу. Отсут-

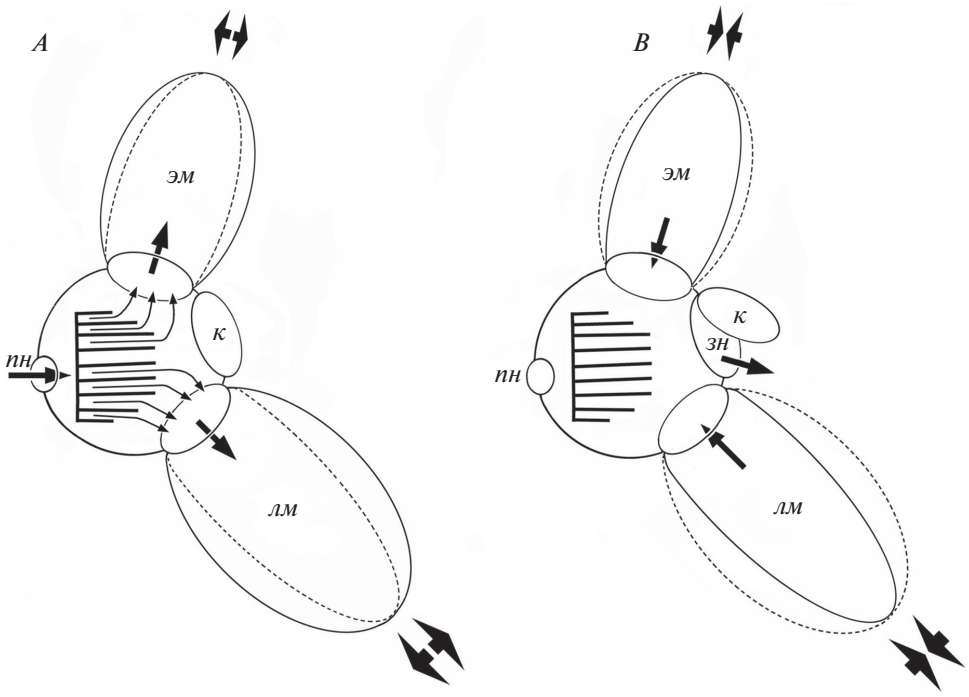


Рис. 9. Схема вентиляции обонятельной полости анабаса (*Anabas testudineus*): *A* – поступление воды в обонятельную полость, *B* – выход воды из обонятельной полости наружу; (➡) – направление основных потоков воды – в обонятельную полость и в вентиляционные мешки и наружу; (→) – направление микропотоков воды в обонятельной полости; (➧) и (- -) – расширение и сжатие вентиляционных носовых мешков; остальные обозначения см. на рис. 1, 3 и 5.

ствие у анабаса значимых сезонных колебаний состава потребляемых организмов (Bhattacharjee, Chandra, 2016) и слабая протрузия челюстей (Liem, 1963) также указывают, что питание вне воды, если и происходит, то скорее всего носит случайный характер. Основной побуждающей мотивацией выхода анабаса на сушу следует считать стремление к расселению – поиску и освоению новых водоемов в результате так называемых латеральных миграций.

Трудно представить, что перемещения и другие действия анабаса на суше, совершаемые в темное время суток, являются хаотичными и ненаправленными. Ориентация и навигация необходима хотя бы для того, чтобы вернуться в исходный водоем, если попасть в новый так и не удалось. Зрение в темное время суток, особенно в сезон дождей, для этого не может быть полезным, как и сенсорная система боковой линии для рыб, пребывающих вне воды. Электрорецепция у анабаса не выявлена (Moller, 1995), но даже при ее гипотетическом наличии она, как и боковая линия, оказалась бы бесполезной для рыб, находящихся не в воде, а на воздухе. По этой же причине трудно ожидать, что ориентация анабаса на суше происходит на основе слуховой системы, которая у рыб устроена иначе, чем у наземных позвоночных (Kasumyan, 2005). Использование для навигации магниторецепции, обнаруженной у разных рыб (Hellinger, Hoffmann, 2009), возможно, но скорее не для поиска новых водоемов при расселении, а для направленного возвращения к исходному месту. Некоторые случайные наблюдения дают пока слабые основания для предположения о возможности хоминга у анабаса (Smith, 1945).

Более вероятной при перемещениях анабаса по суше может быть обонятельная ориентация. Известно, что многие амфибионтные животные, такие как жабы, лягушки и тритоны пользуются запаховыми ориентирами при наземных перемещениях и миграциях, а протяженность проходимого ими пути вполне соизмерима с расстояниями, которые анабас способен преодолевать по суше и даже превышает эти расстояния (Grant et al., 1968; Бастаков, 1986; Ogutsov, 2004; Огурцов, 2012). Находясь вне воды, анабас совершает апериодические захваты воздуха для дыхания (личные наблюдения). Эти действия неизбежно сопряжены со смещениями костей черепа, челюстного и жаберного аппаратов, а значит и с изменениями объема вентиляционных мешков и, как следствие, с вентиляцией обонятельной полости – поступлением в нее новых порций воздуха. Из-за

высокой влажности и испарений, характерных для сезона дождей в тропиках, воздух, поступающий к обонятельным рецепторам, будет насыщен различными запахами, в том числе и несущими информацию об исходном водоеме и тех водоемах, которые незнакомы для рыб. Известно, что многие вещества, продуцируемые гидробионтами в воду, обладают летучестью и, попадая в воздух, влияют на поведение животных (Suyama et al., 1985; Nevitt et al., 1995; Fink, 2007; Silberbush, Blaustein, 2008; Silberbush et al., 2010).

Движение амфибионтных рыб по суше энергетически более затратное, чем плавание (Sayer, Davenport, 1991). Поэтому частота вентиляции наджаберного органа у перемещающихся по земле анабасов будет выше, чем при нахождении в воде, а значит будет выше частота вентиляции обонятельной полости и поступления в нее запаховых сигналов. Узкая трубка передней ноздри и перекрытая клапаном задняя ноздря изолируют обонятельную полость и препятствуют быстрой потере воды слизью, покрывающей обонятельный эпителий. Слизистые клетки обнаружены у анабаса только в эпителии акцессорных мешков, поэтому они могут выполнять не только вентилирующую функцию, но и обеспечивать присутствие на поверхности обонятельного эпителия слоя слизи, в который погружены жгутики и микровилли сенсорных нейронов. У амфибий обонятельную слизь продуцируют боуменовы железы, которые в филогенезе позвоночных впервые появляются именно у земноводных (Бронштейн, 1977).

Вполне возможно, что в рецепции химических сигналов-ориентиров одновременно с обонянием у анабаса участвует и общее химическое чувство, функция которого у рыб, как у первично водных животных, не ограничивается только защитными реакциями на неспецифические химические раздражители, но и включает восприятие информационных химических сигналов (Silver, Finger, 1984; Peters et al., 1991; Kotrschal et al., 1996). Такое предположение основано на том, что у анабаса в эпителии наджаберного органа имеются структуры, напоминающие одиночные хемосенсорные клетки (Hughes, Munshi, 1973).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненное нами исследование позволило существенно дополнить представления о структуре органа обоняния и особенностях его развития в онтогенезе у анабаса и высказать предположения о значении обоняния в его жизни. Другие сенсорные системы – зрение, слух, боковая линия, вкусовая рецепция – изучены у анабаса намного слабее (Begum et al., 2013; Binoy et al., 2015). Еще менее исследована роль сенсорных систем в поведении анабаса и его способности получать информацию для коммуникации и миграций, для ориентации и навигации, особенно во время пребывания этих амфибионтных рыб на суше. Существующие сведения о поведении и образе жизни анабаса вне воды ограничены в основном публикациями почти вековой давности (Das, 1927; Smith, 1945), строгие экспериментальные работы в этом и других направлениях остаются эпизодическими (Liem, 1987; Davenport, Abdul Matin, 1990; Binoy, Thomas, 2008; Зворыкин, 2012, 2018; Павлов и др., 2018). Неизвестно, насколько направленны перемещения анабаса по суше, как долго по времени и на какое расстояние он может удаляться от исходного водоема, способен ли действительно проявлять хоминг и насколько этот хоминг точен. При отсутствии данных, полученных с помощью мечения, возможность расселения анабаса за счет проявляемых им вне воды латеральных миграций также остается недоказанной. Получение таких оценок позволит точнее понять биологию этого широко распространенного и многочисленного вида в пресноводных водоемах Юго-Восточной Азии (Зворыкин и др., 2014) и адаптивные возможности тропических рыб в целом. Анабас во многих странах относится к объектам культивирования, хотя общие объемы его выращивания относительно не велики (Lefevre et al., 2014). В некоторых странах анабас включен в список инвазийных видов (Hitchcock, 2008), что придает дополнительное значение и важность новым сведениям о его биологии, поведении, уровне развития сенсорных систем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны К.Ю. Самойлову и К.В. Кузищину (МГУ), Е.Д. Павлову (ИПЭЭ РАН), Во Тхи Ха (Приморское отделение Тропцентра) за отлов, приобретение и предоставление анабаса для морфологического исследования; Е.С. Михайловой (МГУ), Д.Д. Зворыкину, Е.Д. Павлову (ИПЭЭ РАН) и Bimal Mohanty (Central Inland Fisheries Research Institute, India) за помощь в поиске литературы; Е.А. Марусову (МГУ) за полезные советы по тексту рукописи.

Сбор материала осуществлен при финансовой поддержке Совместного Российско-Вьетнамского научно-исследовательского и технологического тропического центра. Экспериментальная часть работы, обработка первичных данных, анализ результатов и подготовка статьи проведены благодаря финансовой поддержке РФФИ (19-04-00367).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бастаков В.А., 1986. Предпочтение сеголетками прудовой лягушки (комплекс *Rana esculenta*) запаха грунта своего водоема // Зоологический журнал. Т. 65. С. 1864–1868.

Бронштейн А.А., 1977. Обонятельные рецепторы позвоночных. Л.: Наука. 160 с.

Девицина Г.В., 1972. Морфология органа обоняния тресковых рыб (Gadidae). Вопросы ихтиологии. Т. 12. Вып. 6. С. 1094–1100.

Зворыкин Д.Д., 2012. Размножение и репродуктивное поведение рыбы-ползуна *Anabas testudineus* (Perciformes, Anabantidae) в аквариуме // Вопросы ихтиологии. Т. 52. С. 469–479.

Зворыкин Д.Д., 2018. Освоение нового корма анабасом *Anabas testudineus* при одиночном и групповом содержании // Вопросы ихтиологии. Т. 52. С. 469–479.

Зворыкин Д.Д., Динь Тхи Хай Йен, Во Тхи Ха, 2014. Состав и основные особенности ихтиофауны пресных и солоноватых вод региона // Экология внутренних вод Вьетнама. Павлов Д.С. и Зворыкин Д.Д. (ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 225–240.

Огурцов С.В., 2012. Проблема многофакторности при изучении хемоориентации сеголеток сухопутных видов амфибий // Зоологический журнал. Т. 91. С. 1330–1339.

Павлов Е.Д., Павлов Д.С., Ганжа Е.В., Шарова М.М., Чан Дык Зьен, 2018. Влияние тиомочевины на поведение анабаса *Anabas testudineus* в потоке воды // Вопросы ихтиологии. Т. 58. С. 584–588.

Пащенко Н.И., Касумян А.О., 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae, Teleostei) // Вопросы ихтиологии. Т. 57. Вып. 1. С. 96–111.

Шмальгаузен О.И., 1962. Морфологическое исследование обонятельных органов рыб // Труды Института морфологии животных. Вып. 40. С. 157–187.

Aguilar L., Leite R.N., Ferreira C.A., da Cruz A.L., 2018. The integument of the nonamphibious goby *Gobionellus oceanicus*: its functional morphology and respiratory capacity // Journal of Morphology. V. 279. P. 1548–1558.

Aronson L.R., 1971. Further studies on orientation and jumping behavior in the gobiid fish, *Bathygobius soporator*. Annals of the New York Academy of Sciences. V. 188. P. 378–392.

Atta K.I., 2013. Morphological, anatomical and histological studies on the olfactory organs and eyes of teleost fish: *Anguilla anguilla* in relation to its feeding habits // The Journal of Basic and Applied Zoology. V. 66. P. 101–108.

Begum A., Goswami U.C., Dey S., 2013. Ultramicroscopic structure of the lens of *Anabas testudineus* and its significance // Clarion. V. 2. P. 52–55.

Belanger R.M., Smith C.M., Corkum L.D., Zielinski B.S., 2003. Morphology and histochemistry of the peripheral olfactory organ in the round goby, *Neogobius melanostomus* (Teleostei: Gobiidae) // Journal of Morphology. V. 257. P. 62–71.

Bertmar G., 1972. Secondary foldings of the olfactory organ in young and adult sea trout. Acta Zoologica. V. 53. 113–120.

Bhattacharjee I., Chandra G., 2016. Food and feeding habits of three air-breathing fish in its natural habitat // International Journal of Fisheries and Aquatic Studies. V. 4. P. 586–589.

Binoy V.V., Kasturirangan R., Sinha A., 2015. Sensory cues employed for the acquisition of familiarity-dependent recognition of a shoal of conspecifics by climbing perch (*Anabas testudineus* Bloch) // Journal of Biosciences. V. 40. P. 225–232.

Binoy V.V., Thomas K.J., 2006. The climbing perch (*Anabas testudineus* Bloch) recognize members of a familiar shoal // Current Science. V. 90. P. 288–289.

Binoy V.V., Thomas K.J., 2008. The influence of hunger on food-stocking behaviour of climbing perch *Anabas testudineus* // Journal of Fish Biology. V. 73. P. 1053–1057.

Boumis R.J., Ferry L.A., Pace C.M., Gibb A.C., 2014. Heads or tails: do stranded fish (mosquitofish, *Gambusia affinis*) know where they are on a slope and how to return to the water? // PLoS ONE. 9(8), e104569.

Bressman N.R., Farina S.C., Gibb A.C., 2016. Look before you leap: visual navigation and terrestrial locomotion of the Intertidal killifish *Fundulus heteroclitus* // Journal of Experimental Zoology. V. 325A. P. 57–64.

Bressman N.R., Simms M., Perlman B.M., Ashley-Ross M., 2019. Where do fish go when stranded on land? Terrestrial orientation of the mangrove rivulus *Kryptolebias marmoratus* // Journal of Fish Biology. V. 95. P. 335–344.

Breucker H., Zeiske E., Melinkat R., 1979. Development of the olfactory organ in the rainbow fish Nematocentris maccullochi (Atheriniformes, Melanotaeniidae) // Cell and Tissue Research. V. 200. № 1. P. 53–68.

Cardé R.T., Willis M.A., 2008. Navigational strategies used by insects to find distant, wind-borne sources of odor // Journal of Chemical Ecology. V. 34. P. 854–866.

Cox J.P.L., 2008. Hydrodynamic aspects of fish olfaction // Journal of the Royal Society Interface. V. 5. P. 575–593.

Das B.K., 1927. The bionomics of certain air-breathing fishes of India, together with an account of the development of their air-breathing organs // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 216. P. 183–219.

Datta N.C., Saha A.K., Das A., 1976. Investigation on the morphology of the olfactory apparatus of *Anabas testudineus* (Bloch) // Journal of the Inland Fisheries Society of India. V. 8. P. 13–18.

Davenport J., Abdul Matin A.K.M., 1990. Terrestrial locomotion in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidea, Pisces) // Journal of Fish Biology. V. 37. P. 175–184.

Døving K.B., 1986. Functional properties of the fish olfactory system // Progress in sensory physiology. V. 6. (ed. D. Ottoson). Berlin: Springer-Verlag. P. 39–104.

Døving K.B., Dubois-Dauphin M., Holley A., Jourdan F., 1977. Functional anatomy of the olfactory organ of fish and the ciliary mechanism of water transport // Acta Zoologica. V. 58. P. 245–255.

Døving K.B., Kasumyan A.O., 2008. Chemoreception // Fish larval physiology. Eds Finn R.N., Kapoor B.G. Enfield. Sci. Publ. P. 331–394.

Fink P., 2007. Ecological functions of volatile organic compounds in aquatic systems // Marine and Freshwater Behaviour and Physiology. V. 40. P. 155–168.

Ghosh S.K., Chakrabarti P., 2010. Cellular organisation and functions of the olfactory epithelium of pearl spot *Etroplus suratensis* (Bloch): a light and scanning electron

microscopic study // Folia Morphologica. V. 69. № 3. P. 154–159.

Ghosh S.K., Chakrabarti P., 2014. Histophysiological studies on the olfactory epithelium of banded pearl spot *Etroplus suratensis* (Bloch, 1790) // Journal of Entomology and Zoology Studies. V. 2. № 1. P. 78–82.

Gooding R.M., 1963. The olfactory organ of the skipjack, *Katsuwonus pelamis* // FAO Fisheries Reports. № 3. P. 1621–1631.

Goodyear C.P., 1970. Terrestrial and aquatic orientation in the starhead topminnow, *Fundulus notti* // Science. V. 168. P. 603–605.

Graham J.B., 1997. Air-breathing fishes: evolution, diversity, and adaptation. San Diego, CA: Academic Press. 299 p.

Grant D., Anderson O., Twitty V., 1968. Homing orientation by olfactory in newts (*Taricha rivularis*) // Science. V. 160. № 3834. P. 1354–1355.

Grassman M., 1993. Chemosensory orientation behaviour in juvenile sea turtles // Brain, Behavior and Evolution. V. 41. P. 224–228.

Grubb J.C., 1973. Olfactory orientation in the breeding Mexican toad, *Bufo valliceps* // Copeia. № 3. P. 490–497.

Grubb J.C., 1973a. Olfactory orientation in *Bufo woodhousei fowleri, Pseudacris clarki* and *Pseudacris streckeri* // Animal Behaviour. V. 21. P. 726–732.

Hasler A.D., 1966. Underwater guideposts. Madison: University of Wisconsin Press. 155 p.

Hasler A.D., Scholz A.T., 1983. Olfactory imprinting and homing in salmon. New York: Springer Verlag. 138 p.

Hellinger J., Hoffmann K.-P., 2009. Magnetic field perception in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Journal of Comparative Physiology A. V. 195. P. 873–879.

Hitchcock G., 2008. Climbing perch (*Anabas testudineus*) (Perciformes: Anabantidae) on Saibai Island, northwest Torres Strait: first Australian record of this exotic pest fish // Memoirs of the Queensland Museum. V. 52. P. 207–211.

Holl A., 1965. Vergleichende morphologische und histologische Untersuchungen am Geruchsorgan der Knochenfische // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. V. 54. P. 707–782.

Holl A., 1974. Active, rhytmische Ventilation des Geruchsorgan bei Starchelaalen (Mastacembelidae) // Zeitschrift für Naturfoschung. V. 29. C. 787–789.

Hughes G.M., Dube S.C., Munshi J.S.D., 1973. Surface area of the respiratory organs of the climbing perch, *Anabas testudineus* (Pisces, Anabantidae) // Journal of Zoology (London). V. 170. P. 227–243.

Hughes G.M., Munshi J.S.D., 1973. Fine structure of the respiratory organs of the climbing perch, *Anabas testudineus* (Pisces: Anabantidae) // Journal of Zoology (London). V. 170. P. 201–225.

Hughes G.M., Singh B.N., 1970. Respiration in an air-breathing fish, the climbing perch *Anabas testudineus* Blach. I. Oxygen uptake and carbon dioxide release into air and water // Journal of Experimental Biology. V. 53. P. 265–280.

Johansen K., 1970. Air breathing in fishes // In *Hoar W.S. and Randell D.J.*, eds Fish Physiology, IV. New York, London: Academic Press. P. 361–411.

Kapoor A.S., Ojha P.P., 1972. Studies on ventilation of the olfactory chambers of fishes with a critical reevaluation of the role of the accessory nasal sacs // Archives de Biologie. V. 83. P. 167–178.

Kasumyan A.O., 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // Journal of Ichthyology. V. 44. № 2. P. 180–223.

Kasumyan A.O., 2005. Structure and function of auditory system in fish // Journal of Ichthyology. V. 45. Suppl. 2. P. S223–S270.

Khaparde K.P., Baile V.V., Masram S.C., Sonarghare P.C., Sonparote U.R., 2012. Functional significance of olfactory cells of a snakehead *Ophiocephalus striatus* (Bloch) // Bionano Frontier. V. 5. № (2 – I). P. 145–148.

Kleerekoper H., 1969. Olfaction in fishes. Bloomington: Indiana University Press. 222 p.

Kotrschal K., Peters R.C., Døving K.B., 1996. Chemosensory and tactile nerve responses from the anterior dorsal fin of a rockling, *Gaidropsarus vulgaris* (Gadidae, Teleostei) // Primary Sensory Neuron. V. 1. № 4. P. 297–309.

Kudo H., Shinto M., Sakurai Y., Kaeriyama M., 2009. Morphometry of olfactory lamellae and olfactory receptor neurons during the life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Chemical Senses. V. 34. P. 617–624.

Lefevre S., Wang T., Jensen A., Cong N.V., Huong D.T.T. et al., 2014. Air-breathing fishes in aquaculture. What can we learn from physiology? // Journal of Fish Biology. V. 84. P. 705–731.

Liem K.F., 1963. The comparative osteology and phylogeny of the Anabantoidei (Teleostei, Pisces) // Illinois Biology Monographs. № 30. P. 1–149.

Liem K.F., 1987. Functional design of the air ventilation apparatus and overland excursions by teleosts // Fieldiana, Zoology, new series. V. 37. P. 1–29.

Liermann K., 1933. Über den Bau des Geruchsorgans der Teleostier // Zietschrift für Anatpmie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 100. P. 1–39.

Linke H., 1992. Labyrinth fish: the bubble nest builders, their identification, care and breeding. Melle: Tetra Press. 174 p.

Lohmann K.J., Lohmann C.M.F., Endres C.S., 2008. The sensory ecology of ocean navigation // Journal of Experimental Biology. V. 211. P. 1719–1728.

Mandal D.K., Roy D., Ghosh L., 2005. Structural organization of the olfactory epithelium of a spotted snakehead fish, *Channa punctatus* // Acta Ichthyologica et Piscatoria. V. 35. № 1. P. 45–50.

Moller P. (ed.), 1995. Electric fishes: history and behavior. London: Chapman & Hall. 584 p.

Morioka S., Ito S., Kitamura S., Vongvichith B., 2009. Growth and morphological development of laboratory-reared larval and juvenile climbing perch *Anabas testudineus* // Ichthyological Research. V. 56. P. 162–171.

Munshi J.S.D., Hughes G.M., 1992. Air breathing Fishes of India. Their structure, unction and Life History. Oxford & IBH. New Delhi. 338 p.

Munshi J.S.D., Olson K.R., Ojha J., Ghosh T.K., 1986. Morphology and vascular anatomy of the accessory respiratory organs of the air-breathing climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) // American Journal of Anatomy. V. 176. P. 321–331.

Nevitt G.A., 1991. Do fish sniff? A new mechanism of olfactory sampling in pleuronectid flounders // Journal of Experimental Biology. V. 157. P. 1–18.

Nevitt G.A., 2008. Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds // Journal of Experimental Biology. V. 211. P. 1706–1713.

Nevitt G.A., Veit R.R., Kareiva P., 1995. Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic procellariiform seabirds // Nature. V. 376. P. 681–682.

Ogurtsov S.V., 2004. Olfactory orientation in anuran amphibians // Russian Journal of Herpetology. V. 11. № 1. P. 35–40.

Peters R.C, Kotrschal K., Krautgartner W.D., 1991. Solitary chemoreceptor cells of *Ciliata muslela* (Gadidae, Teleostei) are tuned to mucoid stimuli // Chemical Senses. V. 16. P. 31–42.

Pfeiffer W., 1963. The morphology of the olfactory organ of the Pacific salmon // Canadian Journal of Zoology. V. 41. P. 1233–1236.

Pfeiffer W., 1968. Das Geruchsorgan der Polypteridae (Pisces, Brachiopterygii) // Zeitschrift für Morphologie der Tiere. V. 63. P. 75–110.

Rahmani A.R., Khan S.M., 1980. Histology of the olfactory epithelium and the accessory nasal sacs of an anabantoid fish, *Anabas testudineus* (Bloch) // Archives de Biologie. V. 91. P. 397–411.

Rahmani A.R., Khan S.M., 1981. The olfactory organ in a few Indian teleosts // Current Science. V. 50. № 7. P. 329–331.

Rahmani A.R., Khan S.M., 1981a. Development of the secondary lamellae in the olfactory epithelium of *Anahas testudineus* // Japanese Journal of Ichthyology. V. 28. № 2. P. 177–180.

Rainboth W.J., 1996. Fishes of the Cambodian Mekong. FAO species identification field guide for fishery purposes. FAO, Rome. 265 p.

Rana A.K., Ojha J., Munshi J.S.D., 1978. Morphometrics of the olfactory rosette in relation to body weight in a fresh water murrel *Channa punctatus* (Bloch) // Archives de Biologie. V. 89. P. 403–417.

Rüber L., Britz R., Zardoya R., 2006. Molecular phylogenetics and evolutionary diversification of Labyrinth fishes (Perciformes: Anabantoidei) // Systematic Biology. V. 55. № 3. P. 374–397.

Sarkar S.K., Acharya A., Jana S., De S.K., 2014. Macro-anatomical variation of the olfactory apparatus in some Indian teleosts with special reference to their ecological habitat // Folia Morphologica. V. 73. № 2. P. 122–128.

Sayer M.D.J., Davenport J., 1991. Amphibious fish: why do they leave water? // Reviews in Fish Biology and Fisheries. V. 1. № 2. P. 159–181.

Schulte E., Riehl R., 1977. Electron microscopical studies of olfactory organ of *Ophiocephalus* (*Channa*) *obscurus* Guenther, 1861 (Teleostei, Ophiocephalidae) // Journal of Biosciences. V. 32. № 3–4. P. 307–308.

Shibuya T., 1960. The electrical responses of the olfactory epithelium of some fishes // Japanese Journal of Physiology. V. 10. № 3. P. 317–326.

Silberbush A., Blaustein L., 2008. Oviposition habitat selection by a mosquito in response to a predator: are predator-released kairomones air-borne cues? // Journal of Vector Ecology. V. 33. P. 208–211.

Silberbush A., Markman S., Lewinsohn E., Bar E., Cohen J.E., Blaustein L., 2010. Predator-released hydrocarbons repel oviposition by a mosquito // Ecology Letters. V. 13. P. 1129–1138.

Silver W.L., Finger T.E., 1984. Electrophysiological examination of a non-olfactory, non-gustatory chemosense in the searobin, *Prionotus carolinus* // Journal of Comparative Physiology A. V. 154. P. 167–174.

Sinsch U., 1992. Amphibians // Animal Homing, F. Papi (ed.). London: Chapman & Hall. P. 213–233.

Smith H.M., 1945. The fresh-water fishes of Siam, or Thailand // Bulletin of the United States National Museum. V. 188. P. 1–622.

Sokheng C., Chhea C.K., Viravong S., Bouakhamvongsa K., Suntornratana U. et al., 1999. Fish migrations and spawning habits in the Mekong mainstream: a survey using local knowledge (basin-wide) // Assessment of Mekong fisheries: fish migrations and spawning and the impact of water management project (AMFC). AMFP Report. V. 2. № 99. Vientiane. Lao P.D.R. P. 1–149.

Suyama M., Hirano S., Yamazaki S., 1985. Odor of ayu and its volatile components // Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish. V. 51. P. 287–294.

Teichmann H., 1954. Vergleichende Untersuchungen an der Fische // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. V. 43. P. 171–212.

Theisen B., Zeiske E., Breucker H., 1986 Functional morphology of the olfactory organs in the spiny dogfish (*Squalus acanthias* L.) and the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula* L.) // Acta Zoologica. V. 67. P. 73–86.

Theisen B., Zeiske E., Silver W.I., Marui T., Caprio J., 1991. Morphological and physiological studies on the olfactory organ of the striped eel catfish, *Plotosus lineatus* // Marine Biology. V. 110. P. 127–135.

Watling H., Hilleman H.H., 1964. The development of the olfactory apparatus of the grayling (*Thymallus arcticus*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 21. P. 373–396.

Webb J.F., 1993. The accessory nasal sacs of flatfishes: systematic significance and functional implications // Bulletin of Marine Science. V. 52. P. 541–553.

Wyatt T.D., 2014. Pheromones and animal behavior: chemical signals and signatures. 2 ed. Cambridge: Cambridge University Press. 420 p.

Yamamoto M., 1982. Comparative morphology of fish olfactory organ in teleosts // Chemoreception in fishes. T.J. Hara (ed.). Amsterdam: Elsevier. P. 39–59.

Yamamoto M., Ueda K., 1977. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. I. Salmoniformes // Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish. V. 43. P. 1163–1174.

Yamamoto M., Ueda K., 1978. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. V. Gasterosteiformes, Channiformes and Synbranchiformes // Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish. V. 44. № 12. P. 1309–1314.

Yamamoto M., Ueda K., 1979. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. X. Perciformes, Beryciformes, Scorpaeniformes, and Pleuronectiformes // Journal of

the Faculty of Science. (University of Tokyo). V. 14. P. 273–297.

Zeiske E., 1974. Morphologische und morphometrische Untersuchungen am Geruchsorgan oviparer Zahnkarpfen (Pisces) // Zeitschrift für Morphologie der Tiere. Bd. 77. S. 19–50.

Zeiske E., Breucker H., Melinkat R., 1979. Gross morphology and fine structure of the olfactory organ of rainbow fish (Atheriniformes, Melanotaeniidae) // Acta Zoologica. V. 60. P. 173–186.

Zeiske E., Theisen B., Breucker H., 1992. Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system // In *Hara TJ.* (ed.). Fish Chemoreception. London: Chapman & Hall. P. 13–39.

Zielinski B.S., Hara T.J., 2007. Olfaction // In Hara T.J., Zielinski B.S., Farrell A.F. and Brauner C.J. (eds). Sensory systems neuroscience. N.Y.: Academic Press. P. 1–43.

MORPHOLOGY OF THE OLFACTORY ORGAN IN THE CLIMBING PERCH (*ANABAS TESTUDINEUS*, ANABANTIDAE, PERCIFORMES)

A. O. Kasumyan[1, 2], N. I. Pashchenko[1, *], L. T. K. Oanh[3]

[1]Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory, Moscow, 119234 Russia
[2]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia
[3]Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center, Coastal Branch, NguyenThienThuat 30, Nha Trang, Vietnam
**e-mail: visitgrusha@gmail.com*

The structure of the olfactory organ in the anabas (*Anabas testudineus*) has been studied by light microscopy. The anterior nostril is a short and narrow tube directed forward. The posterior nostril in large individuals (*TL* > 8–10 cm) is almost completely overlapped by the skin valve fold originating at a fish body length of *TL* 6.0 cm and gradually increasing in size. The rostral part of the olfactory cavity is occupied by a parallel-type olfactory rosette. The number of lamellae in the rosette increases as the fish grow, but does not exceed 11 (*TL* 22 cm). The olfactory lamellae in the center of the rosette are the largest in size, these being reduced towards the medial and lateral edges of the rosette. Secondary folds on the lateral sides of the lamellae appear in fish that reach a *TL* length of 6.5 cm. The openings of two ventilation (accessory) sacs, i.e. a large lacrimal and a less voluminous ethmoidal, are located in the caudal part of the olfactory cavity. A diagram of olfactory cavity ventilation is proposed. The possible use of olfaction by the anabas for terrestrial orientation and navigation is discussed.

Keywords: Anabas testudineus, olfactory organ, olfactory rosette, olfactory lamellae, ventilation sac, ventilation of olfactory cavity, orientation, navigation

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 1, с. 57–67

УДК 598.243.8:591.56,591.543.43

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА СРОКИ ПРИЛЕТА И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ РОЗОВОЙ ЧАЙКИ (*RHODOSTETHIA ROSEA*) В ДЕЛЬТЕ РЕКИ ЛЕНЫ (ЯКУТИЯ)

© 2021 г. С. В. Волков[a], *, В. И. Поздняков[b]

[a] *Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, 119071 Россия*

[b] *Государственный природный заповедник "Усть-Ленский", Тикси, 678400 Республика Саха (Якутия), Россия*

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

Поступила в редакцию 29.09.2019 г.
После доработки 19.02.2020 г.
Принята к публикации 24.04.2020 г.

Обобщены данные по фенологии весенней миграции и гнездованию розовой чайки, собранные в 1982–2013 гг. в дельте реки Лена, северная Якутия. За указанный период произошли заметные изменения погоды, выросла: среднегодовая температура ($F_{1,27} = 7.74$, $p < 0.04$), температура июня ($F_{1,27} = 11.75$, $p < 0.002$) и всего летнего сезона ($F_{1,27} = 9.13$, $p < 0.005$), в более ранние сроки стал происходить переход среднесуточных температур через 0°C ($F_{1,26} = 14.73$, $p < 0.001$). Однако продолжительность периода с положительными температурами увеличилась незначительно ($F_{1,26} = 3.53$, $p < 0.07$). Установлена зависимость сроков появления розовых чаек от даты схода снега ($r = 0.62$, $p < 0.05$), июньских среднесуточных ($r = -0.48$, $p < 0.01$) и минимальных суточных ($r = -0.70$, $p < 0.001$) температур. Для розовой чайки, как высокоарктического вида, характерна максимальная амплитуда колебаний величины кладки среди чайковых птиц. В дельте Лены эта амплитуда выше, чем в более южных районах, где в основном изучали гнездовую экологию вида. Величина кладки отрицательно связана с датой начала гнездования. Чем раньше самки приступают к гнездованию, тем больше яиц в их кладках. Репродуктивные возможности вида зависят от температурного режима в предгнездовой период. В холодные сезоны начало гнездования сдвигается на более поздние сроки ($r = -0.75$, $p < 0.001$), снижается величина кладки ($F_{1,172} = 27.307$, $p < 0.00001$). Наблюдается тенденция уменьшения объема яиц, наиболее заметно от даты схода снега ($F_{1,226} = 33.4$, $p < 0.00001$) и средней температуры предгнездового периода ($F_{1,226} = 23.4$, $p < 0.00001$). Несмотря на то, что начиная с 1982 г. температуры гнездового сезона в дельте Лены показывают тенденцию явного роста и это приводит к более раннему прилету розовых чаек ($F_{1,27} = 14.87$, $p < 0.001$), смещения сроков начала гнездования у вида не обнаружено. Вероятно, амплитуда межгодовых изменений имеет более широкий размах, чем многолетний тренд. Закономерности вариаций сроков старта гнездования, величины кладки и размеров яиц обусловлены динамикой условий среды, в первую очередь температурой воздуха в предгнездовой период.

Ключевые слова: розовая чайка, Арктика, изменение климата, Якутия, Laridae, *Rhodostethia rosea*

DOI: 10.31857/S0044513421010104

Изменения климата происходят во многих районах мира, но наиболее они заметны в Арктике (Parmesan, Yohe, 2003; Meltofte et al., 2007; Cohen et al., 2014; van Gils et al., 2016; Головнюк и др., 2017). Многочисленные исследования в последних два десятилетия продемонстрировали влияние климатических изменений на фенологию сезонных миграций большого числа видов птиц (Jonsén et al., 2006; Zalakevicius et al., 2006; Соколов, 2010; Gunnarsson, Tómasson, 2011; Соловьев и др., 2012; Волков и др., 2013 и др.). Тем не менее прогнозировать изменения экологии животных в ответ на колебания климата сложно, поскольку нередко они опосредованы и другими факторами (Stenseth et al., 2002; Berteaux et al., 2006; Соловьев и др., 2012; Артемьев, 2013; Weiser et al., 2017, 2018; Шариков и др., 2019). Для территории России наблюдений за многолетней динамикой сообществ животных относительно немного, а для ее арктических районов эти наблюдения единичны (Головнюк и др., 2017; Fufachev et al., 2019). Хотя именно здесь из-за короткого гнездового сезона, подобные изменения должны быть выражены ярче, чем в регионах умеренного пояса или тропиков.

По сравнению с расположенными южнее регионами, для Арктики характерен относительно

сжатый гнездовой сезон, большинство видов птиц приступают к откладке яиц сразу после снеготаяния. Вылупление птенцов приурочено, как правило, к периоду массового появления корма, показатели обилия которого также зависят от весенней фенологии (Meltofte et al., 2007; Lameris et al., 2018). Другая важная особенность арктических регионов – широкие пределы межгодовой изменчивости условий гнездования, обусловленных погодой. Крайние даты старта откладки яиц даже в последующих сезонах могут различаться на месяц. На фоне подобных межгодовых колебаний влияние постепенного потепления на экологию видов может оказаться незаметным. В последнее время появляются работы, показывающие, что те или иные изменения в экологии некоторых видов не всегда успевают за тенденциями потепления климата (Gaston et al., 2009; Both, 2010; Kwon et al., 2019). В ряде случаев выводковый период, изначально подстроенный к периоду максимального обилия качественного корма, смещается на сроки, когда качество кормов уже проходит пиковые, оптимальные показатели. Последствия таких изменений остаются практически не изученными, предполагается, что они могут негативно влиять на скорость роста, а в итоге на выживаемость и приспособленность нового поколения (van Gils et al., 2016; Lameris et al., 2017, 2018; Weiser et al., 2017; Kwon et al., 2018, 2019). Вместе с тем, для арктических видов запаздывание вылупления на 1–2 недели не должно быть экстраординарной ситуацией, поскольку колебания метеоусловий между сезонами имеют бóльшую амплитуду, чем их изменения под влиянием постепенного потепления климата.

Многими исследованиями показано, что птицы на разных широтах стараются гнездиться как можно раньше, продуктивность размножения у таких пар заметно выше (Newton, 1998; Meltofte et al., 2007; Weiser et al., 2018). Вынужденное гнездование в поздние сроки приводит к снижению выживаемости, как во время инкубации, так и в выводковый период. В годы с холодной погодой и затяжным снеготаянием длительная отсрочка начала гнездования для видов с длинным циклом размножения может перерасти в пропуск репродуктивного сезона (Meltofte et al., 2007).

Формирующие современную арктическую фауну виды птиц, несомненно, обладают высокой пластичностью к динамичным условиям, характерным для районов их гнездования. Но, с другой стороны, долговременные направленные изменения климата могут вести к заметным сдвигам в экологии птиц, в частности к смещению сроков прилета, начала и окончания гнездования, успешности инкубационного и выводкового периодов, а также к изменениям численности и/или смещению ареала. Широкая амплитуда колебаний показателей продуктивности гнездования птиц в Арктике в зависимости от погоды – известный факт, хорошо документированный во многих исследованиях. Однако степень этого влияния на разные стороны экологии птиц остается слабоизученной и представляет большой интерес.

Розовая чайка (*Rhodostethia rosea*) – некрупный исключительно арктический вид семейства чайковых (Laridae). Ее гнездовой ареал практически полностью расположен в границах России – от восточного Таймыра до Чукотки (Зубакин и др., 1988; Юдин, Фирсова, 2002; Поздняков, 2006). Известны нерегулярные случаи гнездования на Шпицбергене, в Гренландии и Канадской Арктике (Burger et al., 2018). Негнездовой период розовые чайки проводят также в Арктике, кочуя в Северном Ледовитом океане вдоль кромки льда (Зубакин и др., 1988; Gilg et al., 2016). Из-за труднодоступности районов гнездования многие аспекты гнездовой биологии вида изучены слабо. В настоящей работе проанализировано влияние ряда метеорологических параметров и современных изменений климата на фенологию и гнездовую экологию розовых чаек, сроки их прилета на места гнездования, сроки начала откладки яиц, величинау кладки и размеры яиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Дельта р. Лены (71°42′–74° с.ш., 120–129°30′ в.д.) – крупнейшая евразиатская дельта, ее площадь 28 500 км^2. Здесь широко представлены северные субарктические тундры, в континентальной части значительные площади занимают сухие щебнистые тундры, ближе к побережью располагается подзона приморских арктических тундр (Перфильева, 1985). Наблюдения проводили на стационарах в восточной (72°55′ с.ш., 129°22′ в.д.) и северной (73°25′ с.ш., 126°38′ в.д.) частях дельты. В дельте Лены розовая чайка – обычный вид, населяющий всю территорию района исследований. Распределение по дельте неравномерное. Относительно регулярно, с высокой плотностью, розовые чайки гнездятся в прибрежной полосе низменных, сильно обводненных приморских тундр восточной и северной оконечностей дельты. Во внутренних частях дельты птицы встречаются спорадично и приурочены к участкам низменных заболоченных тундр. Реже гнездятся на небольших песчаных островах проток (Поздняков, 2006).

Были проанализированы материалы по биологии розовой чайки, собранные нами в 1994–2013 гг., а также сведения из “Летописей природы” Усть-Ленского заповедника начиная с 1982 г. В анализе использованы данные по 174 кладкам. Измерения яиц проводили общепринятыми методами, с по-

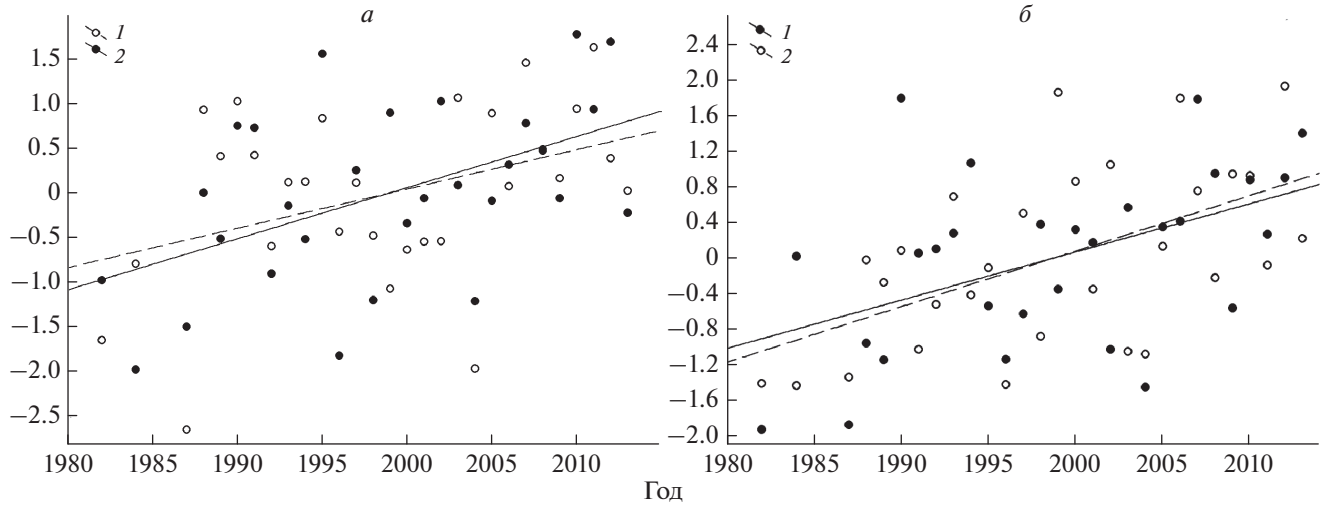


Рис. 1. Тенденции изменения температур воздуха (°С) в дельте реки Лены в 1982–2013 гг. *а*: *1* – среднегодовой, *2* – среднелетней (июнь–август); *б*: *1* – среднесуточной майской, *2* – среднесуточной июньской, данные стандартизованы.

мощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм. Все яйца (n = 228) взвешивали, но эти данные не включили в анализ, поскольку гнезда осматривали на разных стадиях инкубации, а масса яиц существенно изменяется в ходе развития эмбриона. Размеры использовали для вычисления объема по формуле: $V = kDd^2$, где V – объем яйца (см^3), D – максимальная длинна (мм), d – максимальный диаметр (мм), k = 0.47 – коэффициент для яиц грушевидной формы (Governali et al., 2012).

Метеоданные за 1982–2013 гг. получены с полярной станций им. Хабарова (72°41′ с.ш., 126°50′ в.д.), расположенной в южной части дельты Лены. Они доступны на сайте National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Climate Prediction Center (http://www.cpc.ncep.noaa.gov).

Для выявления долговременных тенденций в динамике погодных условий и репродуктивных показателей использованы методы линейной регрессии. Распределение среднего объема яйца было нормальным, поэтому при анализе зависимости этого параметра от внешних факторов применяли множественную регрессию.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Погодные и климатические изменения. Среднегодовая температура воздуха в дельте Лены за период 1982–2013 гг. выросла более чем на 2°С ($F_{1,27}$ = 7.74, p < 0.04), в летний период (июнь–август) эта тенденция проявляется более выражено ($F_{1,27}$ = 9.13, p < 0.005, рис. 1). Значения среднемесячных температур мая и июня достоверно изменились, оба месяца стали теплее (май: $F_{1,27}$ = 7.97, p < 0.001; июнь: $F_{1,27}$ = 11.75, p < 0.002, рис. 1). Кроме этого, в более ранние даты стал происходить переход среднесуточных температур через 0°С ($F_{1,26}$ = 14.73, p < 0.001).

Однако при явной тенденции роста годовых и летних температур продолжительность периода с положительными температурами, во время которого и гнездятся чайки, изменилась незначительно ($F_{1,26}$ = 3.53, p < 0.07). В среднем длительность этого периода составляет 109.2 ± 10.1 (90–130) дней, медиана – 109 дней.

Сроки прилета. Амплитуда межгодовых колебаний дат прилета розовых чаек в дельту Лены составляет 27 дней (29.05–24.06). В среднем чайки появляются в I декаду июня: 7.06 ± 6.2 дня, медиана – 6.06 (n = 28). Смещение дат прилета на более ранние сроки в период наших наблюдений хорошо выражено ($F_{1,27}$ = 14.87, p < 0.001). В 1980-х гг. первых розовых чаек регистрировали в среднем 9.06 (n = 5), в 1990-х гг. – 7.06 (n = 10), а в 2000-х гг. – 3.06 (n = 13).

Появление розовой чайки в районах гнездования коррелирует с июньскими среднесуточными и минимальными температурами (r = –0.48, p < 0.01 и r = –0.70, p < 0.001 соответственно, рис. 2), датой перехода среднесуточных температур через 0°С (r = 0.58, p < 0.001, рис. 3) и датой схода снега (r = 0.62, p < 0.05). В 1980–1990-х гг. появление розовых чаек происходило с среднем через 1–2 дня после перехода среднесуточных температур через 0°С, в 2000-х гг. стала проявляется тенденция отставания прилета от наступления периода с положительными температурами (рис. 3), хотя статистически она не подтверждается.

Длительность предгнездового периода. Промежуток времени между прилетом и откладкой первого яйца у розовой чайки в разные годы состав-

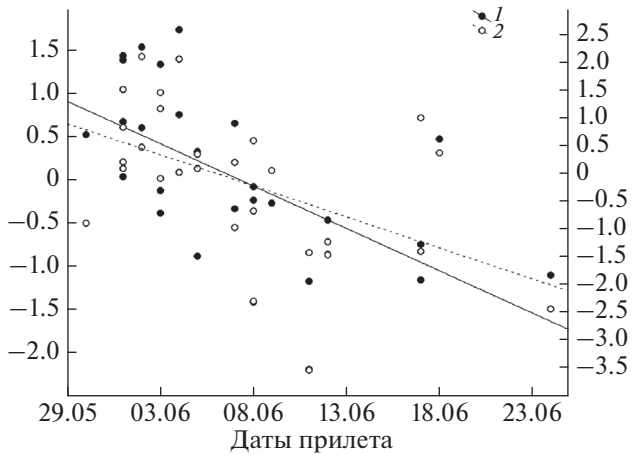


Рис. 2. Зависимость дат прилета розовой чайки в дельту реки Лены от динамики июньских минимальных (*1*, правая ось) и среднесуточных (*2*, левая ось) температур (°С), данные стандартизованы.

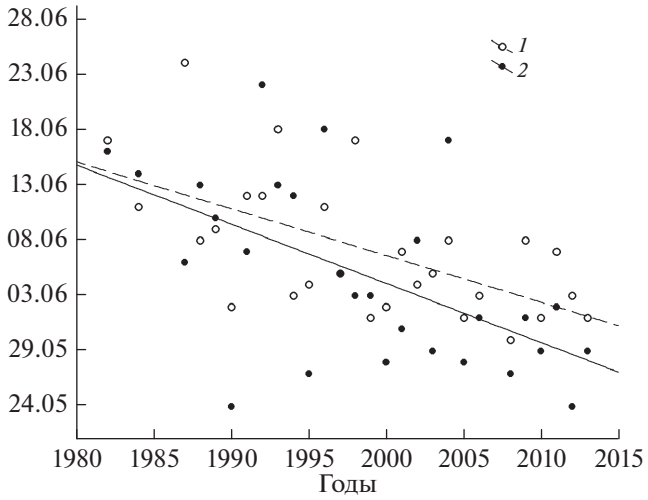


Рис. 3. Тенденции изменения дат прилета розовых чаек (*1*) и даты перехода среднесуточных температур через 0°С (*2*) в дельте реки Лены в 1982–2013 гг.

ляла от 3 до 25 дней, в среднем 15 ± 5.3 дня ($n = 14$). На фоне межгодовых флуктуаций, направленных изменений в длительности предгнездового периода не происходило ($p < 0.5$). На продолжительность предгнездового периода в каждый конкретный год влияет дата перехода среднесуточных температур через 0°С ($r = 0.92$, $p < 0.0001$, рис. 4). Корреляция с минимальными и среднесуточными температурами июня также достоверна ($r = -0.80$, $p < 0.001$ и $r = -0.68$, $p < 0.01$ соответственно). Прослеживается значимая корреляция между продолжительностью предгнездового периода и средней температурой этого периода, а также суммой среднесуточных температур, накопленных за этот временной промежуток ($r = -0.73$, $p < 0.004$ и $r = -0.71$, $p < 0.007$ соответственно). Чем ниже температура, тем продолжительнее предгнездовой период. Хотя дата прилета оказывает определенное влияние на длительность предгнездового периода, эта зависимость имеет нелинейный характер. В ряде случаев в годы позднего прилета чайки вынуждены приступать к гнездованию в относительно более сжатые сроки, даже при неблагоприятных погодных условиях. В нормальной ситуации короткий промежуток между прилетом и откладкой первого яйца отмечается в годы с ранним прилетом и температурами выше среднего.

Начало гнездования. Откладка первого яйца происходит обычно во второй половине июня, в разные годы 10–25.06, в среднем – 18.06 ± 7.5 дня ($n = 14$). За период наблюдений смещение дат начала откладки яиц не выражено ($p < 0.5$). Сроки начала гнездования розовой чайки отрицательно зависят от динамики среднесуточной температуры июня ($r = -0.75$, $p < 0.001$) и минимальной температуры июня ($r = -0.86$, $p < 0.0001$). Чем ниже в июне среднесуточная температура и минимальная температура, тем позже птицы приступают к гнездованию. Влияние минимальной температуры на откладку первых яиц более выражено, чем влияние среднесуточной температуры (рис. 5). Даты устойчивого перехода среднесуточных температур через 0°С ($r = 0.91$, $p < 0.0002$) и даты схода снега ($r = 0.69$, $p < 0.03$) также оказались значимыми параметрами (рис. 6). Сроки начала гнездования положительно коррелируют с датами прилета ($r = 0.83$, $p < 0.001$) и, вероятно, полностью определяются локальными погодными условиями.

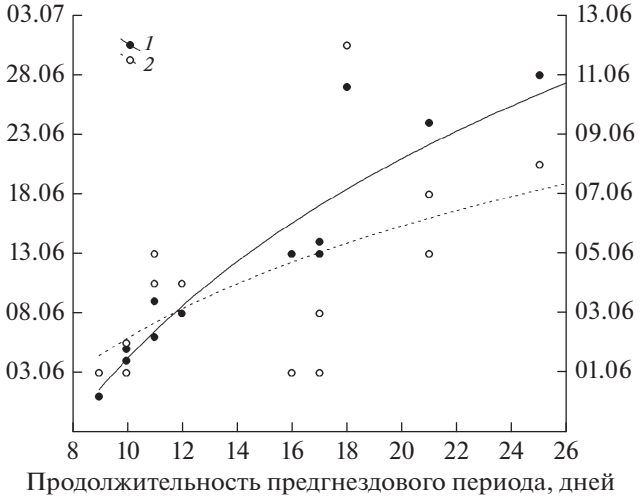


Рис. 4. Продолжительность предгнездового периода у розовых чаек в дельте реки Лены в зависимости от перехода среднесуточных температур через 0°С (*1*, левая ось) и даты прилета (*2*, правая ось).

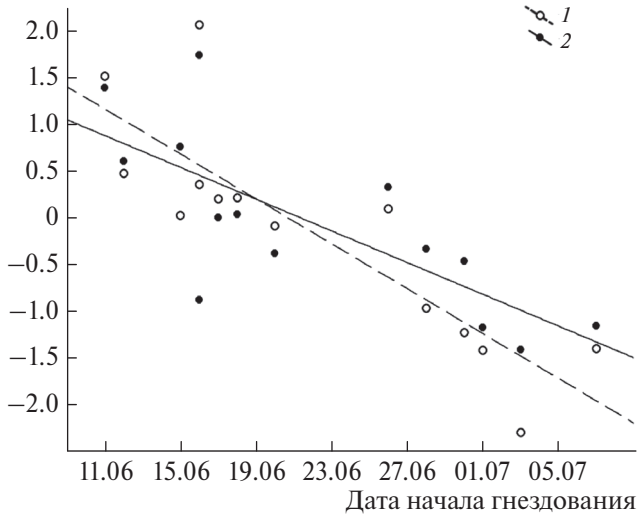


Рис. 5. Изменение дат начала гнездования розовых чаек в дельте реки Лены в зависимости от динамики июньских минимальных (*1*) и среднесуточных (*2*) температур (°С), данные стандартизованы.

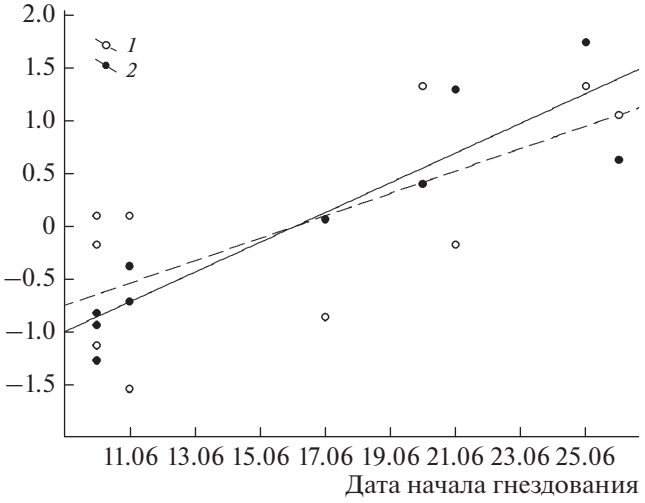


Рис. 6. Изменение дат начала гнездования розовых чаек в дельте реки Лены в зависимости от дат схода снега (*1*) и перехода среднесуточных температур через 0°С (*2*), данные стандартизованы.

Величина кладки и размеры яиц. Розовая чайка, как и большинство представителей семейства чайковых, в норме имеет детерминированный размер кладки из трех яиц. Тем не менее в дельте Лены средняя величина этого параметра значительно флуктуирует по годам – от 1.6 до 2.6 яиц, в среднем за все годы наблюдений – 2.0 ± 0.1 яйца ($n = 174$). Анализ величины кладки показал высокую зависимость этого параметра от температурного режима в предгнездовой период ($F_{1,172} = 27.31$, $p < 0.00001$). Чем выше средняя температура после прилета чаек, тем больше величина их кладок.

Низкие температуры в предгнездовой период и поздний переход среднесуточных температур через 0°С приводят к задержке начала гнездования и удлиняют продолжительность предгнездового периода, обуславливая снижение средней величины кладки ($F_{1,172} = 15.32$, $p < 0.0001$ и $F_{1,172} = 8.86$, $p < 0.003$ соответственно). Чем раньше розовые чайки приступают к гнездованию, тем больше величина их кладки ($r = –0.85$, $p < 0.002$, рис. 7).

За период наших наблюдений выраженного тренда в динамике объема или линейных размеров яиц не выявлено. Тем не менее эти параметры изменяются в зависимости от температурного режима. В поздние сезоны отмечена тенденция уменьшения объема яиц. Наиболее заметно этот показатель зависит от даты схода снега ($F_{1,226} = 33.4$, $p < 0.00001$), средней температуры предгнездового сезона ($F_{1,226} = 23.4$ $p < 0.00001$), минимальной температуры июня ($F_{1,226} = 5.9$, $p < 0.01$) и даты перехода среднесуточных температур через 0°С ($F_{1,226} = 6.05$, $p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Прилет и его связь с погодными условиями. Начиная с 1982 г., среднегодовые и летние температуры в дельте Лены возрастали, а даты схода снегового покрова смещались на более ранние. Вслед за повышением майских и июньских среднесуточных температур сдвинулся на более ранние сроки и прилет розовых чаек в дельту Лены. Положительный фенологический ответ на потепление, в частности более ранний прилет, – широко распространенная реакция, отмечаемая у мно-

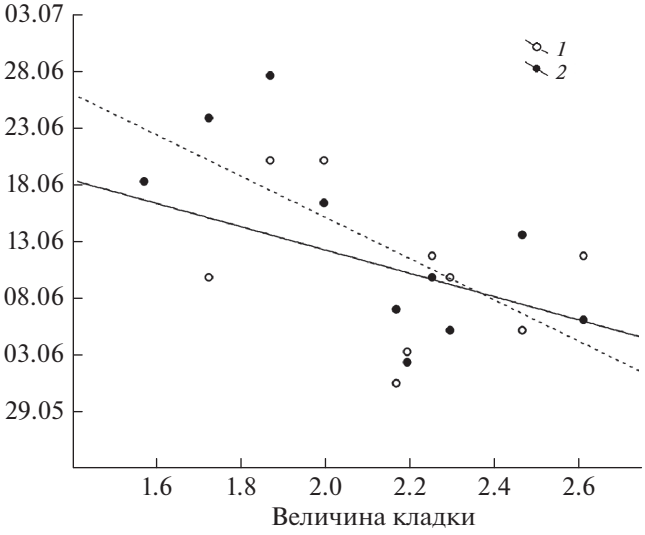


Рис. 7. Изменение величины кладки розовых чаек в дельте реки Лены в зависимости от дат схода снега (*1*) и перехода среднесуточных температур через 0°С (*2*).

гих видов птиц в последние 2–3 десятилетия в Северном полушарии (Parmesan, Yohe, 2003; Jonsén et al., 2006; Gunnarsson, Tómasson, 2011; Weiser et al., 2017 и др.).

Некоторые авторы полагают, что сроки появления розовых чаек в местах размножения характеризуются относительным постоянством (Андреев, Кондратьев, 1981; Андреев, 1985; Дегтярев и др., 1987). На Колыму розовые чайки прилетают раньше и действительно в 1978–1982 гг., несмотря на разные погодные условия, разброс дат их появления, был относительно небольшой – 10 дней (22–31.05, в среднем 26.05 ± 3.3 дня, медиана 26.05, $n = 5$) (Андреев, 1985). В дельте Лены вид появляется на 10–12 дней позже, а разброс между крайними датами существенно больше – 27 дней. Вероятно, такая разница обусловлена тем, что дельта Лены располагается более чем на 1200 км дальше долины Колымы на пути весеннего пролета вида, идущего в северной Якутии в западном направлении. Согласно полученным нами данным, весенняя фенология прилёта розовой чайки в дельте Лены определяется температурным режимом и межсезонно варьирует в широких пределах. Колебания температурного режима влияют на ускорение или затормаживание соответствующих фенологических явлений. В годы с более низкими температурами в мае–начале июня чайки прилетают на места гнездования заметно позже, а продолжительность предгнездового периода увеличивается.

Зависимость величины кладки и размеров яиц от фенологии сезона. Степень приспособленности птиц к изменениям среды можно оценить через динамику основных параметров размножения – величину кладки, размеры яиц, успешность инкубации и выводкового периода. Учитывая тенденцию продолжающегося роста температур воздуха в весенний и летний периоды, можно было бы ожидать наличие сходной тенденции и в репродуктивных показателях. Однако на наших данных это выявить не удалось.

В дельте Лены для розовой чайки характерна максимальная амплитуда межгодовых колебаний средней величины кладки – от 1.6 до 2.6 яиц. В колымских тундрах этот параметр варьировал в меньших пределах – от 2.2 до 2.7 яиц (Андреев, 1985; Кречмар и др., 1991), в Хромо-Индигирском междуречье в 1978 и 1979 гг. – 2.0 ± 0.1 и 2.1 ± ± 0.1 яиц (Зубакин, Авданин, 1983, расчет наш). Район наших работ расположен на 2°–5° севернее указанных регионов, соответственно погодные условия в весенний период здесь могут быть менее благоприятны для вида, а их влияние может проявляться более резко. Задержка начала размножения при неблагоприятных условиях приводит к увеличению количества полных кладок с 1–2 яйцами и, соответственно, снижению среднего значения этого показателя в целом для местной популяции.

Средние показатели продуктивности размножения группировки розовых чаек в дельте Лены за период наблюдений практически не изменились. Они были связаны с характером весенней погоды: динамикой локальных температур воздуха предгнездового периода или июня в целом. Действительно, при более теплом предгнездовом периоде кладки розовых чаек в среднем крупнее, но устойчивого межсезонного тренда в районе наших исследований не прослеживается. На Колыме также отмечали значительное влияние температуры и даты схода снега на репродуктивный потенциал розовых чаек, в частности на динамику среднего размера кладки (Андреев, 1985). По наблюдениям А.В. Андреева (1985), в годы с ранней и дружной весной и более высокими температурами в третьей декаде мая средний размер кладки возрастал. В дельте Лены майские температуры не оказывают столь сильного влияния, что очевидно объясняется более поздним прилетом и более поздним началом размножения птиц в районе наших работ. Хотя на репродуктивный потенциал вида в дельте Лены и на Колыме оказывают влияние температурные условия разных периодов, понятно что важна конкретная ситуация непосредственно в короткий период, предшествующий началу гнездования.

Величина кладок розовых чаек в дельте Лены отрицательно зависит от сроков начала гнездования. При низких температурах предгнездового сезона и июня в целом пары позже приступали к откладке яиц, а их кладки в среднем были меньше. Вероятно, такая зависимость обусловлена дефицитом корма, обилие и доступность которого в холодные сезоны гораздо ниже, чем в норме, из-за задержки схода снега, ограничивающего активность беспозвоночных (Андреев, 1985; Meltofte et al., 2007). Поскольку формирование яиц у розовых чаек происходит непосредственно на местах гнездования, на основе местных кормовых ресурсов, при низких температурах в предгнездовой сезон бóльшая часть полученной энергии идет на поддержания физиологических потребностей организма. Среди чайковых сходные закономерности были обнаружены у моевок (*Rissa tridactyla*) в арктических районах (Murphy et al., 1991; Gaston et al., 2005; Moe et al., 2009), хотя в умеренной зоне, например в Шотландии, эта тенденция уже не проявлялась (Frederiksen et al., 2004).

В ряде исследований в отношении воробьиных птиц было показано, что более высокие весенние температуры приводят к более раннему началу гнездования, но не влияют на размер

кладки (Winkler et al., 2002; Weatherhead, 2005). В то же время у гусеобразных и некоторых морских птиц локальные температуры оказались, напротив, положительно связаны с величиной кладки (Dickey et al., 2008; Moe et al., 2009; van Oudenhove et al., 2014; Layton-Matthews et al., 2019). У ряда видов куликов, для большинства которых в норме характерны 4 яйца в кладке, в годы с низкими температурами и, соответственно, более поздним началом гнездования, увеличивается доля кладок с тремя и двумя яйцами (Weiser et al., 2018). Отмечаемые исследователями различные реакции на неблагоприятные погодные условия в период формирования кладки для разных групп птиц обусловлены, вероятно, комплексом факторов. В том числе весом снесенных яиц относительной веса самки и, соответственно количеством энергии, инвестируемой ею в формирование яиц. В годы с неблагоприятными погодными условиями наблюдается дефицит доступных кормов, и часть энергии, получаемой при кормлении, тратится самками не на формирование яиц, а на поддержание собственной терморегуляции. Ограничения в доступности кормов может привести либо к сокращению количества яиц, либо в уменьшении их размеров. Чем кладка “дороже” для самки, тем ярче проявляется зависимость между факторами среды и величиной кладки.

Размеры яиц. Данных относительно влияния погодных условий, в частности даты схода снега, в свою очередь сильно скоррелированной с температурой воздуха, на размеры яиц в литературе мало, и они противоречивы (Sandercock et al., 1999; Meltofte et al., 2007; Martin et al., 2018; Weiser et al., 2018). Для гусеобразных и хищных птиц в неблагоприятные годы, в первую очередь, отмечают сокращение величины кладки. Для ржанкообразных, имеющих детерминированную кладку из трех (чайки) или четырех (бекасовые, ржанковые) яиц, предполагают сокращение размеров яиц (Meltofte et al., 2007; Martin et al., 2018), вероятно, компенсирующее энергетические затраты родителей в неблагоприятных для размножения условиях. Но только у небольшой части исследованных видов этой группы подобную тенденцию удалось подтвердить (Liebezeit et al., 2014; Weiser et al., 2017, 2018). У розовых чаек в холодные затяжные сезоны проявляются обе тенденции – снижается и величина кладок, и размеры яиц. Уменьшение размеров яиц, скорее всего, связано с физиологической реакцией организма на неблагоприятные погодные условия и ограниченную доступность кормовых ресурсов. Сокращение величины кладки может происходить и в результате частичного разорения гнезд, поскольку насиживающая птица вынуждена тратить больше времени на поиск корма, так как в условиях его дефицита ей приходится улетать на более дальние дистанции от гнездового участка. В некоторых работах продемонстрировано, что в годы с низким обилием добычи родители менее активно и агрессивно защищают гнезда и выводки от хищников (Newton, 1998; Smith, Wilson, 2010), что в конечном счете влияет на результативность размножения.

Изменение климата и реакция птиц, пластичность фенологии, адаптация к нестабильным условиям. Хотя температура гнездового сезона в дельте Лены с 1980 г. возрастает, и это приводит к более раннему прилету розовых чаек, но смещения сроков начала гнездования на более ранние у вида не обнаружено. По нашему мнению это связано с тем, что амплитуда межгодовых изменений имеет более широкий размах, чем многолетний тренд. Изучение фенологии гнездования двух видов морских птиц на Шпицбергене – моевки и люрика (*Alle alle*) – показало противоположные реакции на увеличение температуры воздуха и более раннее начало весны. Если у люриков смещение сроков начала гнездования на более ранние даты происходило параллельно климатическим и погодным изменениям, то моевки в тот же период стали гнездиться достоверно позже (Moe et al., 2009). Разная реакция на потепление может наблюдаться не только у разных видов в одном регионе, но и у одного и того же вида на разных широтах. Например, в Канаде у толстоклювой кайры (*Uria lomvia*) в низких широтах гнездовой сезон сдвигается в соответствии с изменением климата, а в высокоартических районах этого не происходит (Gaston et al., 2005, 2009). Ряд исследований показывают, что потепление климата ведет как к более раннему началу гнездования у некоторых видов (*Catharacta maccormicki, Fratercula cirrhata, Sterna paradisaea, Uria lomvia*), так и к его отсрочке на более поздние даты у других (*Daption capense, Fulmarus glacialis*, *Pygoscelis adeliae*, *Rissa tridactyla, Uria aalge*), или отсутствию выраженных изменений (*Aptenodytes forsteri*, *Fratercula arctica*, *Fulmarus glacialis*, *Pagodroma nivea*, *Ptychoramphus aleuticus*) (Gjerdrum et al., 2003; Abraham, Sydeman, 2004; Frederiksen et al., 2004; Durant et al., 2004; Gaston et al., 2005, 2009; Barbraud, Weimerskirch, 2006; Møller et al., 2006; Moe et al., 2009; Reed et al., 2009; Wanless et al., 2009). Разная реакция на современные климатические изменения у видов со сходной экологией может свидетельствовать о наличии во многих случаях более существенных факторов, помимо климатических.

Согласно данным наблюдений за большой синицей (*Parus major*) в Великобритании, за полвека средняя дата начала откладки яиц сдвинулась на более ранние сроки примерно на 14 дней (Charmantier et al., 2008). Этот сдвиг практически соответствует сдвигу в фенологии выплода гусениц – основного корма для птенцов этого вида. Осно-

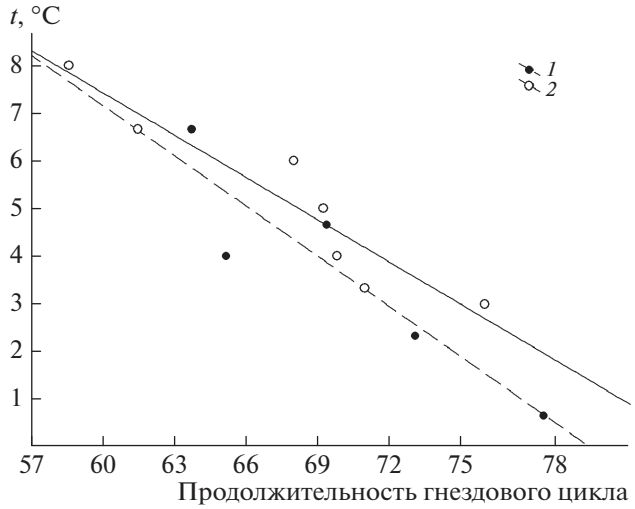


Рис. 8. Зависимость продолжительности гнездового цикла у розовых чаек от температур предгнездового и инкубационного периодов* в колымских тундрах (*1*) и дельте реки Лены (*2*).
* для Колымы период с 20.05 по 10.07, для дельты реки Лены с 01.06 по 20.07.

вываясь на оценках наследуемости дат откладки яиц и силе отбора, влияющего на этот параметр, авторы показали, что, если бы наблюдаемый сдвиг был обусловлен только эволюционной адаптацией, ему бы потребовалось в 4 раз больше времени. Следовательно, фенологическая пластичность может быть лучшим способом справиться с изменениями окружающей среды, поскольку она позволяет быстрее реагировать на новые условия.

Особенно важна высокая фенологическая пластичность в нестабильных условиях арктических регионов, где, несмотря на заметный рост температур в период гнездования, условия сезонов могут изменяться в широком диапазоне и непредсказуемо. Продолжительность периода с положительными температурами в дельте Лены составляет в среднем 109 дней, при успешном гнездовании розовым чайкам требуется на гнездовой цикл, от момента прилета до откочевки молодняка, 60–70 дней. В целом у вида даже в затяжные холодные сезоны, когда погодные условия не позволяют начать рано гнездиться, существует потенциальный запас времени для завершения успешного цикла размножения. При этом в холодные сезоны с низкими температурами в предгнездовой и инкубационный периоды существенно удлиняется гнездовой цикл, как по нашим данным ($r = -0.95$, $p < 0.001$, $n = 7$), так и по более ранним публикациям (Андреев, 1985, $r = -0.92$, $p < 0.02$, $n = 5$, расчет наш) (рис. 8). Ограничения на возможность реализации этого потенциала накладывает, скорее всего, дефицит корма – мелких беспозвоночных, малоактивных при низких температурах. Уменьшение величины кладки и объема яиц вероятно является компенсирующим механизмом, позволяет сократить продолжительность инкубации и, соответственно, затраты на теплопродукцию.

В заключение можно отметить, что, несмотря на выраженный рост температур и более ранний прилет розовых чаек, пока не наблюдается устойчивых тенденций в изменении репродуктивных показателей вида. Закономерности флуктуации сроков начала гнездования, динамики величины кладки и размеров яиц обусловлены динамикой локальных условий среды, в первую очередь температурами воздуха в конкретный сезон. В более теплые сезоны прослеживается рост величины кладки и объема яиц, сдвигается на более ранние даты начало гнездования, однако межгодовые вариации этих параметров колеблются в очень широких пределах и устойчивого межсезонного тренда пока не прослеживается. За счет фенотипической пластичности розовые чайки пока вполне успешно приспосабливаются к изменениям климата и широкой амплитуде колебаний погодных условий в арктических районах северной Якутии. При сохранении в дальнейшем тенденции потепления климата в Арктике возможны более заметные изменения в экологии размножения и распространении вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренне признательны Д.В. Соловьевой, С.Б. Розенфельд, М.Н. Иванову, А.Н. Сыромятниковой, Ю.Н. Софронову, помогавшим в сборе материала в разные годы проведения полевых работ, а также Т.В. Свиридовой, сделавшей ценные замечания по тексту статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев А.В., 1985. Успех размножения розовой чайки *Rhodostethia rosea* (McGill.) в Нижнеколымской тундре и определяющие его факторы // Редкие и исчезающие птицы Дальнего Востока. Владивосток. С. 110–131.

Андреев А.В., Кондратьев А.Я., 1981. Новые данные по биологии розовой чайки (*Rhodostethia rosea*) // Зоологический журнал. Т. 60. № 3. С. 418–425.

Артемьев А.В., 2013. Влияние изменений климата на экологию мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Карелии // Экология. Т. 44. № 3. С. 221–229.

Волков С.В., Гринченко О.С., Свиридова Т.В., 2013. Сроки прилета серого журавля (*Grus grus*) в северном Подмосковье и их связь с погодными и климатическими факторами // Зоологический журнал. Т. 92. № 7. С. 834–840.
https://doi.org/10.7868/s0044513413070155

Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б., 2017. Многолетний мониторинг птиц наземных экосистем на Таймыре // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. М. С. 87–91.

Дегтярев А.Г., Лабутин Ю.В., Блохин Ю.Ю., 1987. Розовая чайка: данные о миграциях и особенностях репродуктивного цикла у границ ареала // Зоологический журнал. Т. 66. С. 1873–1886.

Зубакин В.А., Авданин В.О., 1983. Особенности колониального гнездования розовой чайки (*Rhodostethia rosea*) // Зоологический журнал. Т. 62. № 11. С. 1754–1756.

Зубакин В.А., Кищинский А.А., Флинт В.Е., Авданин В.О., 1988. Розовая чайка // Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука. С. 244–257.

Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я., 1991. Птицы северных равнин. Л.: Наука. 288 с.

Перфильева В.И., 1985. Растительность // Растительный и животный мир дельты реки Лены. Якутск. С. 49–78.

Поздняков В.И., 2006. Розовая чайка (*Rhodostethia rosea*) в дельте р. Лена // Бутурлинский сборник: Материалы II Международных Бутурлинских чтений. Ульяновск. С. 100–117.

Соколов Л.В., 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Изд-во “Тесса”. 344 с.

Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б., Головнюк В.В., 2012. Некоторые результаты многолетнего мониторинга популяций куликов на таймыре // Бутурлинский сборник: Материалы IV Международных Бутурлинских чтений. Ульяновск. С. 268–276.

Шариков А.В., Волков С.В., Свиридова Т.В., Буслаков В.В., 2019. Влияние трофического и погодно-климатического факторов на динамику численности птиц-миофагов в местах их размножения // Зоологический журнал. Т. 98. С. 203–213.
http://dx.doi.org/10.1134/s0044513419020144

Юдин К.А., Фирсова Л.В., 2002. *Rhodostethia rosea* – Розовая чайка // Фауна России и сопредельных стран. Птицы. Т. II. Вып. 2. Ч. 1. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae. С. 511–528.

Abraham C.L., Sydeman W.J., 2004. Ocean climate, euphausiids and auklet nesting: inter-annual trends and variation in phenology, diet and growth of a planktivorous seabird, *Ptychoramphus aleuticus* // Marine Ecology Progress Series. V. 274. P. 235–250.

Barbraud C, Weimerskirch H., 2006. Antarctic birds breed later in response to climate change // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 103. P. 6248–6251.

Berteaux D., Humphries M.M., Krebs C.J., Lima M., McAdam A.G., Pettorelli N. et al., 2006. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals // Climate Research. V. 32. P. 151–158.

Both Ch., 2010. Food availability, mistiming, and climatic change // Effects of climate change on birds. Oxword. P. 129–147.

Burger J., Gochfeld M., Garcia, E.F.J., 2018. Ross’s Gull (*Rhodostethia rosea*). In: del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A., de Juana E. (eds). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from https://www.hbw.com/node/54007 on 10 February 2018)

Charmantier A., McCleery R.H., Cole L.R., Perrins C.M., Kruuk L.E.B., Sheldon B.C., 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population // Science. V. 320. P. 800–803.

Cohen J., Screen J. A., Furtado J.C., Barlow M., Whittleston D., Coumou D. et al., 2014. Recent Arctic amplification and extreme mid-latitude weather // Nature Geoscience. V. 7. P. 627–637.

Dickey M.H., Gauthier G., Cadieux M.C., 2008. Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species // Global Change Biology. V. 14. P. 1973–1985.

Durant J.M., Anker-Nilssen T., Hjermann D.Ø., Stenseth N.C., 2004. Regime shifts in the breeding of an Atlantic puffin population // Ecology Letters. V. 7. P. 388–394.

Frederiksen M., Harris M.P., Daunt F., Rothery P., Wanless S., 2004. Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species // Global Change Biology. V. 10. P. 1214–1221.

Fufachev I.A., Ehrich D., Sokolova N.A., Sokolov V.A., Sokolov A.A., 2019. Flexibility in a changing arctic food web: Can rough-legged buzzards cope with changing small rodent communities? // Global Change Biology. P. 1–11.
https://doi.org/10.1111/gcb.14790

Gaston A.J., Gilchrist H.G., Hipfner J.M., 2005. Climate change, ice conditions and reproduction in an Arctic nesting marine bird: Brünnich’s guillemot (*Uria lomvia* L.) // Journal Animal Ecology. V. 74. P. 832–841.

Gaston A.J., Gilchrist H.G., Mallory M.L., Smith P.A., 2009. Changes in seasonal events, peak food availability, and consequent breeding adjustment in a marine bird: a case of progressive mismatching // Condor. V. 111. P. 111–119.

Gilg O., Andreev A., Aebischer A., Kondratyev A., Sokolov A., Dixon A., 2016. Satellite tracking of Ross’s Gull *Rhodostethia rosea* in the Arctic Ocean // Journal Ornithology. V. 157. P. 249–253.

Gjerdrum C., Vallee A.M.J., St Clair C.C., Betram D.F., Ryder J.L., Blackburn G.S., 2003. Tufted puffin reproduction reveals ocean climate variability // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 100. P. 9377–9382.

Governali F.C., Gates H.R., Lanctot R.B., Holmes R.T., 2012. Egg volume can be accurately and efficiently estimated from linear dimensions for Arctic-breeding shorebirds // Wader Study Group Bulletin. V. 119. P. 46–51.

Gunnarsson T.G., Tómasson G., 2011. Flexibility in spring arrival of migratory birds at northern latitudes under rapid temperature changes // Bird Study. V. 58. P. 1–12.

Newton I., 1998. Population Limitation in Birds. London: Academic Press. 597 p.

Jonsén N., Lindén A., Ergon T., Knudsen E., Vik J.O., Rubolini D., et al., 2006. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds // Science. V. 312. P. 1959–1961.

Kwon E., English W.B., Weiser E.L., Franks S.E., Hodkinson D.J., Lank D.B., Sandercock B.K., 2018. Delayed egg-laying and shortened incubation duration of Arctic-breeding shorebirds coincide with climate cooling // Ecology and Evolution. V. 8. P. 1339–1351.

Kwon E., Weiser E.L., Lanctot R.B., Brown S.C., Gates H.R., Gilchrist G., Kendall S.J. et al., 2019. Geographic variation in the intensity of warming and phenological mismatch between Arctic shorebirds and invertebrates // Ecological Monographs. e01383. https://doi.org/10.1002/ecm.1383

Lameris T.K., Scholten I., Bauer S., Cobben M.M.P., Ens B.J., Nolet B.A., 2017. Potential for an Arctic-breeding migratory bird to adjust spring migration phenology to Arctic amplification // Global Change Biology. P. 1–11. https://doi.org/10.1111/gcb.13684

Lameris T.K., van der Jeugd H.P., Eichhorn G., Dokter A.M., Bouten W., Boom M.P., Litvin K.E., Ens B.J., Nolet B.A., 2018. Arctic geese tune migration to a warming climate but still suffer from a phenological mismatch // Current Biology. V. 28. P. 1–7.

Layton-Matthews K., Hansen B.B., Grøtan V., Fuglei E., Loonen M.J.J.E., 2019. Contrasting consequences of climate change for migratory geese: predation, density dependence and carryover effects offset benefits of high-arctic warming // Global Change Biology. https://doi.org/10.1111/gcb.14773

Liebezeit J.R., Gurney K.E.B., Budde M., Zack S., Ward D., 2014. Phenological advancement in arctic bird species: relative importance of snow melt and ecological factors // Polar Biology. V. 37. P. 1309–1320.

Martin J.L., Smith P.A., Béchet A., Daufresne T., 2018. Late snowmelt can result in smaller eggs in Arctic shorebirds // Polar Biology. V. 41. P. 2289–2295.

Meltofte H., Piersma T., Boyd H., MacCaffery B., Ganter B., Golovnyuk V.V. et al., 2007. A circumpolar review of the effects of climate variation on the breeding ecology of arctic shorebirds // Meddelelser om Grpnland Bioscience. V. 59. P. 1–48.

Moe B., Stempniewicz L., Jakubas D., Angelier F., Chastel O., Dinessen F., et al., 2009. Climate change and phenological responses of two seabird species breeding in the high-Arctic // Marine Ecology Progress Series. V. 393. P. 235–246.

Møller A.P., Flensted-Jensen E., Mardal W., 2006. Rapidly advancing laying date in a seabird and the changing advantage of early reproduction // Journal Animal Ecology. V. 75. P. 657–665.

Murphy E.C., Springer A.M., Roseneau D.G., 1991. High annual variability in reproductive success of kittiwakes (*Rissa tridactyla* L.) at a colony in western Alaska // Journal Animal Ecology. V. 60. P. 515–534.

Newton I., 1998. Population Limitation in Birds. London: Academic Press. 597 p.

NOAA Climate Prediction Center. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.cpc.ncep.noaa.gov. Дата обновления: 05.09.2019.

Parmesan C., Yohe G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // Nature. V. 421. P. 37–42.

Reed T.E., Warzybok P., Wilson A.J., Bradley R.W., Wanless S., Sydeman W.J., 2009. Timing is everything: flexible phenology and shifting selection in a colonial seabird // Journal Animal Ecology. V. 78. P. 376–387.

Sandercock B.K., Lank D.B., Cooke F., 1999. Seasonal declines in the fecundity of arctic-breeding sandpipers: different tactics in two species with an invariant clutch size // Journal Avian Biology. V. 30. P. 460–468.

Smith P.A., Wilson S., 2010. Intraseasonal patterns in shorebird nest survival are related to nest age and defence behaviour // Oecologia. V. 163. P. 613–624.

Stenseth N.C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J.W., Chan K.S., Lima M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations // Science. V. 297. P. 1292–1296.

van Gils J.A., Lisovski S., Lok T., Meissner W., Ozarowska A., de Fouw J. et al., 2016. Body shrinkage due to Arctic warming reduces red knot fitness in tropical wintering range // Science. V. 352. P. 819–821. https://doi.org/10.1126/science.aad6351

van Oudenhove L., Gauthier G., Lebreton J.D., 2014. Year-round effects of climate on demographic parameters of an arctic-nesting goose species // Journal Animal Ecology. V. 83. P. 1322–1333.

Wanless S., Frederiksen M., Walton J., Harris M.P., 2009. Long-term changes in breeding phenology at two seabird colonies in the western North Sea // Ibis. V. 151. P. 274–285.

Weatherhead P.J., 2005. Effects of climate variation on timing of nesting, reproductive success, and offspring sex ratios of red-winged blackbirds // Oecologia. V. 144. P. 168–175.

Weiser E.L., Brown S.C., Lanctot R.B., Gates H.R., Abraham K., Bentzen R.L. et al., 2017. Life-history tradeoffs revealed by seasonal declines in reproductive traits of 21 species of Arctic-breeding shorebirds // Journal Avian Biology. V. 49. https://doi.org/10.1111/jav.01531

Weiser E.L., Brown S.C., Lanctot R.B., Gates H.R., Abraham K., Bentzen R.L. et al., 2018. Effects of environmental conditions on reproductive effort and nest success of Arctic-breeding shorebirds // Ibis. V. 160. P. 608–623.

Winkler D.W., Dunn P.O., McCulloch C.E., 2002. Predicting the effects of climate change on avian life-history traits // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 99. P. 13595–13599.

Zalakevicius M., Bartkeviciene G., Raudonikis L., Janulaitis J., 2006. Spring arrival response to climate change in birds: a case study from eastern Europe // Journal Ornithology. V. 147. P. 326–343.

EFFECTS OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS ON SPRING ARRIVAL, THE TIMING OF NESTING, AND THE REPRODUCTIVE EFFORT OF ROSS'S GULL, *RHODOSTETHIA ROSEA*, IN THE DELTA OF LENA RIVER, YAKUTIA

S. V. Volkov[1, *], V. I. Pozdnyakov[2]

[1]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia
[2]Lena Delta Nature Reserve, Tiksi, 678400, Sakha Republic, Russia
**e-mail: owl_bird@mail.ru*

Data on spring phenology and reproductive parameters of the Ross's Gull were collected in 1982–2013 on the delta of Lena River, northern Yakutia (71°42′–74° N, 120°–129°30′ E). During this period, significant changes in weather occurred, the mean annual temperature ($F_{1,27} = 7.74$, $p < 0.04$), the mean June temperature ($F_{1,27} = 11.75$, $p < 0.002$), the summer temperature ($F_{1,27} = 9.13$, $p < 0.005$) increased, and the mean daily air temperatures crossing 0°C shifted to earlier dates ($F_{1,26} = 14.73$, $p < 0.001$). However, the duration of the period with positive temperatures slightly increased ($F_{1,26} = 3.53$, $p < 0.07$). The arrival of Ross's Gulls to the Lena Delta depended by mean June temperatures ($r = -0.48$, $p < 0.01$), minimal June daily temperatures ($r = -0.70$, $p < 0.001$), and dates of snow melting ($r = 0.62$, $p < 0.05$). The maximum amplitude of fluctuations in eggs numbers among all arctic gulls was revealed for complete clutches of the Ross's Gull. In more northern regions, this amplitude was higher. The clutch size was negatively correlated with dates of clutch initiation, the females that began to nest earlier showing larger clutch sizes ($r = -0.85$, $p < 0.002$). The clutch size decreased in years with lower temperatures of the prenesting period, after gulls arrival and before the onset of breeding ($F_{1,172} = 27.31$, $p < 0.00001$), and after relatively colder June temperatures ($F_{1,172} = 8.86$, $p < 0.003$). The reproductive effort of the Ross's Gull depended negatively on the temperature of the prenesting period. In cold years, the dates of the onset of breeding shifted to later times ($r = -0.75$, $p < 0.001$), the clutch size declined ($F_{1,172} = 27.31$, $p < 0.00001$), and the egg volume was reduced ($F_{1,226} = 23.4$, $p < 0.00001$). Despite an increase in the nesting season temperatures in the Lena Delta since 1982 and the earlier arrival of Ross's Gull ($F_{1,27} = 14.87$, $p < 0.001$), no shift in the dates of nesting initiation was detected. In our opinion, this is because the amplitude of interannual changes has a wider range than the long-term trend. The patterns of variations in the dates of nesting initiation, in clutch sizes and eggs volume are due to the dynamics of environmental conditions, primarily air temperatures.

Keywords: Ross's Gull, Arctic, Lena Delta, climate change, Laridae, *Rhodostethia rosea*

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 1, с. 68–78

УДК 599.742.17:591.53

ПИТАНИЕ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES*) В БОЛЬШЕХЕХЦИРСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ И ЕГО ОКРЕСТНОСТЯХ (ЮЖНОЕ ПРИАМУРЬЕ)

© 2021 г. К. Н. Ткаченко*

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, 680000 Россия

**e-mail: carnivora64@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.09.2019 г.
После доработки 24.04.2020 г.
Принята к публикации 28.04.2020 г.

Исследовано питание лисицы (*Vulpes vulpes* L. 1758) в 1990–1993, 1996–2000, 2005–2013 гг. в Большехехцирском заповеднике и его окрестностях (южное Приамурье). В заповеднике общий спектр употребляемых лисицей кормов обширен, но основа ее рациона – млекопитающие, в частности полевки (частота встреч (ч. в.) = 71.0%, кормовой коэффициент (К) = 64.5%). Птицы и дикорастущие растения (плоды) – дополнительная пища лисицы. Пресмыкающиеся, земноводные, рыбы и насекомые имеют второстепенное значение. Однако локально плоды дикорастущих растений и насекомые в теплый период года (апрель–октябрь) могут составлять существенную долю рациона. Антропогенная пища (домашние животные и их трупы, культурные растения, пищевые отходы), в основном, не играет значительной роли в питании лисицы заповедника. Но на участках, к которым вплотную примыкают населенные пункты, в теплое время года домашние животные и их трупы (кошка, собака, копытные, курица) имеют большое значение в ее питании (ч. в. = 38.2%, К = 29.6%). В холодное время года в сельскохозяйственном ландшафте к югу от заповедника мыши (ч. в. = = 33.3%, К = 24.8%), наряду с полевками (ч. в. = 45.4%, К = 33.9%), – один из основных пищевых объектов лисицы среди млекопитающих, эти показатели резко отличаются от соответствующих показателей для заповедника. Часто лисица поедает плоды культурных растений, особенно сои (ч. в. = 39.4%, К = 14.1%). В окрестностях населенных пунктов на юге Приморского края среди кормовых объектов, также в теплый период года, часто отмечались домашние животные и их трупы (ч. в. = 24.0%, К = 19.8%). Антропогенная пища в южном Приамурье локально составляет неотъемлемую часть рациона лисицы и играет дополнительную роль в ее питании, но в отдельных случаях значение этого корма может сильно увеличиваться. Присутствие этого корма в рационе питания лисицы снижается по мере увеличения расстояния от участка ее обитания до населенных пунктов. Очевидно, использование антропогенной пищи лисицей характерно для освоенных человеком районов юга российского Дальнего Востока.

Ключевые слова: лисица, *Vulpes vulpes*, питание, антропогенная пища, южное Приамурье, Большехехцирский заповедник

DOI: 10.31857/S0044513421010098

Лисица (*Vulpes vulpes* L. 1758) – обычный вид равнинной и предгорной частей Большехехцирского заповедника, но предпочитает равнинные биотопы (Казаринов, 1973; Долгих и др., 1993). Нередка она и на сопредельной территории. Условия ее обитания в северной и южной частях заповедника несколько различаются. Условной границей между ними можно считать водораздел хребта Большой Хехцир. На северном участке заповедника лисица населяет преимущественно равнинные леса (изредка отмечались заходы в горы до высоты 450 м над ур. м. по долинам рек и ручьев), к которым примыкают поля (частью заброшенные), огороды, фермерские хозяйства, дачи, населенные пункты. На южном участке она живет в равнинных и предгорных лесах и на влажных лугах с островными лесами на возвышениях (релках) в долине р. Чирки. Вдоль ее русла тянутся ленточные леса и располагаются старичные озера. От южной границы заповедника населенные пункты, в основном, удалены на 10–13 км (исключение – юго-восточная окраина, к которой прилегает с. Чирки), сельскохозяйственные угодья – на 4–7 км. Из-за этих различий характеристика питания дана раздельно для северной и южной частей заповедника.

Большехехцирский заповедник (площадь 453.4 км^2) расположен при устье р. Уссури в западной части хребта Хехцир, отделенного от Сихотэ-Алиня малооблесенными, в основном, заболоченными равнинами (Васильев и др., 1985). Преобладающий тип растительности в заповеднике лесной. Леса занимают 92% территории (Бабурин, Васильев, 1986). Рельеф преимущественно горный, наибольшая высота 949.3 м над ур. м.

Сведения о питании лисицы на материковой части юга Дальнего Востока представлены преимущественно кратко, часто в общей форме (Бромлей и др., 1977; Астафьев и др., 1982; Юдин, 1984, 1984а; Животченко и др., 1989; Дарман, 1990). Исключение составляет лишь монография Юдина “Лисица Дальнего Востока СССР” (1986), изданная более 30 лет назад. В этих публикациях приводятся данные о рационе лисицы в Амурской обл. и в основном в южной части Приморского края. При этом только Юдиным (1986) подробно рассмотрены биотопические, сезонные и региональные особенности состава кормов в зависимости от их наличия, численности и доступности. В южном Приамурье, где находится Большехехцирский заповедник, подобных исследований не проводилось. Кроме того, непосредственная близость к северной части заповедника населенных пунктов и сельскохозяйственных земель может накладывать отпечаток на характер питания лисиц из-за доступности антропогенной пищи (домашние животные и их трупы, культурные растения, пищевые отходы). Например, в европейских странах и на о-ве Хоккайдо (Япония) лисицы, живущие в сельскохозяйственном ландшафте, в больших городах и их пригородах, активно используют эти корма (Abe, 1975; Misawa, 1979; Doncaster et al., 1990; Gołdyn et al., 2003; Jankowiak et al., 2008 и др.). Этот аспект в условиях российского Дальнего Востока, в отличие от зарубежных стран, затрагивался лишь частично (Юдин, 1986).

Цель данной работы охарактеризовать питание лисицы в южном Приамурье (на примере Большехехцирского заповедника и сопредельной территории) и показать значение антропогенной пищи в составе ее кормов в различных условиях обитания в южном Приамурье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились круглогодично в 1990–1993, 1996–2000, 2005–2013 гг. при маршрутном обследовании Большехехцирского заповедника, его охранной зоны (ширина 1 км), заказника “Хехцир” и сельскохозяйственных земель, окружающих заповедник. Питание лисицы характеризовалось, в основном, по составу 416 экскрементов, из которых 383 собрано в заповеднике и его охранной зоне, и 33 – на сельскохозяйственных землях, расположенных к югу от заповедника. Кроме того, осмотрены останки жертв лисицы, а также останки животных (диких и домашних), которые погибли от других хищников или пали по неизвестным причинам, и которых поедала лисица ($n = 37$). Осмотрено 10 желудков лисиц (пять желудков оказались с содержимым), погибших по разным причинам в охранной зоне заповедника, на дорогах и сельскохозяйственных землях.

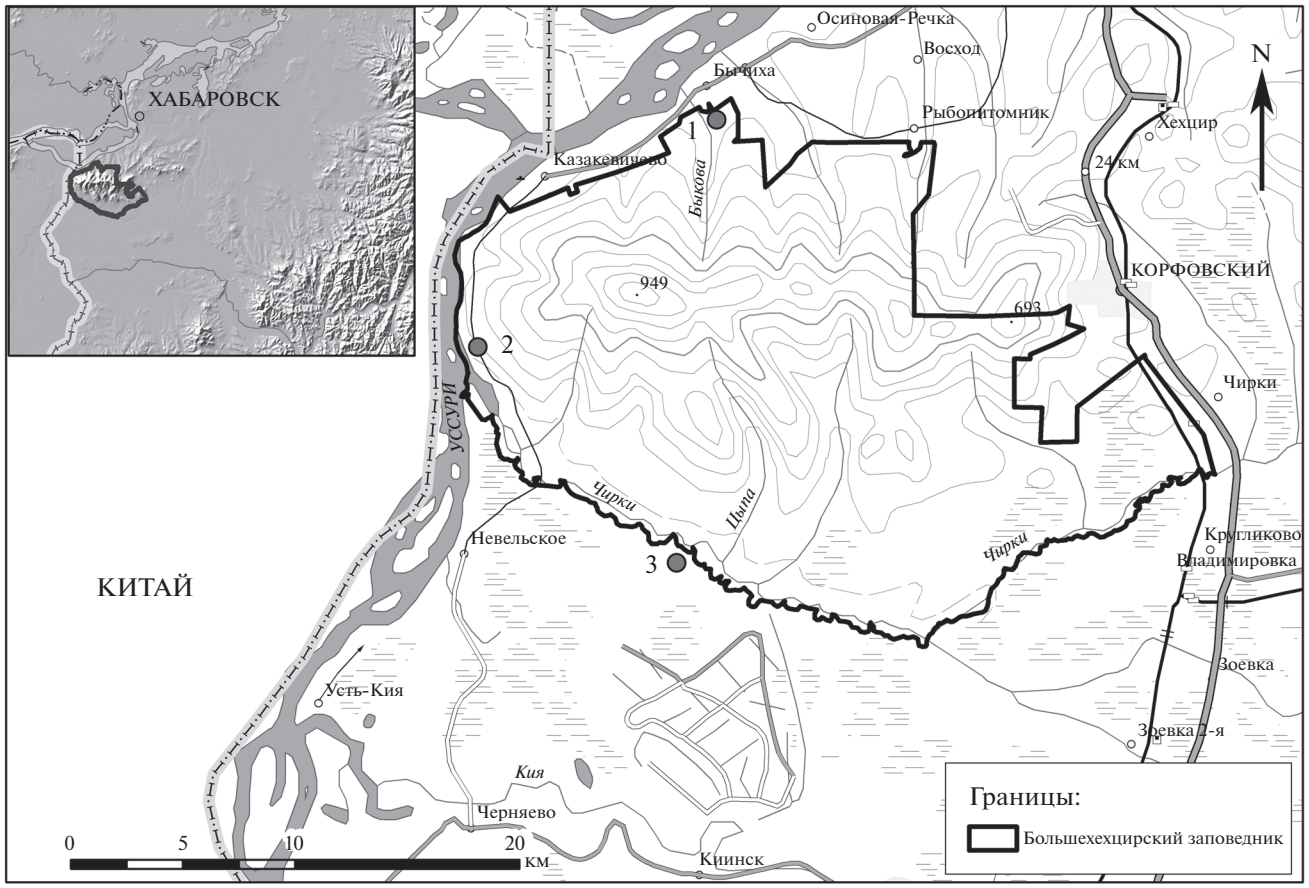
В теплый период года (апрель–октябрь) материал (экскременты, останки жертв) собирали преимущественно у трех выводковых нор (рис. 1), принадлежность которых лисицам устанавливали прямыми наблюдениями. Эти норы располагались в поселениях барсука в боковых входах (отнорках), заброшенных на момент наших работ. Первая (№ 1) нора находилась в северной части заповедника (обследовалась в апреле–июне 2008 г.), вторая (№ 2) – в юго-западной (май, июнь 1990 г., апрель 1991 г.) и третья (№ 3) – в охранной зоне у южной границы заповедника (июль 2008 г.). Нора № 1 посещалась исследователем семь раз через 2–18 дней, пока самка лисицы не обнаружила автора и не увела выводок, нора № 2 – два дня подряд в 1990 г. и один раз в 1991 г., нора № 3 – единично. В холодный период года (ноябрь–март) фекалии и останки добычи находили по следам на снегу.

В июне 2013 г. собрано 25 экскрементов лисицы на юге Приморского края в окрестностях сел Кайгановка и Каменушка (по долинам рек Комаровка, Волха и Барсуковка) вблизи Уссурийского заповедника.

Экскременты (также и содержимое желудков) промывали в почвенном сите с диаметром отверстия 1 мм, просушивали и определяли видовую принадлежность непереваренных остатков пищи по перьям, шерсти, когтям, костям, зубам и т.д. Объем остатков разных животных в экскрементах и содержимом желудков устанавливали глазомерно.

Соотношение пищевых объектов в экскрементах определяли подсчетом частоты встречаемости (ч. в., %) непереваренных остатков по их видовой принадлежности (Жарков и др., 1932). Также использовали метод вычисления кормового коэффициента (К, %) по объему непереваренных остатков в фекалиях с привлечением данных частоты их встречаемости (Иванова, 1962).

Статистический анализ для сравнения рационов лисиц в разных местах обитания, по сезонам года проводился с использованием χ^2-критерия



● Выводковые норы лисиц

1–3 – Порядковые номера нор (соответсвуют нумерации в тексте).

Рис. 1. Расположение обследованных выводковых нор лисицы в Большехехцирском заповеднике и его охранной зоне.

(Плохинский, 1980). Значение $p < 0.05$, рассматривалось как минимальный уровень, определяющий значимость.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Питание лисицы в Большехехцирском заповеднике. В заповеднике общий спектр употребляемых лисицей кормов обширен (табл. 1). Основа ее питания – **млекопитающие**, среди которых ведущее место занимают полевки (ч. в. = 71.0%, K = = 64.5%). Из них восточная полевка (*Alexandromys fortis*) – основная жертва лисицы (ч. в. = 50.1%, K = 41.8%) – добывается избирательно. Так, в желудке самца лисицы, убитого рысью в заповеднике на льду р. Чирки в декабре 2007 г. (Ткаченко, 2009), были обнаружены две особи этого вида. Крупные размеры и наземное расположение гнезда делают восточную полевку доступной для хищников (Юдин, 1986). Красносерая (*Craseomys rufocanus*) и красная (*Myodes rutilus*) полевки употребляются лисицей реже (ч. в. = 27.0%, K = = 21.6%). В заповеднике доля полевок в рационе в теплый период года несколько ниже, чем в холодный период, что подтверждается обнаруженными различиями ($\chi^2 = 6.6$, df = 2, $p < 0.05$). Полевки составляют главный кормовой объект этого хищника и в других местах его ареала (Гептнер и др., 1967; Вайсфельд, 1985; Юдин, 1986; Захаров и др., 2016; Abe, 1975; Misawa, 1979; Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1992; Dell'Arte at al., 2007; Kidawa, Kowalczyk, 2011; Kondo, Shiraki, 2012; Drygala at al., 2013).

Мыши (восточноазиатская – *Apodemus peninsulae*, полевая – *Apodemus agrarius* и мышь-малютка – *Micromys minutus*), ондатра (*Ondatra zibethicus*), бурундук (*Tamias sibiricus*), белка (*Sciurus vulgaris*) редко поедаются лисицей (табл. 1). Но локально ондатра, где она обычна, может занимать заметную часть в питании лисицы. Так, на

Таблица 1. Встречаемость (ч. в., %) и значение кормов (К, %) в питании лисицы в холодный и теплый периоды года в северной и южной частях Большехехцирского заповедника

Объект питания	Северная часть				Южная часть			
	Ноябрь–март (n = 149)		Апрель–октябрь (n = 55)		Ноябрь–март (n = 118)		Апрель–октябрь (n = 61)	
	ч. в.	К	ч. в.	К	ч. в.	К	ч. в.	К
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Млекопитающие	94.0 (140)	92.0	69.1 (38)	60.2	98.3 (116)	96.1	83.6 (51)	67.3
Восточная полевка	34.9 (52)	30.0	32.7 (18)	24.5	76.3 (90)	66.5	52.5 (32)	39.5
Красносерая и красная полевки	42.3 (63)	37.5	5.4 (3)	2.6	23.7 (28)	14.1	14.7 (9)	13.7
Полевки, ближе не определены	2.0 (3)	2.0	1.8 (1)	1.4	–	–	1.6 (1)	0.5
Мыши	5.4 (8)	3.9	–	–	3.4 (4)	1.1	1.6 (1)	1.6
Грызун, ближе не определен	3.4 (5)	3.0	–	–	0.8 (1)	0.1	–	–
Ондатра	–	–	–	–	7.6 (9)	6.3	3.3 (2)	2.0
Бурундук	–	–	1.8 (1)	1.4	–	–	–	–
Белка	0.7 (1)	0.7	–	–	–	–	–	–
Амурский еж	1.3 (2)	0.1	10.9 (6)	6.1	–	–	1.6 (1)	0.1
Землеройки	2.7 (4)	0.5	–	–	3.4 (4)	1.8	3.3 (2)	2.1
Заяц-беляк	1.3 (2)	1.3	20.0 (11)	19.7	6.8 (8)	3.8	–	–
Азиатский барсук	0.7 (1)	0.7	–	–	0.8 (1)	0.1	1.6 (1)	0.5
Копытные	2.7 (4)	1.7	1.8 (1)	0.4	3.4 (4)	2.1	1.6 (1)	1.6
Млекопитающее, ближе не определено	12.1 (18)	10.6	5.4 (3)	4.1	1.7 (2)	0.2	8.2 (5)	5.7
Птицы	2.7 (4)	1.2	5.4 (3)	2.2	3.4 (4)	1.2	6.6 (4)	6.0
Воробьиные, ближе не определены	1.3 (2)	0.3	5.4 (3)	2.2	–	–	3.3 (2)	3.3
Утки, ближе не определены	–	–	–	–	–	–	1.6 (1)	1.6
Рябчик	1.3 (2)	0.9	–	–	0.8 (1)	0.1	–	–
Фазан	–	–	–	–	1.7 (2)	1.0	–	–
Птица, ближе не определена	–	–	–	–	0.8 (1)	0.1	1.6 (1)	1.1
Яйца птиц	0.7 (1)	0	–	–	–	–	1.6 (1)	0.2
Пресмыкающиеся	–	–	–	–	–	–	1.6 (1)	0.1
Земноводные	0.7 (1)	0	–	–	–	–	–	–
Икра лягушек	–	–	1.8 (1)	0.5	–	–	–	–
Рыбы	–	–	–	–	0.8 (1)	0.8	1.6 (1)	0.8
Насекомые	–	–	7.3 (4)	2.7	–	–	21.3 (13)	10.7
Домашние животные	8.0 (12)	5.2	38.2 (21)	29.6	0.8 (1)	0.8	1.6 (1)	0.5
Растения	2.0 (3)	0.8	9.1 (5)	3.5	2.5 (3)	1.0	24.6 (15)	13.6
Листья и стебли злаков, осок	1.3 (2)	0.7	7.3 (4)	3.4	1.7 (2)	0.4	6.6 (4)	1.0
Плоды, семена	2.0 (3)	0.1	1.8 (1)	0.1	0.8 (1)	0.6	18.0 (11)	12.6
Несъедобные включения	2.7 (4)	0.8	1.8 (1)	1.3	1.7 (2)	0.1	1.6 (1)	0.8

Примечания. В скобках – абсолютное число, n – число экскрементов (всего n = 383).

основе анализа экскрементов ($n = 29$), собранных в охранной зоне у южной границы заповедника в окрестностях старичного оз. Кривое (левобережная долина равнинной р. Чирки) в феврале 2008 г., выяснилось, что ондатра составляла существенную долю рациона лисицы (ч. в. = 17.2%, К = 13.1%). Ондатра отмечена в питании лисицы только на южном участке заповедника, где есть условия для постоянного обитания этого грызуна. Чаще ондатра преследуется в холодный период года (табл. 1). Там, где численность ондатры высока, она стала главным пищевым объектом лисицы зимой, например, в Якутии (Ревин, 1976; Седалищев, Однокурцев, 2013) и Северном Казахстане (Третьяк, 1955).

Насекомоядные относятся к второстепенным пищевым объектам лисицы и преследуются в любое время года. Из них амурский еж (*Erinaceus amurensis*) в основном добывается лисицей в теплое время года (табл. 1). Примечательно, что в экскрементах лисиц, собранных в заповеднике в мае 2008 г. у выводковой норы, были обнаружены шерсть и кости ежа, но отсутствовали иглы, хотя, как правило, они содержатся в фекалиях. Около норы лежали останки ежа (вывернутая наизнанку шкурка с головой), съеденного лисицами с брюшной стороны. Шкурка была не тронута там, где располагались иглы. Здесь же обнаружен мертвый еж, погибший во время зимней спячки, но лисицы не интересовались им. В заповеднике значение ежа в ее питании заметно больше, чем указывалось для других районов юга российского Дальнего Востока (Юдин, 1986).

Значение землероек в питании лисицы в заповеднике было низким (табл. 1). Возможно, они добывались ею чаще, чем регистрируется при разборе экскрементов, потому что лисица могла выедать настолько незначительные части тел землероек, что остатки в фекалиях невозможно было зафиксировать. Например, в декабре 2010 г. на левом берегу р. Чирки (охранная зона заповедника) чуть выше устья ее правого притока – р. Цыпы – у убитой большой белозубки (*Crocidura lasiura*) лисица откусила голову и съела только ее мозговую часть. Это подтверждает, что землеройки не привлекательная пища для лисицы. Из других землероек, которых в большинстве случаев по остаткам определить невозможно, среди жертв лисицы отмечены средняя (*Sorex caecutiens*) и крупнозубая (*Sorex daphaenodon*) бурозубки.

Заяц-беляк (*Lepus timidus*) – привлекательный пищевой объект лисицы, но, в основном, не играет существенной роли в ее питании. Лишь в теплое время года в северной части заповедника он занимал значительное место (табл. 1). Вероятно, это объясняется тем, что подавляющее количество экскрементов за этот сезон было собрано у норы № 1 в апреле–июне 2008 г., где обитал выводок лисицы, одной из главных жертв которого был заяц-беляк (рис. 2). Возросшая численность зайцев в районе проживания выводка, очевидно, способствовала специализации самки лисицы на их добыче.

Копытные (изюбрь – *Cervus elaphus xanthopygus*, сибирская косуля – *Capreolus pygargus*, кабан – *Sus scrofa*) и азиатский барсук (*Meles leucurus*), отмеченные в питании лисицы – это погибшие по разным причинам животные (павшие от голода, добытые хищниками). Их доля в рационе была невелика. Лисица посещала трупы копытных круглогодично, но чаще в ноябре–марте (табл. 1). Использует этот вид корма лисица главным образом в период, когда численность или доступность основных жертв низка (Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1992).

Найдены существенные различия по значению разных видов млекопитающих в питании лисицы в северной и южной частях заповедника ($\chi^2 = 28.1$, df = 13, $p < 0.01$).

Птицы составляют небольшую долю в питании лисицы в заповеднике (ч. в. = 3.9%, К = 2.1%). На них она охотится круглый год, но в теплый период несколько чаще (табл. 1), хотя статистически это не подтвердилось ($\chi^2 = 6.2$, df = 4, $p > 0.10$). Преимущественно лисицей добываются мелкие воробьиные птицы, но в течение ноября–марта она предпочитает нападать на более крупных птиц – фазанов (*Phasianus colchicus*) и рябчиков (*Tetrastes bonasia*) (табл. 1). Лисица достает их, когда они ночуют под снегом. Дважды в экскрементах отмечена скорлупа яиц.

Пресмыкающиеся, земноводные, рыбы и икра лягушек – второстепенные корма. Рыбы активно используются лисицей в пищу в определенных частях ареала, где они легкодоступны и в большом количестве, например на Курильских о-вах (Воронов, 1974).

Лисица редко кормится насекомыми, однако локально они могут играть существенную роль в ее питании, но лишь в теплое время года (табл. 1). Так, на южном участке заповедника вдоль правого берега р. Уссури и по обочинам дорог в правобережной долине этой реки высока численность прямокрылых (Orthoptera), в частности саранчовых (Acrididae), где, в основном, лисицы и ловят их (ч. в. = 16.4%, К = 6.5%), реже поедаются жуки (Coleoptera) (ч. в. = 11.5%, К = 4.0%). Насекомые, которых не удалось определить, отмечены один раз (ч. в. = 1.6%, К = 0.2%). В северной части заповедника насекомые в рационе лисицы встречаются намного реже (табл. 1), что оказалось стати-

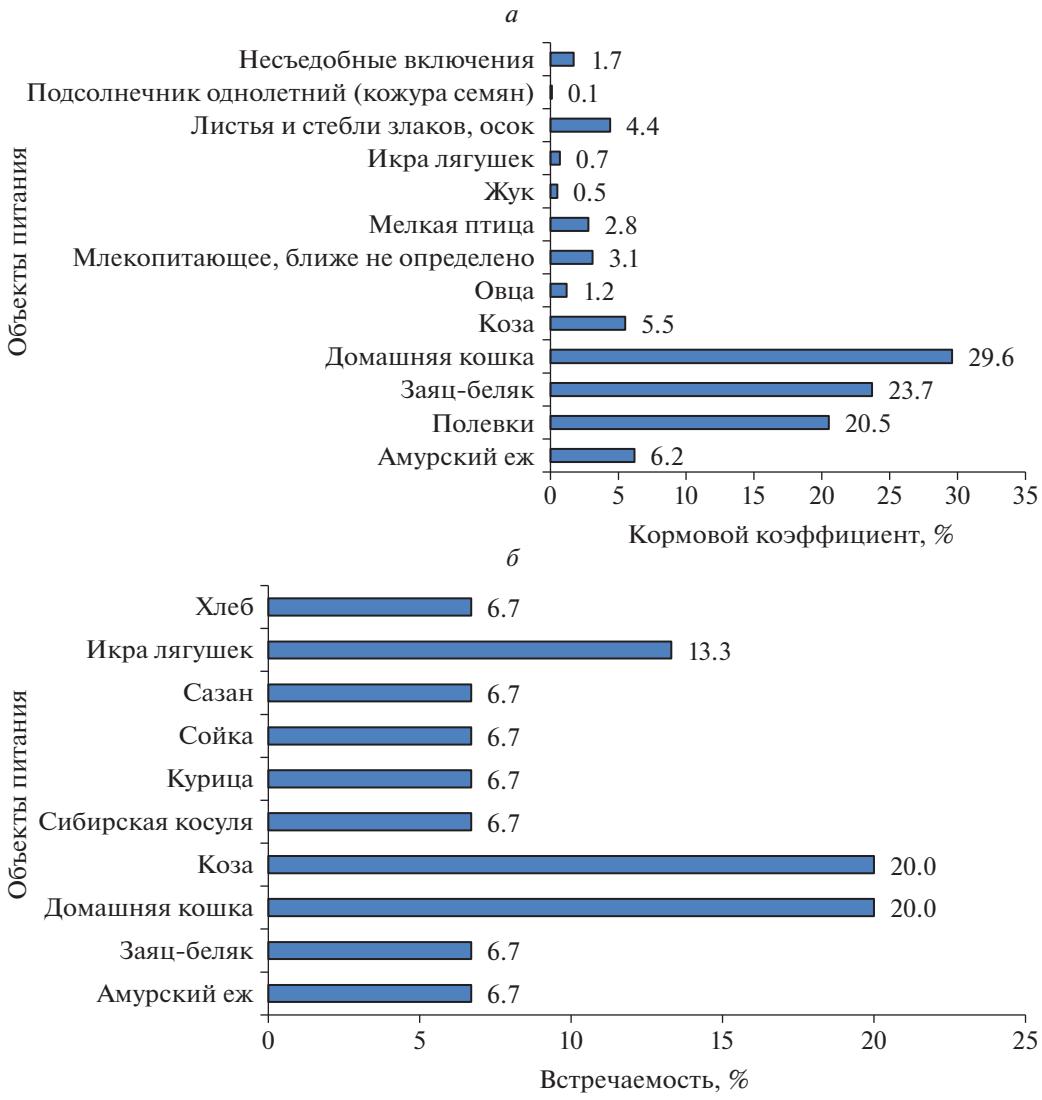


Рис. 2. Значение кормов в питании выводка лисицы из норы № 1 в северной части Большехехцирского заповедника с апреля по июнь 2008 г. по анализу экскрементов, $n = 42$ (*а*), и остаткам пищи, $n = 15$ (*б*).

стически значимым ($\chi^2 = 19.3$, df = 3, $p < 0.001$). Из них отмечены жуки (ч. в. = 3.6%, К = 0.5%) и медведки (*Gryllotalpa orientalis*) (ч. в. = 3.6%, К = = 2.2%). Среди жуков зарегистрированы жужелицы (Carabidae), пластинчатоусые (Scarabaeidae), мертвоеды (Silphidae), долгоносики (Curculionidae), водолюбы (Hydrophilidae) и златки (Buprestidae).

Домашние животные и их трупы поедаются лисицей круглогодично, но преимущественно в теплый период года в северной части заповедника (это подтвердилось статистически – $\chi^2 = 23.8$, df = 3, $p < 0.001$), к которой примыкают населенные пункты (табл. 1). Из них в экскрементах лисицы в это время чаще отмечались остатки кошки (*Felis catus*) (ч. в. = 27.3%, К = 22.7%). В холодный период года этот вид регистрировался в рационе лисицы лишь дважды. Эта разница объясняется тем, что с наступлением весны отдельные особи кошки заходят в заповедник из ближайших населенных пунктов и нередко живут здесь в течение апреля–октября и могут становиться жертвами лисиц. Например, останки трех животных регистрировались в апреле–июне 2008 г. у выводковой норы лисицы (№ 1), расположенной примерно в 1 км от с. Бычиха (рис. 2). Как правило, кошки с приходом холодов и установлением постоянного снежного покрова возвращались к человеку. Поэтому они чаще становились жертвами лисиц в теплое время года. Не исключено, что лисицы могли добывать кошек и на окраинах насе-

ленных пунктов. Так, у норы № 1, в которой в апреле–июне 2008 г. обитал выводок лисицы, в феврале 2009 г. обнаружены останки съеденной лисицей кошки, очевидно, пойманной у с. Бычиха. Из других домашних животных лисица иногда нападает на куриц (*Gallus gallus*) и поедает постоянно выбрасываемые человеком в окрестностях заповедника трупы коз (*Capra hircus*), овец (*Ovis orientalis*), собак (*Canis familiaris*). В холодное время 2005–2007 годов лисицы неоднократно съедали останки собак (четыре случая), убитых тигрицей в ближайших к заповеднику и заказнику "Хехцир" населенных пунктах. Нередко следы лисиц тянулись к местам трапез тигрицы по ее волокам в снегу, оставленным телами добытых ею собак.

В южной части заповедника, в отличие от северной, домашние животные в питании лисицы регистрировались редко (табл. 1). Однако все экскременты ($n = 9$), в которых обнаружены остатки домашних животных (собак) (ч. в. = 22.2%, К = = 14.4%), собраны только на юго-восточной окраине заповедника, к которой примыкает с. Чирки (рис. 1). Также вдоль ее границы пролегают железнодорожная и автомобильная магистрали Хабаровск–Владивосток. Эти причины определили доступность домашних животных и их трупов для лисицы в этом месте. На остальной территории южной части заповедника и прилегающей к ней охранной зоне эти источники пищи не использовались, потому что были недоступны из-за удаленности населенных пунктов. Это подтверждается также данными состава рациона двух выводков лисицы (норы № 2 и 3, удаленные на расстояние 10–13 км от ближайших селений). Останки их жертв принадлежали только диким животным: свиристель (*Bombycilla garrulus*), фазан, белка, утка (до вида не определена). Также у норы № 3 было собрано 11 экскрементов, которые содержали остатки восточной полевки (ч. в. = = 90.9%, К = 80.0%), ондатры (ч. в. = 18.2%, К = = 10.9%) и травянистых растений (ч. в. = 27.3%, К = 9.1%). Эти данные существенно отличаются от показателей, полученных при анализе питания выводка лисицы из норы № 1 в северной части заповедника (рис. 2). В теплый период года домашние животные намного чаще встречаются в пище лисицы в северной части заповедника, чем на южном участке, что показывают различия ($\chi^2 =$ $= 39.9$, $df = 3$, $p < 0.001$), но в холодный период таких различий не отмечено ($\chi^2 = 1$, $df = 3$, $p > 0.20$).

Растения занимают незначительную часть в питании лисицы, хотя локально их значение может быть высоко в теплое время года (табл. 1). Так, в сентябре–начале октября 1992 г. при обильном урожае плодов груши уссурийской (*Pyrus ussuriensis*), упавших на землю, они существенно дополняли рацион лисицы (по 22 экскрементам, ч. в. = 50.0%, К = 35.1%) в лесах правобережной долины р. Уссури, где груша встречается чаще, чем на остальной территории заповедника. Из других растений в фекалиях лисицы отмечены остатки вегетативных частей осок и злаков (Cyperaceae, Poaceae), плодов винограда амурского (*Vitis amurensis*), сливы (*Prunus* sp.), подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus*), семян кедра корейского (*Pinus koraiensis*). Плоды культурных растений (подсолнечник, слива) подбирались на свалках только у северной (табл. 1) и юго-восточной границ заповедника (по 9 экскрементам, ч. в. = 11.1%, К = 7.8%) круглогодично. Плоды дикорастущих растений в питании лисицы в южной части заповедника отмечались достоверно чаще ($\chi^2 = 7.1$, $df = 2$, $p < 0.05$), чем в северной.

Несъедобные включения – это предметы, которые попадают в пищеварительный тракт лисицы при поедании другой пищи. Иногда они могут занимать заметный объем экскремента. К ним относятся хвоинки, травинки, фрагменты листьев, хитина насекомых, целлофана, полиэтиленовой обертки от продуктов питания, бумаги, фольги, ткани, стекло и др. Некоторые из перечисленных предметов (целлофан, полиэтиленовая обертка от колбасы, бумага, фольга, кусочки ткани) съедались лисицей на свалках случайно с упакованными в них различными пищевыми отходами. Например, у выводковой норы № 1 был найден полиэтиленовый пакет с останками сазана (*Cyprinus carpio*), который принесла самка лисицы. Несъедобные включения, попавшие с остатками пищевых отходов, в экскрементах лисиц отмечались в северной части заповедника (табл. 1) и на юго-восточной окраине его южного участка (по 9 экскрементам, ч. в. = 11.1%, К = 1.1%), вблизи которых расположены населенные пункты.

Рационы лисиц в теплый и холодный периоды года значительно различались, как в северной ($\chi^2 = 37.9$, $df = 8$, $p < 0.001$) так и в южной ($\chi^2 =$ $= 40.9$, $df = 8$, $p < 0.001$) частях заповедника.

Питание лисицы в сельскохозяйственном ландшафте (сопредельная с заповедником территория). В холодное время года на сельскохозяйственных землях, расположенных к югу от заповедника в междуречье Кия–Чирки, полевки (особенно восточная) – основные жертвы лисицы (рис. 3). Также большую долю рациона занимают мыши рода *Apodemus*, что значительно превышает соответствующие показатели в заповеднике ($\chi^2 = 34.9$, $df = 1$, $p < 0.001$) (табл. 1, рис. 3). Из них главный пищевой объект, очевидно, полевая мышь, потому что это многочисленный вид сельскохозяй-

Рис. 3. Значение кормов в питании лисицы в холодное время года в сельскохозяйственном ландшафте (по анализу экскрементов, $n = 33$).

ственного ландшафта (Долгих и др., 1993). Шерсть лисицы отмечена в экскрементах лисиц, попавших в капканы и поедавших свои замерзшие лапы. Например, в январе 1997 г. в окрестностях с. Киинск, в желудке самки лисицы, попавшей в капкан, была найдена кожа и шерсть с ее погрызенной лапы. Лисица употребляет в пищу трупы енотовидных собак, погибших в капканах, и останки косуль, брошенные охотниками после разделки туш. Возможно, она могла нападать и на живых енотовидных собак, попавших в капканы. Из домашних животных в экскрементах отмечены только остатки курицы (рис. 3), но в желудках двух лисиц, добытых охотниками в январе 1997 г. и ноябре 2009 г., обнаружены полевая мышь, овес посевной (*Avena sativa*) (стебли, листья, семена), шерсть собаки и перья курицы. Кроме того, дважды (ноябрь 2001 г. и март 2006 г.) лисицы поедали трупы домашних свиней (*Sus scrofa*), выброшенные недалеко от сел Киинск и Черняево. В сельскохозяйственном ландшафте падаль домашних животных доступна им и в теплое время года. Так, желудок самца лисицы, сбитого автомобилем в конце мая 2007 г. в окрестностях с. Корсаково–1, расположенного в 7 км к северу от заповедника, был заполнен остатками свиньи и злаками.

Из растений в питании лисицы в сельскохозяйственном ландшафте отмечены листья и стебли злаков (включая овес) и осок, а также плоды сои культурной (*Glycine max*) и штокрозы обыкновенной (*Alcea rosea*) (рис. 3). Значение штокрозы (ч. в. = 3.0%, К = 0.3%) незначительно. Возможно, ее плоды были съедены случайно вместе с другой пищей. Соя поедалась в больших количествах (ч. в. = 39.4%, К = 14.1%). Значение плодов культурных растений в питании лисицы в холодный период года заметно выше в сельскохозяйственном ландшафте, чем в заповеднике ($\chi^2 = 19.9$, $df = 1$, $p < 0.001$). Зерна овса в экскрементах и содержимом одного желудка присутствовали в очень небольшом количестве, поэтому в состав кормов не включены. При этом объем листьев и стеблей овса среди прочих включений в желудке лисицы достигал 80%. Очевидно, семена травянистых растений лисица может проглатывать случайно, когда она поедает их вегетативные части.

Также на сопредельной заповеднику территории лисица подбирает пищевые отходы, потому что среди несъедобных включений в экскрементах отмечены фрагменты полиэтиленовой упаковки от продуктов питания.

В целом, рационы лисиц в холодный период года в заповеднике и в сельскохозяйственном ландшафте значительно различались ($\chi^2 = 41.5$, $df = 7$, $p < 0.001$).

Использование антропогенной пищи характерно не только для южного Приамурья, но и для юга Приморского края. Так, в 25 экскрементах, собранных автором в июне 2013 г. в окрестностях сел Кайгановка и Каменушка, домашние животные (кошка, собака) составляли заметную долю рациона лисицы (ч. в. = 24.0%, К = 19.8%). Среди остальных объектов питания отмечены восточная (ч. в. = 20.0%, К = 17.4%), красная и красносерая полевки (ч. в. = 32.0%, К = 19.8%), бурундук (ч. в. = 4.0%, К = 4.0%), грызун (ближе не определен) (ч. в. = 4.0%, К = 3.2%), уссурийская могера

Mogera robusta (ч. в. = 4.0%, К = 3.6%), пятнистый олень *Cervus nippon* (ч. в. = 4.0%, К = 4.0%), млекопитающее (ближе не определено) (ч. в. = 16.0%, К = 12.8%), птицы (ч. в. = 20.0%, К = 11.0%), земноводные (ч. в. = 4.0%, К = 2.0%), жужелицы (ч. в. = 8.0%, К = 0.4%), осоки и злаки (ч. в. = = 8.0%, К = 2.0%). Примечательна редкая находка в экскрементах лисицы остатков (шерсть, фрагменты костей верхней части черепа, половинка нижней челюсти и зубы) уссурийской могеры. О добыче ее лисицами в Приморском крае ранее упоминалось один раз (Охотина, 1966).

Набор антропогенной пищи (кошка, трупы собак и домашних копытных, птицы, культурные растения, пищевые отходы) сходен в разных частях ареала лисицы – от Дальнего Востока (Abe, 1975; Misawa, 1979; данные автора) до Европы (Сидорович и др., 2008, 2008a; Doncaster et al., 1990; Gołdyn et al., 2003; Jankowiak et al., 2008; Panzacchi et al., 2008; Kidawa, Kowalczyk, 2011; Drygala et al., 2013). При этом различия заметны лишь в значимости каждого из этих видов кормов и зависят, вероятно, от их доступности. Например, по данным автора, лисицей поедались, в основном, кошки и трупы собак и домашних копытных на отдельных участках Большехехцирского заповедника и соя на сельскохозяйственных землях. В сельскохозяйственных ландшафтах разных районов Польши среди подобной пищи преимущественно употреблялись или пищевые отходы (Gołdyn et al., 2003), или домашние птицы (Jankowiak et al., 2008). В городе Оксфорд и его пригородах (Англия) пищевые отходы были главным компонентом рациона лисиц (Doncaster et al., 1990).

ВЫВОДЫ

В южном Приамурье, как в естественных, так и в измененных человеком биотопах, лисица активно использует любую доступную пищу, но основа ее питания – млекопитающие, преимущественно полевки. Из них лисица избирательно добывает восточную полевку. Другие млекопитающие гораздо реже поедаются лисицей, но местами, например ондатра, могут составлять заметную долю ее рациона. Птицы, плоды дикорастущих растений – дополнительные корма лисицы. Пресмыкающиеся, земноводные, рыбы, насекомые – второстепенные пищевые объекты. Но насекомые локально в теплое время года могут иметь существенное значение в питании.

Антропогенная пища (домашние животные и их трупы, культурные растения, пищевые отходы) локально составляет неотъемлемую часть рациона и играет дополнительную роль в питании лисицы, но в отдельных случаях значение этого корма может сильно увеличиваться.

Чем дальше лисица обитает от населенных пунктов и территорий, преобразованных хозяйственной деятельностью человека, тем реже в рационе этого вида отмечается антропогенная пища, из-за снижения ее доступности.

Очевидно, использование антропогенной пищи лисицей характерно для освоенных человеком районов юга российского Дальнего Востока. Это предположение подтверждается приведенными данными из южной части Приморского края.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен за помощь в сборе материала А.М. Долгих, А.Б. Наземных (Большехехцирский заповедник), А.Ю. Олейникову (ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск), В.Г. Безбородову (АФ БСИ ДВО РАН, Благовещенск) и С.Н. Шереметьеву, за помощь в определении насекомых и мелких млекопитающих В.В. Дубатолову (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск) и А.М. Долгих, соответственно. Я признателен А.В. Остроухову (ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск) за содействие при составлении карты, а также В.А. Купцовой (ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск) за консультации по статистической обработке данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астафьев А.А., Зайцев В.А., Костоглод В.Е., Матюшкин Е.Н., 1982. Хищные – Carnivora // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. М.: Наука. С. 226–255.

Бабурин А.А., Васильев Н.Г., 1986. Растительность // Флора и растительность Большехехцирского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 184–209.

Бромлей Г.Ф., Васильев Н.Г., Харкевич С.С., Нечаев В.А., 1977. Растительный и животный мир Уссурийского заповедника. М.: Наука. 173 с.

Вайсфельд М.А., 1985. Красная лисица // Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука. С. 73–115.

Васильев Н.Г., Матюшкин Е.Н., Купцов Ю.В., 1985. Большехехцирский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Дальнего Востока СССР. М.: Мысль. С. 130–146.

Воронов В.Г., 1974. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, Ленинградское отделение. 164 с.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г., 1967. Млекопитающие Советского Союза. Морские коровы и хищные. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа. 1004 с.

Дарман Ю.А., 1990. Млекопитающие Хинганского заповедника. Благовещенск: АмурКНИИ ДВО АН СССР. 164 с.

Долгих А.М., Черных П.А., Ткаченко К.Н., 1993. Млекопитающие // Флора и фауна заповедников. Вып. 53. Позвоночные животные Большехехцирского заповедника (Аннотированные списки видов). М.: ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова РАН. С. 45–55.

Жарков И.В., Теплов В.П., Тихвинский В.И., 1932. Материалы по питанию лисицы (*Vulpes vulpes*) в Татарской республике // Работы Волжско-Камской зональной охотничье-промысловой биологической станции. Вып. 2. Казань. С. 14–22.

Животченко В.И., Шалдыбин С.Л., Олигер Т.И., Валова З.Г., Васильев Н.Г. и др., 1989. Лазовский заповедник. М.: Агропромиздат. 206 с.

Захаров Е.С., Сафронов В.М., Корякина Л.П., Сметанин Н.Н., 2016. Экология лисицы (*Vulpes vulpes*) в бассейне среднего течения р. Лены // Экология. № 4. С. 300–306.

Иванова Г.И., 1962. Сравнительная характеристика питания лисицы, барсука и енотовидной собаки в Воронежском заповеднике // Ученые записки Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина. № 186. С. 212–222.

Казаринов А.П., 1973. Фауна позвоночных Большехехцирского заповедника // Зоогеография. Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 11. Хабаровск. С. 3–29.

Охотина М.В., 1966. Дальневосточный крот и его промысел. М.: Наука. 136 с.

Плохинский Н.А., 1980. Алгоритмы биометрии. М.: изд-во Моск. университета. 150 с.

Ревин Ю.В., 1976. Характер питания лисицы в зоне высокой численности ондатры (Колымско-Индигирская низменность) // Вестник зоологии. № 3. С. 3–8.

Седалищев В.Т., Однокурцев В.А., 2013. К экологии обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L. 1785) Якутии // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 15. № 3 (7). С. 2218–2223.

Ткаченко К.Н., 2009. Кошачьи (Carnivora, Felidae) Большехехцирского заповедника // Амурский зоологический журнал. Т. 1. № 3. С. 275–280.

Третьяк П.Е., 1955. Лиса и ондатра // Природа. № 8. С. 114–115.

Юдин В.Г., 1984. Отряд хищные // Млекопитающие Зейского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 76–107.

Юдин В.Г., 1984а. Отряд хищные // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель. М.: Наука. С. 216–316.

Юдин В.Г., 1986. Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 284 с.

Сидорович А.А., Сидорович В.Е., Красько Д.А., 2008. Изменение в структуре рациона лисицы обыкновенной *Vulpes vulpes* в экологически емком лесном комплексе в связи с интенсификацией рубок леса // Весці нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. № 1. С. 102–108.

Сидорович А.А., Сидорович В.Е., Трусилова Ю.А., 2008а. Изменение в структуре рациона лисицы обыкновенной *Vulpes vulpes* в экологически бедном лесном комплексе в связи с интенсификацией рубок леса // Весці нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. № 2. С. 87–92.

Abe H., 1975. Winter food of the red fox, *Vulpes vulpes schrencki* Kishida (Carnivora: Canidae), in Hokkaido, with special reference to vole populations // Applied Entomology and Zoology. V. 10. № 1. P. 40–51.

Dell'Arte GL., Laaksonen T., Norrdahl K., Korpimäki E., 2007. Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey // Acta oecologica. V. 31. P. 276–281.

Doncaster C.P., Dickman C.R., MacDonald D.W., 1990. Feeding ecology of red foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Oxford, England // Journal of Mammalogy. V. 71. № 2. P. 188–194.

Drygala F., Werner U., Zoller H., 2013. Diet composition of the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and the native red fox (*Vulpes vulpes*) in north-east Germany // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. V. 24. № 2. P. 190–194.

Gołdyn B., Hromada M., Surmacki A., Tryjanowski P., 2003. Habitat use and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in an agricultural landscape in Poland // Zeitschrift fuer Jagdwissenschaft. V. 49. № 3. P. 191–200.

Jankowiak L., Antczak M., Tryjanowski P., 2008. Habitat use, food and the importance of poultry in the diet of the red fox *Vulpes vulpes* in extensive farmland in Poland // World Applied Sciences Journal. V. 4. № 6. P. 886–890.

Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., 1992. Foragmg and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to vanable food resources in Bialowieza National Park, Poland // Ecography. V. 15. № 2. P. 212–220.

Kidawa D., Kowalczyk R., 2011. The effects of sex, age, season and habitat on diet of the red fox *Vulpes vulpes* in northeastern Poland // Acta Theriologica. V. 56. P. 209–218.

Kondo A., Shiraki S., 2012. Preferences for Specific Food Species of the Red Fox *Vulpes vulpes* in Abashiri, Eastern Hokkaido // Mammal Study. V. 37. № 1. P. 43–46.

Misawa E., 1979. Change in the food habits of the red fox, *Vulpes vulpes schrencki* Kishida according to habitat conditions // The Journal of the Mammalogical Society of Japan. V. 7. № 5–6. P. 311–320.

Panzacchi M., Linnell J.D.C., Serrao G., Eie S., Odden M. et al., 2008. Evaluation of the importance of roe deer fawns in the spring–summer diet of red foxes in southeastern Norway // Ecological Research. V. 23. P. 889–896.

NUTRITION OF THE RED FOX (*VULPES VULPES*) IN THE BOL'SHEKHEKHTSIRSKY NATURE RESERVE AND ITS ENVIRONS, SOUTHERN AMUR REGION

K. N. Tkachenko*

Institute of Water and Ecology Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, 680000 Russia
**e-mail: carnivora64@mail.ru*

The diet of the red fox (*Vulpes vulpes* L. 1758) was studied in 1990–1993, 1996–2000 and 2005–2013 in the southern Amur region, the Bol'shekhekhtsirsky Nature Reserve and its adjacent territories taken as an example. Inside the nature reserve, the general range of red fox food is extensive, but the basis of the diet is mammals, in particular voles (frequency of occurrence (f.o.) = 71.0%, food ratio (F) = 64.5%). Birds and wild plants (fruits) are additional food sources for the red fox, while reptiles, amphibians, fish and insects are secondary ones. However, the fruits of wild plants and insects can locally make up a significant portion of the diet in the warm season (April–October). Anthropogenic food (domestic animals and their corpses, cultivated plants, food dumps) mainly play no significant roles in the diet of the red fox in the nature reserve. But in places that are closely adjacent to human settlements, domestic animals and their corpses (cats, dogs, livestock, chickens) are of great importance (f.o. = 38.2%, F = 29.6%) in its diet in the warm season. In the cold season, in the agricultural landscapes south of the nature reserve mice (f.o. = 33.3%, F = 24.8%), along with voles (f.o. = 45.4%, K = 33.9%), are one of the main food items for the red fox among mammals, this being very different from the corresponding indicators inside the nature reserve. Red foxes often consume fruits of cultivated plants, especially soybeans (f.o. = 39.4%, F = 14.1%). In the vicinity of settlements in the southern Primorsky Krai, among the food items, as well as during the warm season, domestic animals and their corpses (f.o. = 24.0%, F = 19.8%) are often found in the diet. Anthropogenic food in the southern Amur region locally forms an integral part of the diet of the red fox and plays additional roles in its nutrition, but in some cases the value of this food can greatly increase. The more remote the site of a red fox habitat from settlements, the less the share of such food in its diet. Apparently, the use of anthropogenic food by the red fox is characteristic of the regions of the southern Russian Far East that have been developed by man.

Keywords: red fox, *Vulpes vulpes*, diet, anthropogenic food, southern Amur region, Bol'shekhekhtsirsky Nature Reserve

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 1, с. 79–103

УДК 599.742.712(571.6);502.1;574.1

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ АМУРСКОГО ТИГРА (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ АРЕАЛА

© 2021 г. В. В. Рожнов[a], *, С. В. Найденко[a], Х. А. Эрнандес-Бланко[a], М. Д. Чистополова[a], П. А. Сорокин[a], А. А. Ячменникова[a], Е. Ю. Блидченко[b], А. Ю. Калинин[c], В. А. Кастрикин[d]

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

[b]*Национальный парк "Земля леопарда", Владивосток, 690068 Россия*

[c]*Государственный природный заповедник "Бастак", Биробиджан, 679014 Россия*

[d]*Хинганский государственный природный заповедник, п. Архара, 676740 Россия*

**e-mail: rozhnov.v@gmail.com*

Поступила в редакцию 17.05.2020 г.
После доработки 19.08.2020 г.
Принята к публикации 26.08.2020 г.

Проанализированы результаты выпуска на северо-западе ареала амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) специально подготовленных к жизни в дикой природе тигрят: формирование ими участков обитания и пространственной структуры группировки, способность добывать естественные корма и питание ими, реакция на антропогенную инфраструктуру ландшафта и репродуктивные отношения выпущенных тигров. Показано, что молодые тигры успешно адаптировались к жизни в природе, сформировали естественную для вида пространственную структуру популяции, питаются естественными кормами, не создают конфликтные ситуации, самки неоднократно приносили потомство, которое успешно расселяется на этом участке ареала. Таким образом, на северо-западе ареала амурского тигра, где в 1970-х гг. вид был уничтожен, воссоздана его группировка, общая численность которой в настоящее время составляет не менее 20 особей. В основе воссоздания группировки амурского тигра лежит примененная Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН технология реабилитации и подготовки к жизни в природе тигрят-сирот.

Ключевые слова: амурский тигр, *Panthera tigris altaica*, реабилитация, реинтродукция, воссоздание группировки, освоение пространства, участок обитания, GPS телеметрия, фотоловушки, питание, размножение

DOI: 10.31857/S0044513421010074

Амурский тигр (*Panthera tigris altaica* (Temminck 1844)) исторически был распространен довольно широко (рис. 1), его ареал охватывал Северо-Восточный Китай, Приморский край, юг Хабаровского края, Еврейскую автономную и Амурскую области, отдельные звери доходили до Забайкалья (Слудский, 1966; Юдин, Юдина, 2009). За прошедшие сто лет ареал амурского тигра в России сократился и стал мозаичным.

На северо-западе своего ареала, в горах Малого Хингана тигр встречался часто, в Большом Хингане – весьма редко; отсюда он периодически проникал в восточную часть Забайкалья (Байков, 1927). В начале XX в. тигр населял Амурскую обл., Еврейскую автономную обл., западную часть Хабаровского края, но в 1970-х гг. был там уничтожен. Изменения в распространении тигра в конце XIX–начале XX вв. и в период 1960-х гг. происходили очень быстро, что отмечали многие авторы. Если на левобережье Амура в 50–60-е гг. XX в. тигр встречался еще так же часто, как и в начале века, то в 1963–1964 гг. он практически исчез с территорий по среднему и верхнему течению Амура и из Малого Хингана (Абрамов К., 1960; Раков, 1965; Слудский, 1966, 1973; Абрамов В., 1970, 1974; Кучеренко, 1970, 1983, 1985; Казаринов, 1972, 1979; Абрамов В., Пикунов, 1976; Дунишенко, 1985).

Учет амурского тигра 2005 г. на территории России показал, что на северо-западе его ареала, в Еврейской автономной обл. и на юге Амурской обл., обитал всего один взрослый самец (Капитонова и др., 2008; Полковникова, 2015). Существующие на этих территориях условия для жизни тигра, такие как практически не нарушенные местообитания, достаточно обильная его кормовая база (amurinfocenter.org/upload/iblock/421/fiz_geogr_kharakteristika_amura.pdf), а также на-

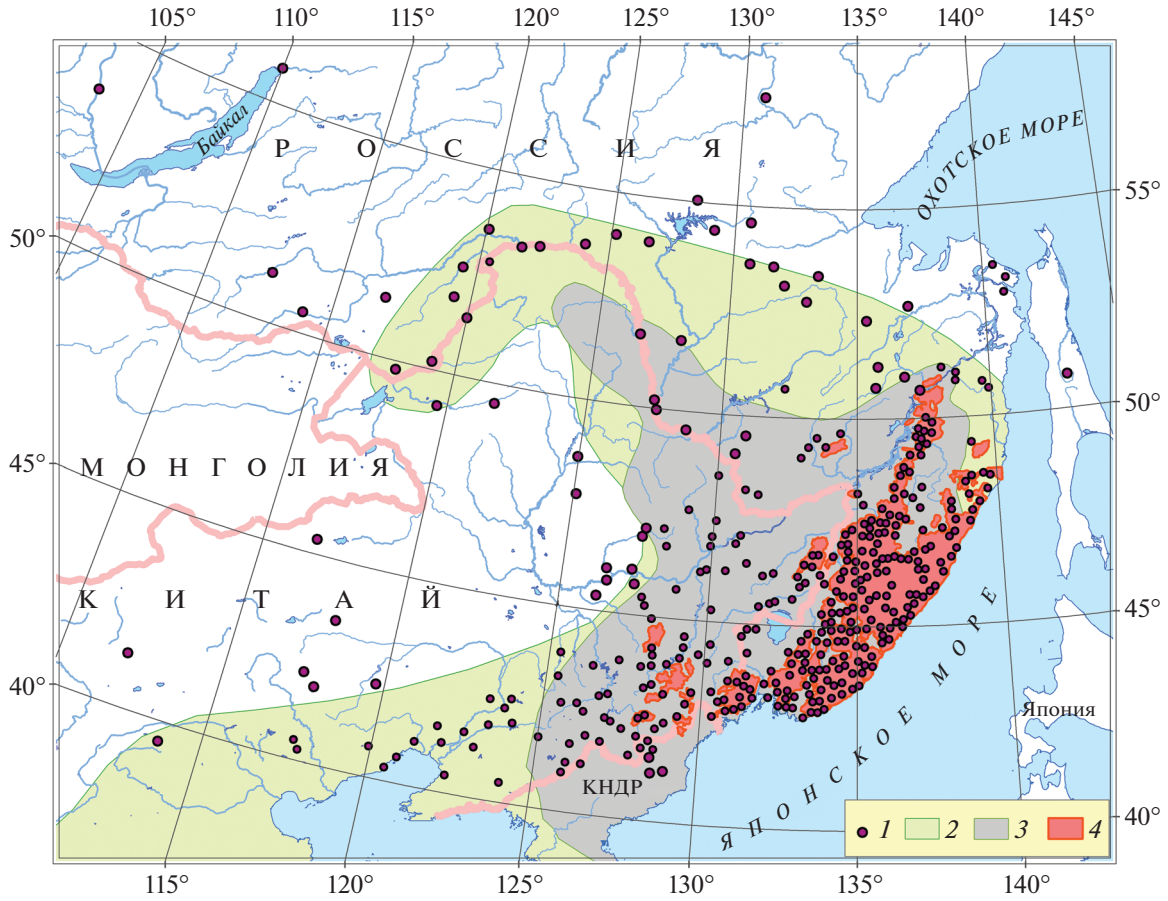


Рис. 1. Ареал амурского тигра: *1* – места встреч амурского тигра в историческое время (по данным литературы), *2* – исторический ареал амурского тигра (по: Гептнер, Слудский, 1972), *3* – границы ареала в конце XIX века (по: Гептнер, Слудский, 1972), *4* – современный ареал амурского тигра (по: Amur-Heilong River Basin Reader, 2008).

личие целого ряда особо охраняемых природных территорий разного уровня, определили возможность восстановления группировки тигра на этом участке его исторического ареала.

При увеличении численности амурского тигра можно было бы ожидать, что животные будут расселяться с территории Хабаровского края и самостоятельно заселять исторические местообитания на северо-западе ареала. Однако этот процесс может длиться десятилетиями. Более быстрый путь – реинтродукция тигра на участке ареала, где сейчас вид отсутствует, с последующим восстановлением на нем устойчивой группировки и последующим расселением особей из нее навстречу расселяющимся молодым животным из ныне существующей группировки на северо-востоке ареала.

Вопросы реинтродукции и связанная с ней терминология рассмотрены в Руководстве МСОП по реинтродукции (IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group, 1998; MacDonald, 2010), а также в специальном обзоре проблем сохранения редких видов (Флинт, 2004). Реинтродукцию можно осуществить путем транслокации (перемещения животных, отловленных в благополучной популяции, на место воссоздания популяции в историческом ареале) или путем выпуска животных, выращенных в неволе и специально подготовленных к жизни в дикой природе. Реинтродукция крупных хищных млекопитающих может считаться состоявшейся, если выпущенное животное успешно охотится в природе, выбрало себе участок обитания, избегает конфликтов с человеком и оставляет потомство.

Подобного рода работа по восстановлению популяции редкого вида, в том числе группировки амурского тигра, включает три ключевых этапа: (1) выбор места для восстановления популяции и его обследование, (2) подготовку животных для реинтродукции в специальном центре и (3) выпуск в природу и последующий мониторинг выпущенных животных разными методами.

В 2008 г. был начат проект Постоянно действующей экспедиции РАН по изучению животных

Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России “Изучение и сохранение амурского тигра на российском Дальнем Востоке”. Цель его – проведение научных исследований для сохранения амурского тигра, а одна из главных задач – восстановление вида на северо-западе ареала, где он был уничтожен в середине XX в. В проекте имеется несколько блоков, направленных на изучение (1) структуры ареала амурского тигра и распределение его потенциальных местообитаний, (2) перемещений животных и пространственной структуры популяции, (3) генетического разнообразия и популяционной структуры вида, (4) благополучия животных в природе.

В каждом из этих блоков используются соответствующие типы методов, такие как **дистанционные** (GPS-ошейники, фотоловушки), **неинвазивные** (анализ в экскрементах ДНК, метаболитов гормонов, остатков добычи, гельминтов) и **традиционные полевые** (измерение следов, тропление) методы (Рожнов и др., 2009, 2010, 2010а, 2011а, 2011б, 2012; Найденко и др., 2010, 2011; Сорокин и др., 2010; Эрнандес-Бланко и др., 2010, 2013; Гончарук и др., 2012; Hernandez-Blanco et al., 2015; Sorokin et al., 2016; Naidenko et al., 2018, 2019). Эти методы, обеспечивающие минимальное вмешательство в жизнь животных и минимальный ущерб их здоровью, нами обобщены и подробно рассмотрены в двух монографиях (Рожнов и др., 2018а; Rozhnov et al., 2019).

По результатам комплексных исследований разных аспектов биологии амурского тигра, включающих пространственную структуру популяции, репродуктивный статус и благополучие животных, онтогенез поведения, нами была разработана технология реабилитации и подготовки к возвращению в природу вынужденно изъятых из нее тигрят-сирот. Основой ее стали концепция и методология, разработанные Бадридзе (2003, 2016) на волках, с учетом опыта работ по реабилитации медвежат-сирот для выпуска в природу (Пажетнов В. и др., 1999; Пажетнов С., 2003, 2007; Скрипова, 2005). Ключевая идея методологии состоит в своевременном внесении конкретных релизеров в четко детерминированный возрастом сенситивный период на определенном этапе онтогенеза. Методология была адаптирована к особенностям биологии тигра, с учетом особенностей развития тигрят (Юдин, Юдина, 2009) и этапности онтогенеза поведения, характерного для этого вида (Blidchenko et al., 2015, 2015a, 2015b; Rozhnov et al., 2015, 2015a; Довгаль и др., 2016; Коренькова и др., 2016, 2016а; Штейман, Ячменникова, 2016; Ячменникова и др., 2017).

Местом выпуска реабилитированных тигрят стали охраняемые природные территории в Еврейской автономной и Амурской областях на северо-западе ареала амурского тигра. Проведенное нами обследование подтвердило, что местообитания тигра здесь не нарушены, кормовая база (кабан, изюбрь, косуля) достаточна для обитания этого хищника, а паразитологическая ситуация не вызывает опасений (Есаулова и др., 2010).

В настоящей статье приведены результаты исследований, базирующиеся на данных по освоению выпущенными молодыми тиграми пространства на этом участке ареала, а также результаты их реинтродукции – численность воссозданной группировки, данные о размножении выпущенных тигриц и принесенных ими выводках, сведения о питании тигров и об их взаимоотношениях с волками, отношение выпущенных тигров к объектам инфраструктуры, созданной руками человека.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа по восстановлению группировки амурского тигра на северо-западе ареала проведена нами путем выпуска вынужденно изъятых из природы тигрят, прошедших в неволе реабилитацию и специальную подготовку к жизни в дикой природе. Осиротевшие тигрята регулярно появляются в природе в результате гибели (по разным причинам) их матерей. Зачастую они становятся сиротами в возрасте 4–5 месяцев, что, как правило, соответствует снежному периоду года. В это время тигренок полностью зависит от матери и погибает без специальной заботы. Создав искусственные условия, можно подготовить таких тигрят к жизни в естественных условиях, сохранив их реакцию избегания человека, после чего выпустить на тех участках ареала, где сохранились местообитания и кормовая база, однако не сохранились тигры.

Предварительные работы по реабилитации, подготовке к выпуску и мониторингу выпущенных тигров

Первые четыре вынужденно изъятых из природы тигренка были выращены на Зоологическом стационаре Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ ДВО РАН) у В.Г. Юдина (с. Гайворон) и затем выпущены в природу в 2009 и 2010 гг. (Рожнов и др., 2011б, 2018) (табл. 1). Все тигрята перед выпуском во время ветеринарного осмотра были снабжены спутниковыми ошейниками-передатчиками с GPS-модулем.

Первый выращенный в неволе тигренок (самец *Олег*, вес 90 кг) был выпущен нами 16.09.2009 г. северо-восточнее заповедника “Уссурийский”

Таблица 1. Тигрята-сироты, выращивание которых велось на Зоологическом стационаре БПИ ДВО РАН у В.Г. Юдина (с. Гайворон)

Кличка тигренка	Пол	Дата изъятия	Место изъятия	Дата выпуска	Место выпуска	Результат выпуска
Олег	Самец	Зима 2008/2009	Охотхозяйство “Тигровое” (к СВ. от заповедника “Уссурийский” ДВО РАН)	16.09.2009	Охотхозяйство “Тигровое” (к СВ от заповедника “Уссурийский” ДВО РАН)	**Успешно** пережил первую зиму
Володя	Самец	Декабрь 2009	Автодорога Ольга-Кавалерово (Кавалеровский р-н, Приморский край)	27.09.2010	Национальный парк “Удэгейская легенда”	**Успешно** пережил первую зиму
Лазурина	Самка	Декабрь 2009	Автодорога Ольга-Кавалерово (Кавалеровский р-н, Приморский край)	27.09.2010	Национальный парк “Удэгейская легенда”	**Нет данных** Ошейник передавал сигналы в течение 6 суток
Таня	Самка	Февраль 2010	Уссурийский р-н, с. Нагорное в месте слияния рек Б. и М. Кроуновка	27.09.2010	Национальный парк “Удэгейская легенда”	**Погибла** Истощение на фоне инфекционного заболевания

Примечания. Самец *Володя* и самка *Лазурина* – детеныши из одного выводка.

ДВО РАН в верховьях р. Илистой, в 30–40 км от места его вынужденного изъятия из природы (рис. 2*А*). Ошейник (Sirtrack, Новая Зеландия) *Олега* был запрограммирован на передачу трех GPS-локаций в сутки каждые 8 ч через спутниковую систему Argos. Ошейник передавал данные 184 дня (до 18.03.2010 г.), нами были получены 76 локаций его местонахождения. За семь месяцев после выпуска в природу *Олег* освоил участок обитания площадью 1570 км^2 (MCP100%).

Осенью 2010 г. работы были продолжены в Национальном парке “Удэгейская легенда”, где 27.09.2010 г. выпустили трех тигрят – самца (*Володя* – вес 101 кг) и двух самок (*Таня* – 83 кг, *Лазури-*

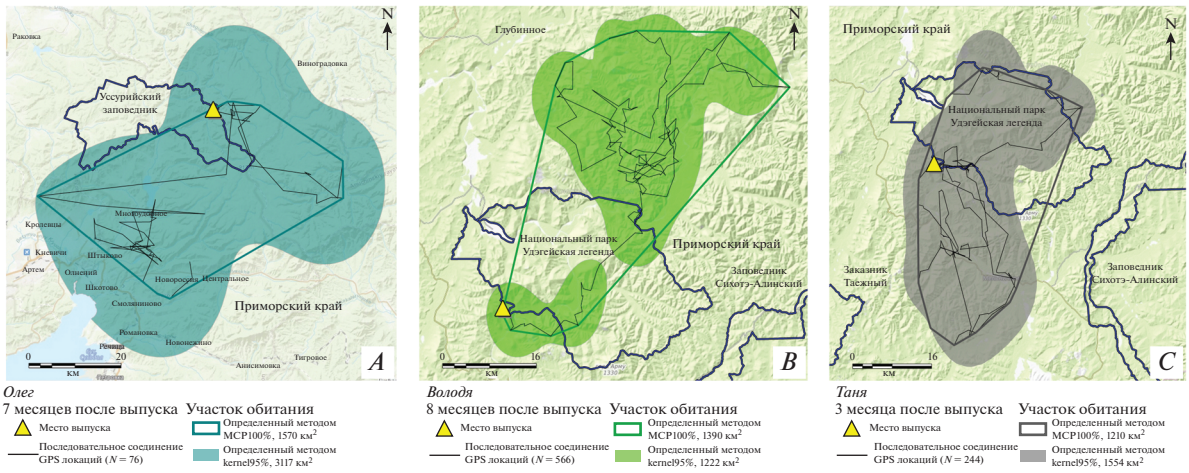


Рис. 2. Пути перемещений и участки обитания тигров, определенные на основании GPS-локаций ошейника: *Олега* в течение 7 месяцев после выпуска (*А*), *Володи* за 8 месяцев после выпуска (*В*) и тигрицы *Тани* за 3 месяца после выпуска (*С*).

на – 77 кг). Возраст всех тигрят при выпуске составлял около 12–13 месяцев.

Володя был снабжен ошейником компании Sirtrack (Новая Зеландия), который был настроен на передачу трех GPS-локаций каждые 8 часов через спутниковую систему Argos. Обе самки были снабжены ошейниками Pulsar (ЭС-ПАС, Россия), которые были запрограммированы на два периода работы в сутки: 06:00–12:00 и 18:00–00:00 (UTC +0) и передачу данных через спутниковую систему Argos. В эти периоды ошейники, после установления связи со спутником, определяли местоположение с помощью GPS-модуля и, пока находились в поле зрения спутника, отправляли сообщения с этими данными.

Ошейник тигра *Володи* в течение трех месяцев (с 27.09.2010 г. по 01.01.2011 г.) передал 183 локации, после чего перестал их передавать (на месте последней локации были обнаружены останки крупного кабана), но спустя три года он был обнаружен в тайге расстегнутым, что могло произойти только в результате срабатывания его самосброса. Осмотр ошейника показал, что антенна передачи данных получила серьезные повреждения (возможно, в ходе добычи кабана), которые стали причиной прерывания связи со спутником. GPS-модуль при этом продолжал работать и накопил данные о перемещении тигра в течение почти пяти месяцев после этих событий (последняя локация датируется 24.05.2011 г.), после чего перестал работать. Из блока модуля ошейника было скачано 566 накопленных им локаций (373 после последней полученной дистанционно). Этот факт свидетельствует о том, что тигр, вероятно, благополучно дожил до лета 2011 г., что дополнительно подтверждает успешность выпуска. Примечательно, что во время полноценной работы (до поломки антенны) ошейник передал всего на 13 локаций меньше того, что было обнаружено в памяти ошейника за этот период. За время передачи данных передатчиком (три месяца) *Володя* освоил участок площадью около 900 км^2 (MCP100%), а за восемь месяцев после выпуска в природу площадь его участка обитания составила 1390 км^2 (MCP100%) (рис. 2*B*).

От тигрицы *Тани* за три месяца ее прослеживания – с 27.09.2010 г. по 26.12.2010 г. получено 324 локации, она освоила площадь около 1210 км^2 (MCP100%) (рис. 2*C*). 22.12.2010 г. зарегистрирована ее гибель на берегу р. Б. Уссурка. Вероятная причина – истощение на фоне инфекционного заболевания.

Связь с тигрицей *Лазуриной* пропала через шесть суток после выпуска, причиной чего могла стать как техническая неисправность ошейника, так и гибель животного от браконьеров. За это время от ее спутникового передатчика было получено 19 локаций.

Результаты этих выпусков оказались достаточно успешными для продолжения и развития начатой работы на системной основе с целью восстановления группировки амурского тигра на северо-западе ареала. Так, из четырех выпущенных в осенний период тигрят минимум двое (*Олег* и *Володя*) пережили первую зиму, успешно охотясь в дикой природе и избегая серьезных конфликтов с человеком. Эти предварительные работы (Рожнов, 2011; Рожнов и др., 2011б) показали необходимость не просто выкармливания вынужденно изъятых из природы тигрят-сирот, а специальной подготовки их к выпуску на другом качественном уровне для повышения вероятности их выживания в природе и обосновали актуальность строительства экспериментального центра реабилитации тигрят-сирот. Кроме того, они позволили определить оптимальный возраст выпускаемых тигрят (около двух лет) и оптимальное время выпуска (май–июнь).

Восстановление группировки амурского тигра на северо-западе ареала

Для дальнейшего проведения работы по реабилитации тигрят-сирот и подготовке их к жизни в дикой природе в 2012 г. в окрестностях пос. Алексеевка (Приморский край) Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН совместно со Специнспекцией “Тигр” был построен Центр реабилитации и реинтродукции тигров и других редких животных. Площадь Центра составляет 2.7 га, в нем имеется шесть вольер, условия содержания животных в которых приближены к естественным в местах обитания тигра. В Центре были предусмотрены сообщающиеся вольеры для содержания тигров, для карантина, для организации охоты на живую добычу, ветеринарный блок, пункт наблюдения и хозяйственный блок. Организация работы Центра предполагала полное исключение прямых контактов тигрят с человеком. С помощью системы дистанционно управляемых видеокамер (скоростные антивандальные всепогодные “мини-камеры” Ai-SD28 с минимальной чувствительностью 0.05 Люкс (F1.8) и разрешением 600 твл, а также Smart Stc-ipm3914a/3, система управления видеокамерами PTZ (Pan Tilt Zoom) в режиме реального времени “Линия”) и фотоловушек (Bushnell Trophy Cam HD 2014 и Essential 2015, Reconyx HC600) был организован постоянный мониторинг физического развития тигрят-сирот и формирования у них видоспецифичного поведения. Это позволило фиксировать время появления в их онтогенезе особенностей как физического раз-

вития, так и формирования у них разных типов поведения, исключив физическое присутствие наблюдателя и сведя к минимуму опыт формирования у животных отношения к человеку.

Целенаправленное дополнительное изучение онтогенеза поведения тигрят в условиях зоопарков дало возможность выявить целый ряд особенностей (Blidchenko et al., 2015, 2015a, 2015b; Rozhnov et al., 2015, 2015a; Довгаль и др., 2016; Кореньков и др., 2016, 2016а; Штейман, Ячменникова, 2016), которые необходимо учитывать при подготовке их к выпуску. На основе данных, представленных в монографии В.Г. Юдина и Е.В. Юдиной (2009) и полученных нами при наблюдениях за поведением тигрят в неволе, были построены три основные категориальные шкалы (Ячменникова и др., 2017): одна отражает изменения в питании и связанном с ним пищевом и пищедобывательном (охотничьем) поведении, вторая – изменение отношения тигрят к человеку, третья – изменение в развитии социального поведения тигрят. Эти аспекты формирования поведения и выявленные этапы в его развитии наиболее важны для выращивания тигрят и подготовки их к выпуску в природу, поскольку определяют успех добычи корма и воспроизводства в природе, а также бесконфликтность сосуществования с человеком. Именно эти особенности поведения оценивали перед выпуском животных в природу и эти аспекты в первую очередь проверяли в ходе мониторинга животных после их выпуска.

За два года (2013–2014 гг.) нами выпущены 6 тигрят-сирот (см. ниже), вынужденно изъятых из природы в возрасте 5–6 месяцев в связи с подтвержденной гибелью матери и прошедших специальный курс реабилитации и подготовки к жизни в дикой природе в Центре реабилитации тигров и других редких животных в пос. Алексеевка (Приморский край) (Рожнов и др., 2018). Перед выпуском все животные в обязательном порядке проходили зоолого-ветеринарное обследование и специально разработанную в виде системы экспериментальных тестов оценку пригодности для выпуска. Тесты включают оценки реакции тигра на человека (не из числа сотрудников Центра) и умения добывать живую жертву (оценка охотничьего поведения). Перед тестами также были оценены нормы поведения (в течение 6–8 ч) и особенности взаимодействий с конспецификами.

На каждого выпущенного тигра был составлен паспорт, который включал информацию о его генетическом профиле (Рожнов и др., 2018а; Rozhnov et al., 2019) и фотографии тела с индивидуальным рисунком полос с обеих сторон. Эти данные позволили в последующем индивидуально идентифицировать животных как по их фотографиям с фотоловушек, так и молекулярно-генетическими методами анализа оставленных ими следов жизнедеятельности (экскрементов, отдельных волосков или капель крови на их следах).

Реабилитированные тигрята были выпущены в Еврейской автономной обл. в 2013–2014 гг. (в заповеднике “Бастак” – самка *Золушка*, в заказнике “Журавлиный” – самка *Светлая* и самец *Устин*) и в Амурской обл. в 2014 г. (в заказнике “Желундинский” – самка *Илона* и самцы *Кузя* и *Боря*). Предварительный анализ состояния местообитаний и кормовой базы показал их полную пригодность для восстановления группировки амурского тигра.

Мониторинг освоения тиграми пространства и его использования

Для изучения процесса освоения пространства выпущенными тигрятами и его последующего использования за ними велось слежение с применением инструментальных и традиционных методов. Инструментальный мониторинг включал в себя анализ локаций от GPS-ошейников и обработку материала, полученного с фотоловушек. Наземный мониторинг включал тропление на основе полученных от ошейника данных и проверку кластеров локаций – возможных мест успешной охоты тигров на крупную добычу, а также установку и проверку матрицы фотоловушек в местах нахождения тигров. В наземном мониторинге приняли участие сотрудники заповедников “Бастак” и “Хинганский”, МРОО “Центр “Тигр” и Общества сохранения диких животных (WCS).

Мониторинг с использованием спутниковых ошейников. Для изучения перемещений тигров использовали спутниковые ошейники Lotek (Канада) с GPS-модулем, которые зарекомендовали себя в наших исследованиях как наиболее надежные. Ошейник тигрицы *Золушки* был настроен на определение шести GPS-локаций в сутки каждые 4 ч и передачу данных через спутниковую систему Argos. Для слежения за перемещением всех остальных тигрят были использованы ошейники, определяющие местоположение 24 раза в сутки каждый час и передающие данные каждые 12 ч через спутниковую систему Iridium. Данная модификация ошейников не имеет внешних антенн, что увеличило срок их службы. Благодаря ежечасным локациям мы получали подробную информацию о перемещениях тигрят. Эти данные позволили выявлять кластеры GPS-локаций, указывающих на вероятность охоты тигра в данном месте, контролировать приближение зверей к антропогенным объектам и поддерживать эффективные международные контакты при пересече-

ниях тиграми российско-китайской границы. Полученные с ошейников данные легли в основу работ по избирательности местообитаний тиграми (Добрынин и др., 2017), по оценке качества современных местообитаний и пригодности их для тигра на других участках ареала (Жу и др., 2019; Zhu et al., 2020), а также по оценке выбора животными направляющих рельефа для перемещений после выпуска (Рожнов и др., 2019).

Освоение пространства выпущенными тиграми определяли с помощью поэтапной оценки участков их обитания на основе GPS-локаций методами минимального выпуклого полигона (MCP100%) и кернел (Fixed kernel 95%) (Hayne, 1949; Worton, 1989). Процесс формирования участка обитания оценивали с помощью теста, который показывает выход кривой, описывающей изменение накопительной площади, используемой тигром, на асимптоту (Stickel, 1954; Harris et al., 1990; Dunham, 1998). Согласно тесту, участок обитания считается сформированным, когда для каждой последовательной локации предыдущая накопительная площадь участка обитания увеличивается менее чем на 1%.

Мониторинг с помощью фотоловушек. По мере выбора выпущенными тигрятами участков обитания в местах их активности были сформированы сети фотоловушек. Первая сеть была сформирована на территории заповедника “Бастак” (с декабря 2013 г.), что позволило вести мониторинг животных и после окончания работы ошейника *Золушки*. Первоначально она насчитывала 20 станций отлова (станция отлова – это, как правило, пара фотоловушек, фиксирующих животное с двух сторон), размещенных вдоль старых дорог и звериных троп, рядом с маркировочными деревьями. Данная сеть фотоловушек охватывала площадь в 79 км^2. Затем в расположение сети фотоловушек были внесены изменения, чтобы повысить качество данных и результата их обработки: она была рассредоточена на бо́льшую площадь – около 100 км^2; на каждые 8–15 км^2 территории была установлена только одна станция отлова. С мая 2013 г. по сентябрь 2015 г. было получено 1143 фотографии и видеоролика *Золушки* и резидентного самца *Заветного*, выявлено 100 проходов (регистраций) тигров за 3427 фотоловушко-суток. С 2016 г. мониторинг с помощью фотоловушек продолжается по настоящее время.

На основе анализа полученных с матрицы фотоловушек фотолокаций с использованием рассчитанного в программе Range8 индекса Якобса (Kenward et al., 1993) был оценен характер взаимодействия тигрицы *Золушки* и *Заветного* в заповеднике “Бастак”. Индекс Якобса на основе известных для двух животных координат и времени отражает избегание ими друг друга или тяготение их друг к другу по шкале от –1 до +1. Алгоритм определяет дальность “избегания”, оценивая расстояние между самыми удаленными станциями отлова. При расчете задается интервал времени, для которого вычисляется взаимное положение обоих зверей. Имея данные с фотоловушек, этот интервал обычно задают до 1 ч. Учитывая характеристики данной матрицы фотоловушек, к паре тигров в заповеднике “Бастак” был задан минимально возможный интервал – 12 ч, для которого было только пять случаев одновременной регистрации тигров.

На территории заказника “Журавлиный” и в его окрестностях на участках обитания тигров *Бори* и *Светлой* была установлена сеть из 22 фотоловушек, охватывающая площадь в 302 км^2 таким образом, чтобы в квадрате территории 5 × 5 км находилась минимум одна фотоловушка. Одновременно работали от 5 до 18 камер. За период с 06.12.2015 г. по 24.07.2018 г. (9944 фотоловушко-суток) получено 1327 фотографий и видеороликов амурского тигра. Всего было выявлено 200 проходов (регистраций) тигров, которые были индивидуально идентифицированы на всех проходах.

На территории Хинганского заповедника, где держалась тигрица *Илона*, с ноября 2014 г. параллельно поступлению информации от GPS-ошейника также был начат сбор данных с помощью фотоловушек. Было установлено пять камер на расстоянии 3–13 км одна от другой, при этом покрываемая ими площадь составила 70 км^2. Это позволило получать информацию не только о присутствии тигрицы, что особенно актуально после прекращения работы ошейника, но и собирать данные о некоторых аспектах поведения тигра, осваивающего участок обитания после выпуска (маркировочное поведение, суточная активность).

Оценка успешности охот выпущенных тигров и использование ими кормовой базы

Проводя наблюдения за выпущенными тиграми, мы собирали преимущественно информацию об их способности выживать в дикой природе, используя два главных критерия (Микелл и др., 2015): 1) могут ли они охотиться на диких животных и добывать их в количестве, достаточном для выживания и размножения в дикой природе; 2) избегают ли они нападений на домашних животных. Исходя из того, что возле мест охоты на крупных жертв тигры задерживаются на сутки и более, на основе полученных координат мы выделяли кластеры локаций – места вероятной охоты, которые проверяли после того, как тигры их покидали (Miller et al., 2013).

Таблица 2. Тигрята-сироты, вынужденно изъятые из природы в возрасте 4–6 мес и выпущенные на северо-западе ареала в возрасте 2 лет после специальной подготовки в Центре реабилитации (пос. Алексеевка)

Кличка тигра	Пол	Дата изъятия из природы	Место изъятия из природы	Дата выпуска	Место выпуска	Результат
Золушка	Самка	25.02.2012	Уссурийский р-н, Приморский край	09.05.2013	Заповедник “Бастак”, Еврейская АО	+ *Заветный* 2 выводка
Светлая	Самка	Февраль 2013	Светлогорский р-н, Приморский край	05.06.2014	Заказник “Журавлиный”, Еврейская АО	+ *Боря* 2 выводка
Устин	Самец	14.02.2013	Кавалеровский р-н, Приморский край	05.06.2014	Заказник “Журавлиный”, Еврейская АО	Вторично изъят из природы после выпуска
Илона	Самка	Март 2013	Светлогорский р-н, Приморский край	22.05.2014	Заказник “Желундинский”, Амурская обл.	Сформировала пару
Кузя	Самец	02.12.2012	Яковлевский р-н, Приморский край	22.05.2014	Заказник “Желундинский”, Амурская область	Ошейник прекратил работу через 6 месяцев
Боря	Самец	02.12.2012	Яковлевский р-н, Приморский край	22.05.2014	Заказник “Желундинский”, Амурская обл.	+ *Светлая*

Примечания. Самцы *Кузя* и *Боря* – сибсы, самки *Светлая* и *Илона* – сибсы.

Анализ отношения выпущенных тигров к антропогенным объектам

Большое внимание было уделено нами изучению влияния на перемещения выпущенных тигров инфраструктуры человека. Частота локаций выпущенных на северо-западе ареала молодых тигров (24 раза в сутки с равными интервалами) позволила изучить как реакцию тигров на антропогенные объекты (населенные пункты, авто- и железные дороги, мосты и др.), так и проследить их перемещения относительно этих объектов (Чистополова и др., 2015).

Были выявлены места и количество переходов тигров через федеральную трассу Р-297 “Амур” и железную дорогу (Забайкальский участок Транссибирской магистрали), оценена близость переходов к мостам, продолжительность нахождения тигра на трассе и время, проведенное около дорог (в полосе 200 м от обочины). Для анализа использовали геопривязанные данные OpenStreetMap. Для проверки предположения, что тигры используют мосты для пересечения трассы, проходя под ними, мы применили функцию StreetView в программе Google Earth, которая позволяет получить фотообзор всей трассы Р-297 “Чита-Хабаровск” на участках обитания выпущенных тигров. Для выявления переходов через железную дорогу также были использованы открытые данные OpenStreetMap. Для выявления роли железнодорожных мостов и малых инженерных сооружений мы использовали карты ГосГисЦентр (1 : 50000).

Поведение тигров по отношению к населенным пунктам оценивали по их заходам в буферные зоны трех уровней (2 км, 1 км и 500 м), которые были построены нами вокруг населенных пунктов как полигональных объектов (взяты нами из открытых геопривязанных данных OpenStreetMap).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сведения о выпущенных в 2013–2014 гг. тигрятах-сиротах, вынужденно изъятых из природы, местах их выпуска и результатах на текущий период времени приведены в табл. 2 и на рис. 3.

Нами получены данные по освоению выпущенными тиграми пространства и его использованию, успешности их охот и использованию кормовой базы, реакции тигров на инфраструктуру человека, по взаимоотношениям самцов и самок тигров и их размножению.

Освоение тиграми пространства и его использование

Данные о процессе освоения пространства и последующего его использования проанализированы нами для всех шести выпущенных тигров, прошедших реабилитацию в специализированном центре.

Тигрица *Золушка* была выпущена 09.05.2013 г. на территорию заповедника “Бастак” (Еврейская автономная обл.), в котором в течение несколь-

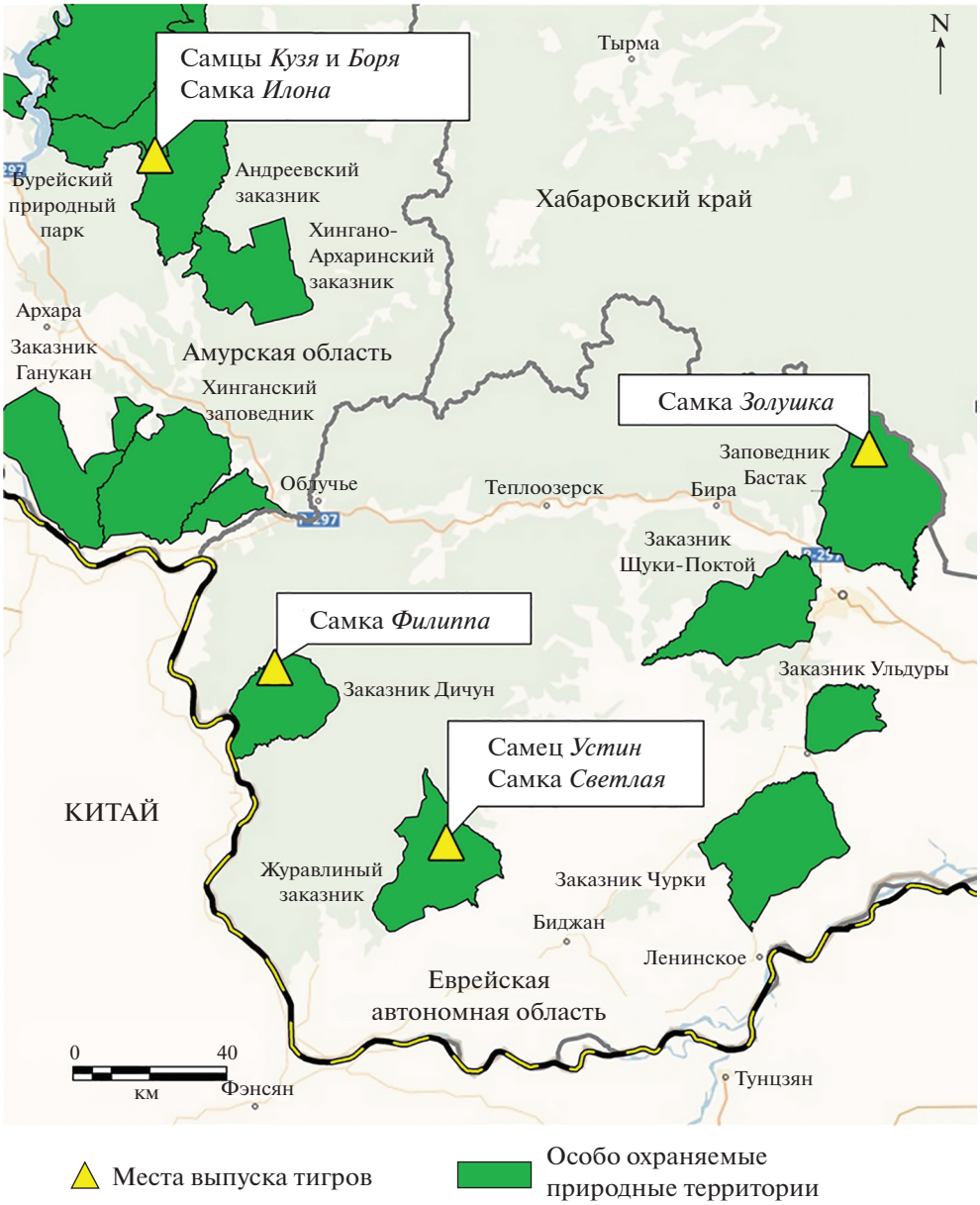


Рис. 3. Места выпуска тигрят-сирот, прошедших курс реабилитации в Центре реабилитации и реинтродукции тигров и других редких животных, на северо-западе ареала амурского тигра (включая тигрицу *Филиппу*, подготовленную к жизни в природе по аналогичной методике и выпущенную АНО “Центр Амурский тигр” в 2017 г. в заказнике “Дичун”).

ких лет до этого регистрировали следы взрослого самца тигра (Капитонова и др., 2008). Ее ошейник передавал информацию в течение 113 дней после выпуска и закончил свою работу 29.08.2013 г. (причиной могло быть повреждение внешней антенны). Полученные данные дали важную информацию об освоении пространства тигрицей в первые три месяца после выпуска (рис. 4), а также позволили выявить предполагаемые места охот, которые затем были проверены на месте. Для своего участка обитания *Золушка* выбрала северную часть заповедника и граничащую с ним западную часть Хабаровского р-на Хабаровского края, охватив площадь в 764 км^2 (MCP100%).

Последующий мониторинг с помощью фотоловушек подтвердил спутниковые данные об успешной адаптации *Золушки* к жизни в естественной среде обитания. Анализ данных с сети фотоловушек в заповеднике “Бастак” за период с 09.12.2013 г. по 10.08.2015 г. позволил идентифицировать двух особей – одну самку (*Золушка*) и одного самца (*Заветный*). Из 100 фотолокаций на тигрицу приходилось 24%, на самца – 74%, в 2% случаев индивидуальность определить не удалось.

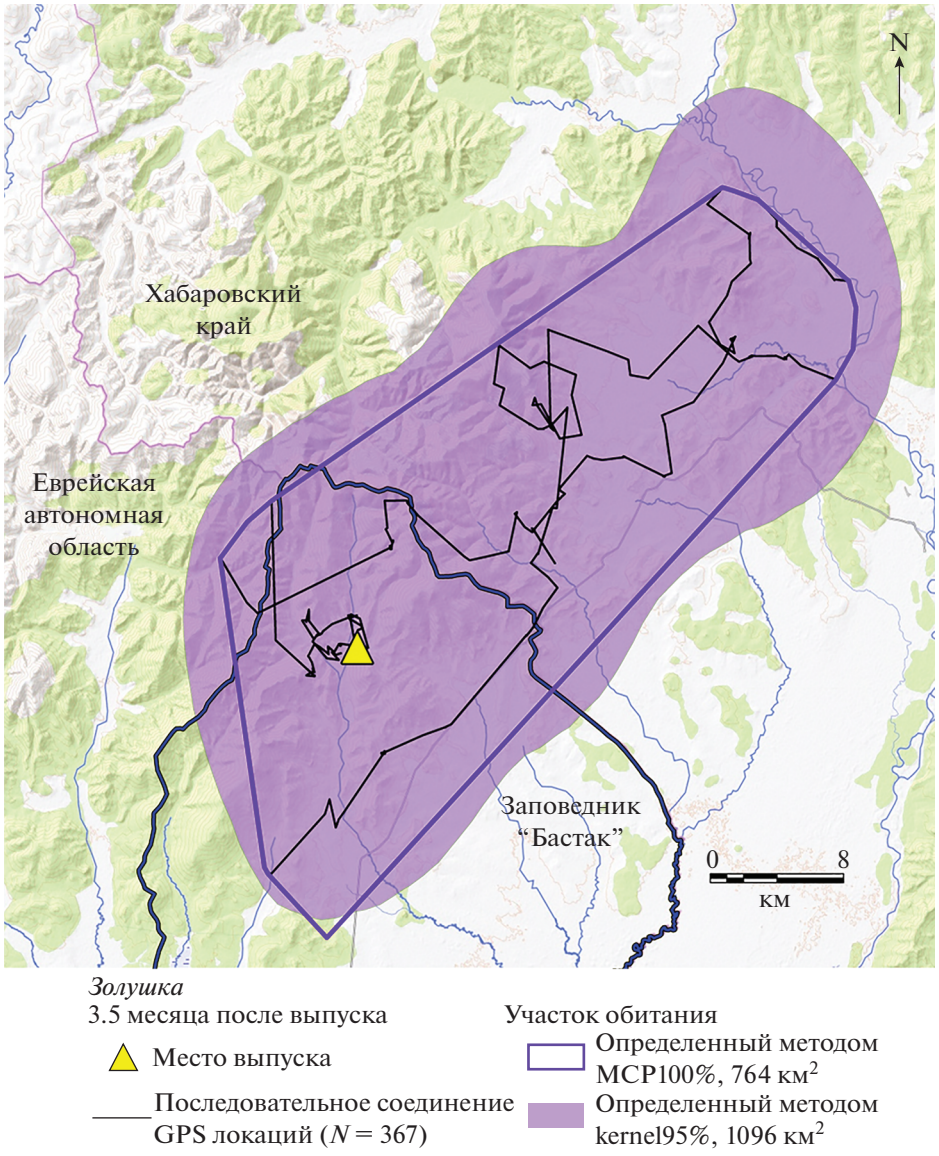


Рис. 4. Пути перемещений и участок обитания тигрицы *Золушки*, определенный на основании GPS-локаций ошейника за период 3.5 месяца после выпуска.

Самка *Светлая* и самец *Устин* были выпущены 05.06.2014 г. на территорию заказника "Журавлиный" (Еврейская автономная обл.).

Самка *Светлая* обосновалась в заказнике "Журавлиный" и его окрестностях (рис. 5*A*, 5*B*). Ее ошейник передавал локации в течение двух лет: в первый год после выпуска (2014–2015 гг.) от него было получено 8427 локаций, во второй (2015–2016 гг.) – 8450.

Площадь участка обитания, который эта самка использовала в течение первого года, была вычислена методом MCP100% и составила 3443 км^2, а также методом kernel95% и составила 2705 км^2. На второй год после выпуска *Светлая* использовала участок обитания меньшей площади – 2741 км^2 и 1781 км^2 соответственно, т.е. площадь ее участка на второй год после выпуска составила 79.6% от освоенного в течение первого года согласно первому методу и 65.8% – согласно второму. За первые полгода после выпуска участок обитания самки был практически сформирован (рис. 5*C*), дальнейшее увеличение его площади связано только с экстерриториальными выходами.

Самец *Устин* в течение двух месяцев после выпуска находился в районе заказника "Журавлиный" (рис. 6), после чего начал длительное перемещение сначала на север к трассе "Амур", а затем на восток. Он прошел через заказники "Шуки-Поктой", "Ульдуры" и вышел на берег

Рис. 5. Пути перемещений и участок обитания тигрицы *Светлой*, определенный на основании GPS-локаций ошейника для первого (*A*) и второго (*B*) года после выпуска. Выход на асимптоту значений площади, используемой *Светлой* (*C*); ключевые моменты в освоении пространства: *1* – завершение формирования участка обитания, *2* – большой экстерриториальный выход на юго-восток до трассы Биробиджан-Амурзет после первого пересечения следа самца *Бори*, *3* – дальний экстерриториальный выход на юго-запад в середине июля 2016 г.

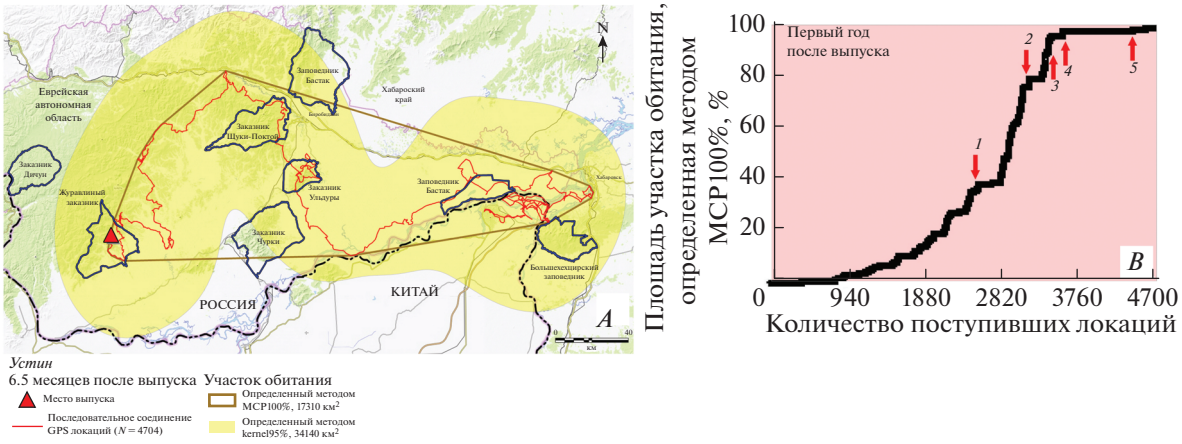


Рис. 6. Пути перемещений и участок обитания тигра *Устина*, определенный на основании GPS-локаций ошейника за 6.5 месяцев после выпуска (*A*). Выход на асимптоту значений площади, используемой *Устином* (*B*): *1* – остановка в заказнике “Ульдуры” после длительных перемещений, *2* – переход на север и разворот обратно на юг на подходах к трассе Р-297 (из-за заболоченной местности), *3* – пересечение вплавь р. Амур и переход на российскую часть о-ва Большой Уссурийский, *4* – пересечение границы с Китаем на севере о-ва Большой Уссурийский, *5* – пересечение границы на юге о-ва Большой Уссурийский и возвращение на территорию России.

р. Амур, вдоль которого прошел через Забеловский участок заповедника “Бастак” до границ города Хабаровска.

Через пять месяцев после выпуска *Устин*, пройдя большое расстояние до бескормного пограничного о-ва Большой Уссурийский, в очень многоснежный период (глубина снега более 60 см) попал в антропогенный ландшафт на территории Китая, где был вынужден питаться домашними животными. Кроме того, китайцы устраивали для него привады вблизи дорог, где выкладывали кабана, оленя и собаку. От ошейника *Устина* было получено доказательство переправы его через р. Амур в Китай 11.11.2014 г. После возвращения на территорию Россию на 206-й день после выпуска в природу, 26.12.2014 г. по данным ошейника было установлено местонахождение *Устина* вблизи с. Казакевичево Хабаровского муниципального района и, во избежание конфликтных ситуаций с домашними собаками, он был отловлен и передан в Ростовский зоопарк для дальнейшего разведения (Дудина и др., 2019). Ошейник *Устина* проработал до 26.12.2014 г. За время пребывания в природе он освоил площадь 17310 км^2 (MCP100%). Выход на асимптоту значений площади его участка обитания (рис. 6*B*) связан с невозможностью покинуть о-в Большой Уссурийский из-за ледовой обстановки рек Уссури и

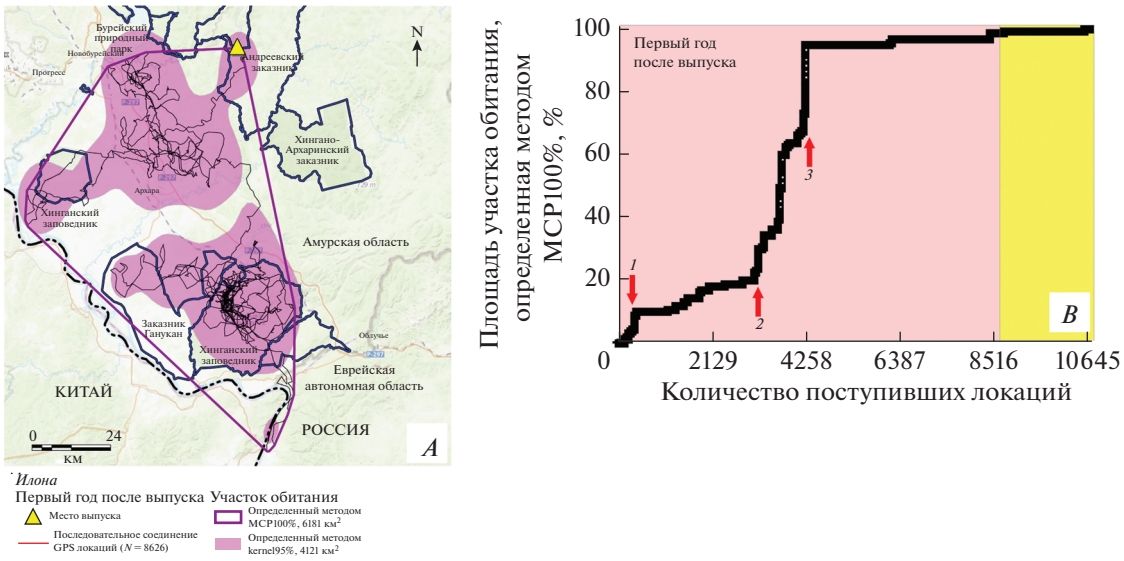


Рис. 7. Пути перемещений и участок обитания тигрицы *Илоны*, определенный на основании GPS-локаций ошейника за год после выпуска (*A*). Выход на асимптоту значений площади, используемой *Илоной* (*B*): *1* – начало нахождение на небольшом участке обитания между Желундинским заказником и трассой Р-297 на территории леса ООО “Архаринский промхоз” в течение полутора месяцев после выпуска; *2* – пересечение железной дороги (Транссиб) в южном направлении и перемещение на юго-запад в малопригодные местообитания на территории Антоновского лесничества Хинганского заповедника, после чего возвращение на ранее освоенный участок обитания; *3* – перемещение на юго-восток, заход на территорию Еврейской автономной обл. и возвращение в Хинганский заповедник.

Амур, а не с выбором постоянного участка обитания.

Самка *Илона* и два самца – *Кузя* и *Боря* – были выпущены 22.05.2014 г. на территорию заказника “Желундинский” (Амурская обл.), но через две недели после выпуска все три тигра покинули эту территорию, разошлись и впоследствии обосновались в разных местах.

Самка *Илона* в течение шести месяцев перемещалась по территории области южнее Архаринского заказника. Через шесть месяцев после выпуска она обосновалась на территории заповедника “Хинганский”, предварительно пройдя около 1300 км по территориям Архаринского (Амурская обл.) и Облученского (Еврейская автономная обл.) районов (рис. 7). Ее GPS-ошейник проработал 453 дня, передал 10 648 локаций и, исчерпав ресурс элемента питания, прекратил работу 17.08.2015 г. По следам и с помощью фотоловушек мониторинг был продолжен сотрудниками заповедника.

За весь период работы передатчика (22.05.2014–17.08.2015 гг.) *Илона* освоила территорию, площадь которой, вычисленная методом MCP100%, составила 6181 км^2, а методом kernel95% – 4121 км^2.

Первый заход тигрицы *Илоны* на территорию Хинганского заповедника (участок Антоновского лесничества) отмечен 03–14.10.2014 г. На этот участок заповедника она больше не возвращалась, так как равнинный лесостепной ландшафт Антоновского лесничества не является оптимальным для амурского тигра. Во время второго захода 10–17.11.2014 г. тигрица находилась на территории основного участка заповедника (Хинганское лесничество), но проследовала по ней транзитом, добыв одну крупную жертву (кабан в возрасте 1.5 года весом около 70 кг). Третий ее заход на эту территорию состоялся 21.11.2014 г. С этого времени данный кластер Хинганского заповедника стал основной частью участка обитания самки (рис. 7*A*). Причинами такого выбора, вероятно, стали богатая кормовая база, подходящий ландшафт и низкий фактор беспокойства со стороны человека. Площадь участка обитания самки тигра в период 21.11.2014–17.08.2015 гг. составила 1156 км^2 (MCP100%). 62% этой площади расположены на территории Хинганского заповедника, 7% – на территории регионального заказника “Ганукан”.

С ноября 2014 г. на шести установленных камерах на территории Хинганского заповедника было отработано 1500 ловушко/суток, получено 6 фотографий тигрицы и 12 видео от 12 проходов перед камерами, подтверждающих ее присутствие на территории заповедника. В начале лета 2017 г. *Илону* регистрировали в Облученском р-не в окрестностях села Пашково и неподалеку от поселка Хинганск (около 10 км от места ее обитания) – в районе, примыкающем к Хинганскому заповеднику.

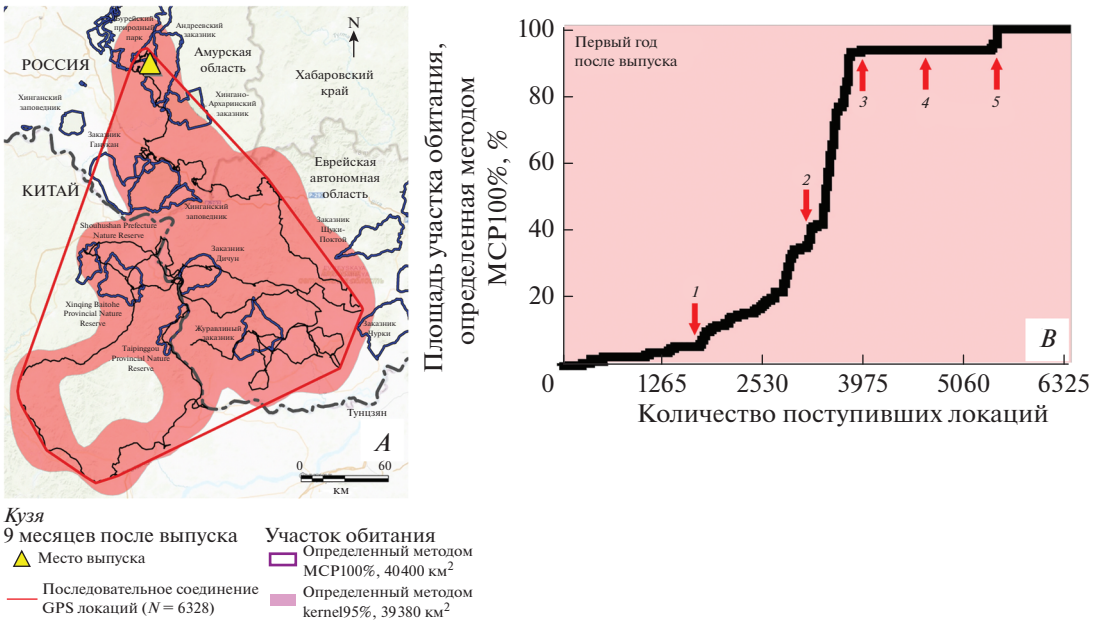


Рис. 8. Пути перемещений и участок обитания тигра *Кузи*, определенный на основании GPS-локаций ошейника за 9 месяцев после выпуска (*A*). Выход на асимптоту значений площади, используемой *Кузей* (*B*); цифрами обозначено: *1* – широкие перемещения после выпуска, движение на восток и переход в Еврейскую автономную область; *2* – пересечение вплавь р. Амур, продолжение интенсивных перемещений; *3* – перемещения по территории Китая (сначала в южном направлении до трассы S303, затем параллельно ей в восточном направлении до г. Хэган с населением более 1 млн. человек и изменение направления на северное и возвращение к р. Амур); *4* – возвращается в Россию по льду р. Амур; *5* – выход в юго-восточном направлении до хребта Даур, далее на юго-восток не идет из-за болотистой местности, возвращение в район Журавлиного заказника.

Самец *Кузя* практически сразу после выпуска начал очень широко перемещаться. Он совершил дальний переход, заходил на территорию Китая и, освоив там наиболее благоприятные местообитания (Zhu et al., 2020), через два месяца вернулся на территорию России (рис. 8).

Общая площадь освоенного *Кузей* пространства, вычисленная методом MCP100%, составила 40400 км^2, а методом kernel95% – 39380 км^2. Однако в данной ситуации гораздо более интересна общая длина пути, которая составила за это время 2340 км. Ошейник *Кузи* прекратил передачу данных через 273 дня, вероятно в результате повреждения на месте успешной охоты. За этот период было получено документальное доказательство переправы тигра через р. Амур вплавь. Кроме того, получен обширный материал об избегании тигром антропогенных объектов, особенно на территории Китая, где *Кузя* освоил пространство площадью 15000 км^2 и придерживался территории Национального парка Тайпингоу и его окрестностей, после чего благополучно вернулся в Россию. По сообщению китайских коллег, в настоящее время *Кузя* находится в Тайпингоу, что подтверждается фотографиями его следов.

Передатчик самца *Бори* передавал локации три года (всего их передано 25634) и прекратил работу 02.08.2017 г. В течение первого года площадь участка обитания, который он освоил, вычисленная методом MCP100%, составила 9724 км^2, а методом kernel95% – 5301 км^2, в течение второго года – 22270 и 21800 км^2 соответственно, в течение третьего года – 4272 и 1807 км^2.

Почти год *Боря* оставался в районе места выпуска – южнее заказника “Желундинский” (рис. 9). В середине мая 2015 г. он совершил длинный экстерриториальный выход на северо-запад в Завитинский р-н Амурской обл., отдалившись от освоенного участка обитания на 85 км.

В сентябре 2015 г. *Боря* начал дальние перемещения, перешел на территорию Еврейской автономной обл. 30.10.2015 г. он оказался на участке обитания тигрицы *Светлая*, 12.11.2015 г. первый раз пересек ее свежий след, а первая их встреча состоялась 04.01.2016 г. После этой встречи *Боря* освоил территорию заказника “Журавлиный” и начал использовать ее и окрестности заказника в качестве постоянного участка обитания (рис. 9*C*, 9*D*). Таким образом, площадь его участка обитания в третий год после выпуска уменьшилась в 2.3 раза по сравнению с площадью в первый год и более чем в 5 раз по сравнению с площадью во второй год. После встречи с тигрицей *Светлой* ре-

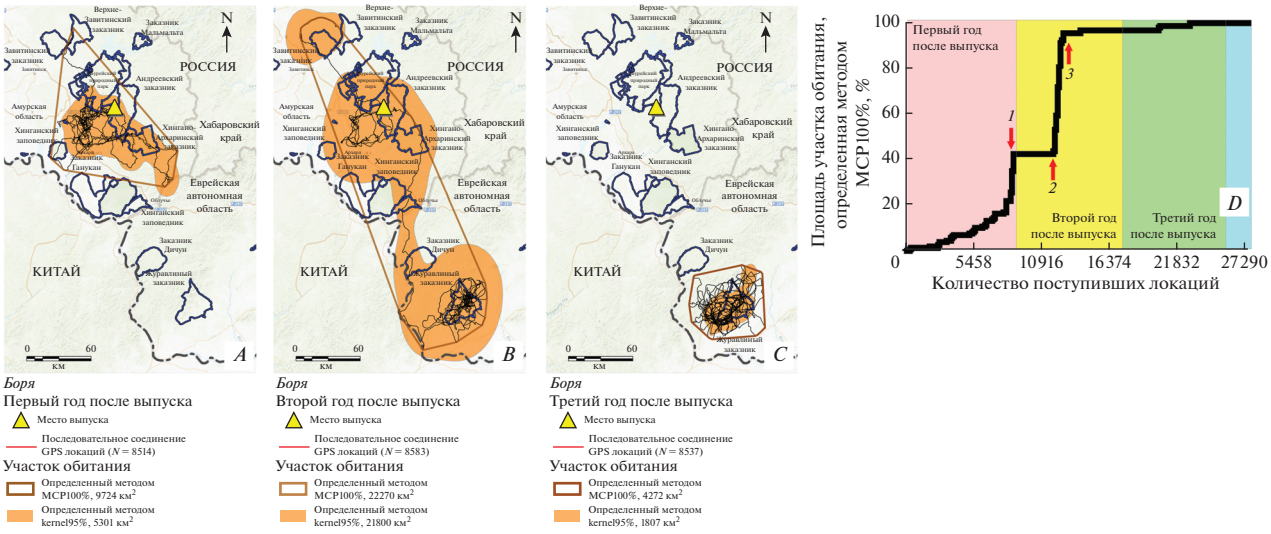


Рис. 9. Пути перемещений и участок обитания тигра *Бори*, определенный на основании GPS-локаций ошейника для первого (*A*), второго (*B*) и третьего (*C*) года после выпуска. Выход на асимптоту значений площади, используемой *Борей* (*D*): *1* – завершение дальних перемещений после выпуска в северо-западном направлении (вплавь пересек р. Бурея, посетил Завитинский и Верхне-Завитинский заказники и вернулся вплавь на левый берег р. Бурея), перемещение через весь освоенный им после выпуска участок обитания с северо-запада на юго-восток; *2* – переход в Еврейскую автономную обл.; *3* – первое пересечение следа *Светлой* и затем закрепление на ее участке обитания.

гистрировались их совместные перемещения и совместное использование одного и того же участка вплоть до настоящего времени (январь 2020 г., по данным мониторинга с помощью фотоловушек). Совместно используемая этой парой тигров территория с ноября 2015 г. до прекращения работы ошейника *Светлой* (10 месяцев) имела площадь 2573 км^2. Эта совместная площадь значительно меньше площади участка обитания *Светлой* (согласно методу MCP100%) во второй год после выпуска (рис. 5*B*), что говорит об уменьшении экстерриториальных выходов как по количеству, так и по их длине, после закреплении на ее участке обитания *Бори*.

Сеть фотоловушек, установленная на территории заказника “Журавлиный” и в его окрестностях, позволила продолжить мониторинг *Светлой* и *Бори* после прекращения работы их ошейников и зарегистрировать котят, которых принесла *Светлая*. Из всех регистраций (N = 200) тигров 69% приходится на *Борю*, 25% на *Светлую*, 6% на их котят. Более редкие регистрации *Светлой* по сравнению с *Борей* связаны со снижением мобильности и уменьшением участка обитания самки в период нахождения выводка в логове, что характерно для самок крупных кошачьих (Рожнов и др., 2015). Сравнение встречаемости *Бори* и *Светлой* по данным с фотоловушек за период, когда их ошейники еще работали, и после того, как они перестали передавать данные, показало, что индекс встречаемости (число регистраций особи на 100 фотоловушко/суток) *Бори* в период до прекращения работы ошейника (02.08.2017 г.) был 1.8, после – 0.9. Снижение индекса встречаемости свидетельствует о том, что участок обитания *Бори* после прекращения работы ошейника изменился, так как выставленная сеть фотоловушек была ориентирована именно на участок обитания, выявленный на основании GPS-локаций его ошейника. Это изменение могло быть связано с выпуском АНО “Амурский тигр” в природу тигрицы *Филиппы* (2017 г., заказник “Дичун”) вблизи северо-западной границы участка обитания *Бори*. Индекс встречаемости тигрицы *Светлой* до прекращения работы ошейника (25.08.2016 г.) составлял 0.7, после – 0.5. В случае со *Светлой* снижение индекса связано, по-видимому, с периодами родов и нахождения выводка на логовах, когда мобильность самки снижается. В последующий период (после 08.01.2018 г., когда выводок распался и *Светлую* регистрировали всегда уже без котят), ее индекс встречаемости увеличился до 1.1. Это свидетельствует о том, что расположение участка обитания *Светлой* в период после прекращения работы ошейника и период размножения существенно не изменилось.

Подытоживая приведенные выше описания перемещений выпущенных нами тигров, можно выделить общие черты в освоении ими пространства. Так, тигры, выпущенные в заповеднике “Бастак” и заказнике “Журавлиный”, некоторое время оставались в районе места выпуска, обследуя его, прежде чем совершили дальние выходы за пределы освоенного пространства: *Золушка* и

Устин в течение двух месяцев находились на территории радиусом 40 км от места выпуска, *Светлая* – в течение четырех месяцев оставалась в зоне радиусом 40 км вокруг места выпуска (эта зона впоследствии оказалась практически в центре освоенного ею участка обитания). Все три тигра, одновременно выпущенных в заказнике "Желундинский" (*Илона*, *Боря* и *Кузя*), покинули место выпуска почти сразу – в течение первых двух недель. *Илона* и *Боря* прошли на юго-запад 30 км и затем стали осваивать одну и ту же местность, на 45 км вытянутую вдоль автотрассы (*Илона* в течение четырех месяцев, *Боря* – в течение пяти с половиной месяцев), а *Кузя* ушел на юг на 50 км (южнее, чем *Илона* и *Боря*) и затем в течение двух месяцев обследовал местообитания протяженностью 30 км вдоль автотрассы (пограничные зоны биотопов вдоль трассы, по-видимому, привлекательны для основных объектов питания тигра – копытных).

После первичного обследования местности в районе выпуска все выпущенные тигры начали совершать дальние перемещения за пределы уже освоенного пространства. Этот период стал вторым этапом освоения тиграми пространства. Нам удалось проследить его полностью у трех особей: *Светлой*, *Илоны* и *Бори*.

Самый короткий период перемещений за пределами первично обследованной территории был у *Светлой*: он продолжался около месяца, после чего она вернулась на ранее освоенную территорию, выбрав ее постоянным участком обитания с пятого месяца после выпуска. Перемещения *Илоны* были обширнее и длились два месяца: через шесть месяцев после выпуска она выбрала своим постоянным участком обитания территорию Хинганского заповедника с его обильной кормовой базой. Самые долгие и длинные перемещения до выбора постоянного участка обитания были у *Бори* – 12 месяцев. Они закончились, когда он пришел на участок обитания *Светлой*, где, начиная с 17-го месяца после выпуска, он также выбрал свой постоянный участок обитания. Основное значение в выборе участка обитания для самца тигра имеет, по-видимому, присутствие на территории самки, тогда как самки выбирают участок обитания с хорошей кормовой базой.

Для остальных тигров в силу различных причин мы не смогли проследить начало периода использования постоянного участка обитания. *Золушка* формировала постоянный участок обитания не менее трех с половиной месяцев после выпуска, мониторинг с помощью фотоловушек показал, что она его выбрала в районе места выпуска, где принесла и первое потомство. Самцы *Устин* и *Кузя* в период перемещений оказались на территории Китая, где преобладает антропогенный ландшафт, малопригодный для их обитания. И если *Устин* после возвращения в Россию был изъят из природы по соображениям безопасности, то *Кузя* продолжил перемещения и мог выбрать постоянный участок обитания, но из-за прекращения работы его ошейника мы не смогли это проследить.

Площади освоенных выпущенными нами тиграми участков обитания (MCP100%) различались довольно сильно. У *Золушки* она составила 764 км^2, у *Светлой* участок обитания в течение первого года составил 3443 км^2, а на второй год уменьшился до 2741 км^2 (79.6% от освоенного в течение первого года), у *Илоны* площадь участка обитания за 15 месяцев составила 6181 км^2. Самцы освоили гораздо бóльшие площади: *Устин* за шесть с половиной месяцев освоил площадь 17310 км^2, при этом выход на асимптоту значений площади его участка обитания связан не с выбором постоянного участка обитания, а с невозможностью покинуть о-в Большой Уссурийский и изъятием его из природы; *Кузя* практически сразу после выпуска начал очень широко перемещаться и освоил площадь 40400 км^2, совершил дальний переход, заходил на территорию Китая и через два месяца вернулся на территорию России; у *Бори*, ошейник которого передавал локации три года, участок обитания в течение первого года был 9724 км^2, второго – 22270 км^2, третьего – 4272 км^2 (уменьшение участка связано, по-видимому, с тем, что он сформировал пару со *Светлой*, с которой они стали жить на одной территории).

Таким образом, весь период формирования участков обитания всеми выпущенными тиграми мы можем разделить на три этапа: освоение места выпуска, поиск постоянного места (обширные перемещения), выбор места для участка обитания и закрепление на нем.

Успешность охот выпущенных тигров и использование ими кормовой базы

На примере тигрицы *Илоны* можно охарактеризовать питание выпущенных тигров. За период 21.11.2014–17.08.2015 гг. в окрестностях Хинганского заповедника у нее было выделено 107 кластеров, из них 97 на территории заповедника (включая охранную зону), осмотрены были 76 кластеров. Потенциальными кормовыми объектами тигра в Хинганском заповеднике являются кабан, плотность которого здесь 30–40 особей/1000 га, косуля (7.5 особи/1000 га) и изюбрь (6 особей/1000 га). Соответственно этому на 21 кластере были обнаружены останки кабана, на

10 – косули, на 3 – изюбря. На 39 кластерах останков не обнаружено.

Всего за время наблюдений в 2014–2015 гг. нами было выявлено 110 жертв, добытых выпущенными тиграми (Микелл и др., 2015). Только пять жертв (4%) являлись домашними животными, из которых три – собаки, добытые тиграми в лесу около своей добычи, и два теленка, которые паслись в лесу без присмотра. Основными видами добытых диких животных являлись кабан (58%) и косуля (27%). В летний период добычей являлись барсуки и енотовидные собаки (4%), но их роль в рационе тигров, по-видимому, недооценена: на месте их добычи тигры проводили мало времени, а небольшие кластеры локаций (длительность пребывания тигра менее 10 ч) мы не проверяли. Среди жертв, возраст которых можно было определить, 64% кабанов – поросята, 87% косуль – взрослые особи. Таким образом, как и в Сихотэ-Алинском заповеднике (Микелл и др., 2005), на северо-западе ареала тигры охотятся в основном на кабана, главным образом на молодняк. Учитывая молодой возраст выпущенных тигров и относительное обилие кабана по сравнению с другими видами жертв в данном регионе, это ожидаемый результат.

Кроме копытных, в Хинганском заповеднике на трех проверенных кластерах нами были обнаружены останки волков. Это важный факт и редкое доказательство, подтверждающее конкурентные взаимоотношения тигра и волка, с постепенным вытеснением последнего (Кастрикин и др., 2015). Поэтому мы подробнее рассмотрим эту ситуацию.

С момента основания заповедника в 1963 г. и до ноября 2014 г. амурский тигр не регистрировался на территории заповедника и на прилегающих территориях. Поэтому многие поколения обитающих здесь животных выросли, не имея с тигром даже единичных контактов. В горной части заповедника обитали две группы волков, именуемых “*урильской*” и “*олочинской*” стаями. Центр зимней активности у первой находился в западной части заповедника, у второй – в восточной. Обе группы периодически выходили на сопредельные с заповедником территории.

Появление тигрицы *Илоны* на территории Хинганского заповедника в его западной горной части (район обитания “*урильской*” стаи волков) в конце ноября 2014 г. изменило ситуацию. В ноябре и начале декабря 2014 г. волки этой стаи находились на своем семейном участке. При выходе на свежий (1–2 суток) тигриный след они или спокойно пересекали его, или шли по нему некоторое время. 15.12.2014 г. был отмечен первый случай добычи тигрицей волка (молодой особи). При этом *Илона*, по-видимому, не скрадывала волков, а воспользовалась благоприятной ситуацией, когда она и стая волков из 4–5 особей одновременно обследовали густой порослевой дубняк с гайнами кабанов. 31.01.2015 г. на северной границе участка *Илоны* была зарегистрирована добыча тигрицей еще одного волка, пол и возраст которого определить не удалось. Как и в предыдущем случае, *Илона* и волки столкнулись, по-видимому, при обследовании мест гайнения кабанов. Следствием этого стало то, что в январе 2015 г. волки “*урильской*” стаи сместились к северо-востоку и в феврале 2015 г. их следы перестали регистрироваться на участке обитания тигрицы. Подтверждением ухода волков служит и то, что при сборе образцов экскрементов волка для выяснения спектра питания вида в мае 2015 г. на ежегодном маршруте вместо обычных 20–30 экскрементов на территории “*урильской*” стаи их было обнаружено всего пять. С приходом весны *Илона* стала активнее обследовать всю горную часть заповедника, включая и восточную (район обитания “*олочинской*” стаи), на которой в 2012–2014 гг. фотоловушки регулярно регистрировали волков: так, индекс встречаемости (количество проходов волка на 100 фотоловушко-суток) с апреля по декабрь 2014 г. составил 7. Появление в этих местах тигрицы изменило ситуацию: с декабря 2014 г. по июль 2015 г. волк был зарегистрирован на фотоловушках лишь однажды. На этом участке 21.05.2015 г. *Илона* добыла взрослого волка. При этом, судя по биотопу, в этот раз она намеренно охотилась за волком: характер местности и растительности делают невозможным случайное сближение тигра и волка на короткую дистанцию.

Таким образом, полученные нами данные по питанию выпущенных тигров подтверждают, что они адаптировались к жизни в дикой природе на северо-западе исторического ареала, их питание аналогично таковому, описанному у диких особей. Кроме того, появление тигра в тех местах, где место хищника долгое время было занято только волком, привело к конкурентному вытеснению тигром последнего.

Реакция выпущенных тигров на антропогенную инфраструктуру ландшафта

Полученные нами локации выпущенных тигров позволили проанализировать их поведение при приближении к федеральной трассе Р-297 “Амур”, железной дороге (Транссибирской магистрали), городам и прочим населенным пунктам.

Федеральная трасса Р-297 “Амур”. Тигр *Кузя* пересекал трассу три раза в вечерние и ночные часы. Он ни разу не использовал трассу для продольного перемещения по ней. Все переходы *Кузя*

совершил в бесснежный период. Ни один из переходов не отмечен вблизи мостов. Перед первым своим переходом через трассу *Кузя* находился в общей сложности 9 ч на расстоянии 200 м от обочины, прежде чем решился перейти. После другого перехода через трассу Кузя задержался в 200 м от обочины на 5 ч.

У тигра *Бори* было выявлено 32 перехода через трассу. Все переходы совершены им с 17:00 до 08:00 (время местное), пик в 19:00–21:00. В 16% случаев тигр использовал трассу для перемещения вдоль нее (в интервале 20:00–01:00), в остальных случаях, вероятно, просто пересекал ее. В 83% случаев в течение года тигр пересекал трассу в бесснежный период. Малая доля подходов к трассе в снежный период, возможно, связана с отсутствующей маскировкой ее лиственным и травянистым покровом придорожной растительности. В двух случаях *Боря*, возможно, использовал для перехода через трассу мосты через водные преграды. Анализ локаций в 200 м от обочин показал, что тигр один раз задерживался перед переходом трассы на 6 ч. Дважды он задерживался после перехода, в обоих случаях предварительно используя трассу для перемещения и, вероятно, отходя от нее, продолжал использовать как ориентир. Последний из переходов *Бори* отмечен нами 9.10.2015 г., до того, как он пришел на участок обитания *Светлой*. После этого он больше не подходил к трассе.

Тигрица *Илона* пересекала трассу 13 раз. Как и у *Бори*, пик переходов у нее приходится на вечернее время. Все переходы были отмечены в бесснежный период. Один переход трассы, вероятно, *Илона* совершила под мостом, еще один отмечен возле дренажной трубы в насыпи трассы. Трижды *Илона* задерживалась перед переходом в 200 м от обочины, время варьировало от одного часа до девяти часов. Один раз *Илона* находилась возле обочины 59 часов, вероятно, в этом месте у нее была успешная охота, и после нахождения около добычи она перешла трассу. В отличие от *Бори*, *Илона*, выбрав свой участок обитания, иногда переходила трассу на северную сторону, но, как правило, в течение трех суток возвращалась назад.

Тигры *Золушка*, *Устин* и *Светлая* ни разу не переходили трассу Р-297 и не подходили к ее обочине.

Железная дорога (Транссибирская магистраль). *Кузя* пересекал Транссибирскую магистраль один раз около 05:00. Вероятно, он ее пересек под мостом через реку.

У *Бори* выявлено 17 переходов через железную дорогу в интервале 15:00–06:00. Только 13% переходов тигр совершил в снежный период (причина этого, возможно, та же, что и в случае с автотрассой). Четыре пересечения железной дороги совершены под мостами через реки и – четыре около малых искусственных сооружений (дренажные трубы в железнодорожной насыпи). В общей сложности *Боря* мог восемь раз пересечь Транссибирскую магистраль, минуя непосредственно полотно железной дороги. Как и в случае с автотрассой, *Боря* перестал переходить железную дорогу после того, как выбрал свой участок обитания в Журавлином заказнике и его окрестностях.

Илона формально пересекла Транссибирскую магистраль семь раз. Из них один раз она перешла ее над железнодорожным тоннелем в горной местности: протяженность его около 2 км, локации *Илоны* отмечены практически над всем тоннелем на протяжении 19 ч подряд. В остальных случая *Илона* пересекала железную дорогу, не задерживаясь около нее, и преимущественно ночью. В одном случае она, вероятно, пересекла ее под мостом через реку.

Устин два раза приближался к железной дороге на расстояние менее 200 м, но в обоих случаях разворачивался и перпендикулярно уходил от нее, ни разу не пересекая.

Золушка и *Светлая* ни разу не пересекали железную дорогу и не подходили к ней на близкое расстояние.

Города и прочие населенные пункты. Ни один из выпущенных тигров, кроме *Устина*, ни разу не подходил к городам, но около малых населенных пунктов (обычно в двухкилометровой буферной зоне) тигры были зарегистрированы неоднократно.

Шесть локаций *Кузи* попали в двухкилометровую буферную полосу вокруг малых населенных пунктов. Пять из них отмечены у с. Биракан Облученского р-на Еврейской автономной обл. Здесь *Кузя* на 4 ч задержался между трассой Р-297 и Транссибирской магистралью, выбирая подходящий момент для пересечения железной дороги (расстояние между трассой и железной дорогой в данном месте около 500 м). Еще одна локация *Кузи* в двухкилометровой буферной полосе отмечена около с. Радде: он шел по берегу р. Амур вверх по течению и вышел к селу, но, вероятно, столкнувшись с первыми признаками присутствия человека, развернулся и пошел обратно, после чего обошел село по большой дуге.

У *Бори* в двухкилометровую буферную полосу вокруг малых населенных пунктов попало четыре его локации, а в километровую буферную зону – две из них. В двухкилометровой буферной полосе *Боря* отмечен около с. Новоспасск (Архаринский р-н Амурской обл.): в этот момент он находился на противоположном селу берегу р. Бурея, где, по-видимому, искал место для переправы, но

переплывать реку в данном месте не стал. Вторая локация *Бори* в двухкилометровой буферной зоне зарегистрирована у с. Антоновка (Архаринский р-н), когда он обходил это село. Еще две локации были отмечены, когда *Боря* подошел к с. Черниговка (Архаринский р-н) ближе чем на километр, обходя его по дуге в течение 2 ч.

Илона девять раз оказывалась в двухкилометровой зоне вокруг малых населенных пунктов. Первые две ее локации были у с. Грибовка (Архаринский р-н), которое *Илона* обходила по касательной. Еще четыре ее локации отмечены у с. Пашково (Облученский р-н Еврейской автономной обл.): *Илона* двигалась по берегу р. Амур и вышла к с. Пашково, около которого провела несколько часов (02:00–06:00), пытаясь его обойти по безопасному пути. Три локации в два разных дня попали в окрестности с. Урил (Архаринский р-н): *Илона* находилась на противоположной от села стороне железной дороги и оба раза шла одним маршрутом – от лесного отрога Хинганского заповедника к р. Урил, которую несколько раз переплывала.

Устин – единственный из выпущенных тигров (и единственный повторно изъятый из природы), который не только подошел к городу, но и побывал в нем. В ноябре 2014 г. *Устин*, переплыв р. Амур, оказался на безлесном о-ве Большой Уссурийский, на котором расположены инженерные сооружения на российско-китайской границе. 08.11.2014 г. в 03:00 *Устин* предпринял успешную попытку уйти с острова, переплыв протоку Амурская р. Уссури. Преодолев протоку, он оказался в черте г. Хабаровска, в Индустриальном р-не. Сначала он попал в лесной массив в промышленной зоне, где начал двигаться на юг, параллельно ул. Морозова Павла Леонтьевича. Когда лесной массив закончился, *Устин* пересек песчаный карьер, сохраняя южное направление, параллельное также Амурской протоке. Далее он шел по берегу протоки вдоль забора Хабаровского судостроительного завода, затем пересек р. Красная Речка и оказался на незастроенном участке промышленной зоны, откуда в 08:00 снова переплыл Амурскую протоку и опять оказался на о-ве Большой Уссурийский.

В двухкилометровую буферную полосу вокруг малых населенных пунктов на территории России попали 63 локации *Устина*. Одна локация оказалась возле с. Пронькино (Биробиджанский р-н, Еврейская автономная обл.): увидев село, *Устин* развернулся и ушел от него в обратном направлении. Две локации попали в двухкилометровую буферную полосу с. Желтый Яр (Биробиджанский р-н), около которого *Устин* также развернулся и ушел от него. 60 локаций *Устина* находились в двухкилометровой буферной полосе с. Казакевичево (Хабаровский муниципальный р-н, Хабаровский край). 46 из них были на противоположном от села берегу Амурской протоки на о-ве Большой Уссурийский, где *Устин* пытался найти место для переправы. 14 его локаций находились в непосредственной близости от этого села, к которому *Устин* ходил охотиться на собак после возвращения с территории Китая. В километровую буферную полосу вокруг населенных пунктов не попала ни одна локация *Устина*, даже около с. Казакевичево (вероятно, для охоты на собак *Устин* не заходил в глубь села, а добыв собаку, сразу отходил с ней на безопасное расстояние).

Подводя итог анализа отношения выпущенных тигрят к объектам инфраструктуры человека, можно сделать ряд заключений. Автотрассы и железные дороги не являются для реинтродуцированных тигров препятствием, определяющим их перемещение: при необходимости тигры пересекают эти линейные сооружения, но практически не используют для продольного движения. И автотрассу, и железную дорогу тигры пересекают ночью или в утренние и вечерние часы, избегают пересекать их в снежный период. Мосты и дренажные трубы тигры используют чаще для перехода железной дороги, чем для перехода автотрассы. Выбор постоянного участка обитания снижает до минимума или совсем нивелирует необходимость пересекать автотрассы и железные дороги. В лесной зоне реинтродуцированные тигры обнаруживали населенные пункты на расстоянии от 1 до 2 км до их границы. Этого расстояния достаточно, чтобы безопасно обойти их. Выпущенные тигры никогда не подходили к границе населенных пунктов ближе чем на 500 м (за исключением *Устина*, впоследствии изъятого из природы).

Оценка тигров перед выпуском показала, что *Устин* – единственный из тигров, который не проявлял поведения избегания человека, а только затаивался. Реакция затаивания в целом также является нормальной, но не достаточной для полноценного подтверждения навыков избегания человека в природе.

Взаимоотношения самцов и самок, размножение тигров

По состоянию на январь 2020 г. две самки – *Золушка* и *Светлая*, выпущенные на северо-западе ареала в 2013–2014 гг., принесли четыре выводка. *Золушка* принесла первый выводок (два тигренка) в сентябре 2015 г., второй (два тигренка) – в 2017 г. *Светлая* свой первый выводок (три тигренка) принесла в 2017 г., второй (три тигренка) – в 2019 г.

После выпуска в мае 2013 г. самки *Золушки* в заповеднике “Бастак”, в ноябре 2013 г. в среднем течении р. Бастак был снят фотоловушкой взрослый самец *Заветный*, следы которого впервые были отмечены на территории заповедника в январе 2008 г. в районе горы Дубовая Сопка. По анализу ДНК, выделенной из его экскрементов, нами был определен его генотип. Анализ данных с фотоловушек в августе 2014 г. показал, что тигрица *Золушка* и тигр *Заветный* активно метили одни и те же деревья. Индекс Якобса (0.97) свидетельствовал о высокой степени тяготения тигров к одним и тем же маркировочным деревьям и, очевидно, к меткам друг друга. 02.12.2015 г. *Золушка* была зарегистрирована на фотоловушках в среднем течении р. Бастак с двумя тигрятами-самцами в возрасте 3–4 месяцев (*Восток* и *Принц*), что предполагает их рождение в конце августа–начале сентября 2015 г. Исходя из анализа генотипов животных, отцом этих тигрят с большой вероятностью является самец *Заветный*. Тигрята регистрировались на фотоловушках до февраля 2017 г., после чего, по-видимому, ушли с территории заповедника “Бастак” и информация о них не поступала в течение года, пока один из них (*Восток*) не был еще раз снят фотоловушкой 18.12.2017 г. в верховьях р. Правый Бастак, а второй (*Принц*) в начале 2018 г. не был зарегистрирован в районе Хинганского заповедника – в местах обитания самки *Илоны*.

29.11.2016 г. на территории заповедника “Бастак” на фотоловушках в окрестностях горы Скалистая Сопка впервые был зарегистрирован взрослый самец *Бастак*, который в 2017 г. занял участок *Заветного*, последний раз зарегистрированного на территории заповедника 03.04.2017 г. 28.01.2018 г. на территории, граничащей с заповедником “Бастак”, в охотничьих угодьях, прилегающих к заповеднику, в пойме р. Трек, на фотоловушке были зарегистрированы два тигренка *Золушки* из второго выводка, возраст которых на тот момент составлял 6–7 месяцев, т.е. они родились в июле 2017 г. Анализ данных, полученных с фотоловушек зимой 2018–2019 г., показал, что пол этих тигрят – самец и самка. Отцом этих тигрят является, по-видимому, самец *Бастак*.

20.04.2017 г. фотоловушками в районе слияния рек Правый и Средний Бастак впервые зарегистрирован еще один взрослый самец *Т6*.

10.04.2018 г. одной и той же фотоловушкой зарегистрирована *Золушка*, за которой следует самец *Бастак*: появилась надежда, что тигрица принесет следующий, третий, выводок. Однако мы не обладаем информацией об этом на момент написания статьи.

Таким образом, за семь лет после выпуска в заповедник “Бастак” тигрица *Золушка* принесла по крайней мере четырех тигрят, три из которых самцы и одна самка. Отцы двух этих выводков, по-видимому, разные. При этом присутствие на территории заповедника взрослой самки привлекает других взрослых самцов. Все три молодых самца покинули территорию заповедника, молодая самка после достижения возраста самостоятельной жизни все еще обитает на территории заповедника. Если подросшая самка выберет свой участок обитания вблизи материнского, что характерно для тигров (Гудрич и др., 2005), то сформируется основа для пространственной социальной структуры обитающей здесь группы тигров, что в свою очередь станет ядром формирующейся группировки – одним из узлов пространственно-территориальной структуры восстанавливающейся популяции. Появление здесь еще одной самки имеет огромное значение: на территории заповедника “Бастак”, учитывая емкости его угодий, могут обитать 3–4 тигрицы, поэтому вероятность того, что молодая самка останется здесь жить, очень высока.

В заказнике “Журавлиный” и его окрестностях в Еврейской автономной обл., как показал анализ данных с установленных на этой территории фотоловушек за период с 06.12.2015 г. по 24.07.2018 г., 04.03.2016 г. были отмечены вместе тигрица *Светлая* и тигр *Боря*, который был выпущен в 195 км от ее участка обитания. В конце 2016 г. *Светлая* принесла от *Бори* на этом участке свой первый выводок из трех тигрят (два самца – Ki1 и Ki3 и самка – Ki2). 24.04.2017 г. она была зарегистрирована с тигренком: тогда за ней следовал только один котенок (Ki2, предположительно самка). Во всех последующих регистрациях *Светлой* с выводком присутствовали три котенка (всего таких регистраций с 29.09.2017 г. по 01.12.2017 г. было семь). 01.12.2017 г., в тот же день, когда была последняя регистрация *Светлой* вместе со всем выводком, впервые был зарегистрирован одиночный котенок (Ki2, самка) из этого выводка, а с 24.12.2017 г. котята регистрировались на фотоловушках только поодиночке, что можно считать началом распада выводка. Следует отметить, что после распада выводка один котенок (Ki1, самец) не был зарегистрирован ни разу. Второй котенок (Ki2, самка) с 01.12.2017 г. по 25.03.2018 г. был отмечен четыре раза, а третий (Ki3, самец) один раз 21.05.2018 г. С 08.01.2018 г. *Светлая* регистрировалась одна без котят.

В конце 2019 г. (август–сентябрь) *Светлая* принесла второй выводок, тоже из трех тигрят, пол их на время написания статьи не известен.

Регулярная регистрация на фотоловушках в заказнике “Журавлиный” самца *Бори* позволяет предполагать, что именно он является отцом всех этих тигрят, хотя это предположение требует подтверждения молекулярно-генетической экспертизой.

В местах обитания тигрицы *Илоны* (Хинганский заповедник и его окрестности) после ее появления, как и в заповеднике “Бастак” после появления там Золушки, мониторинг наличия следов амурского тигра выявил появление самцов. В январе 2018 г. в 7 км от села Журавлевка по собранным около следов тигра волосам и капелькам крови молекулярно-генетическими методами (Рожнов и др., 2018а; Rozhnov et al., 2019) было показано присутствие двух самцов. Один из них оказался молодым тигром из первого выводка тигрицы *Золушки* (по кличке *Принц*), который она принесла в заповеднике “Бастак” в 2015 г. Другой самец ранее не встречался на территории Хинганского заповедника. По сообщениям китайских коллег, в ноябре 2019 г. *Принц* погиб в петле в Китае в восточной части Малого Хингана.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, первый этап реинтродукции тигра на северо-западе ареала прошел успешно. К настоящему времени здесь сформирована группировка, в составе которой не менее 20 тигров. Выпущенные тигры адаптировались к жизни в дикой природе, добывают естественные для них корма и не создают конфликтных ситуаций. Две самки принесли четыре выводка. Созданная нами репродуктивная группировка тигров является основой для воссоздания здесь полноценной группировки амурского тигра и в плане генетического разнообразия, и в плане ее демографической структуры.

В Еврейской автономной обл. заповедник “Бастак” и его окрестности стал основным местом пребывания тигрицы *Золушки* (Рожнов и др., 2014; Калинин и др., 2015), которая дважды принесла потомство (всего 4 тигренка), по-видимому, от двух разных самцов – от обитавшего здесь до ее выпуска самца *Заветного* и сменившего его самца *Бастака*. Эта территория стала местом притяжения других самцов, которые не были зарегистрированы ранее (кроме *Заветного* появились еще два самца). Заказник “Журавлиный” стал основным местом пребывания тигрицы *Светлой*, которая сформировала пару с пришедшим сюда самцом *Борей* и дважды принесла, по-видимому, от него, потомство (два выводка по 3 тигренка). В Амурской обл. заповедник “Хинганский” стал основным местом пребывания тигрицы *Илоны* (Кастрикин и др., 2015; Чистополова и др., 2015а), участок обитания которой также стал центром притяжения самцов: здесь появились два ранее не регистрировавшихся самца (один из них – пришедший из заповедника “Бастак” сын *Золушки*).

Впоследствии по разработанной нами методике подготовки животных к выпуску АНО “Центр “Амурский тигр” были выпущены еще пять тигров: три в Еврейской автономной обл. – самка *Филиппа* (2017 г., заказник “Дичун”, принесла первый выводок), самец *Сайхан* и самка *Лазовка* (2018 г., среднее течение р. Биджан, *Лазовка* принесла первый выводок), два тигра – в Амурской обл. – самец *Павлик* и самка *Елена* (2019 г., заповедник “Хинганский”).

В основе восстановления группировки амурского тигра на северо-западе его ареала на территории России лежит разработанная Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук *технология реабилитации и подготовки к жизни в природе тигрят-сирот* (Рожнов и др., 2015а, 2016). Эффективность технологии подтверждена успешной адаптацией возвращенных в природу тигрят: питанием их естественными для них кормами, отсутствием конфликтных ситуаций и рождением двумя выпущенными самками потомства, которое успешно расселяется на этом участке ареала. Вероятно, эта технология может быть успешно использована и для детенышей других видов крупных кошачьих, в том числе рожденных в неволе. Результаты работы послужили основой для проведения Международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих (Москва, 2015).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена Постоянно действующей экспедицией РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России в рамках Программы изучения амурского тигра на Российском Дальнем Востоке, осуществляемой Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук при финансовой поддержке Русского географического общества.

Авторы благодарят за сотрудничество Специнспекцию “Тигр”, Общество сохранения диких животных (WCS), фонд Феникс и Международный фонд защиты животных IFAW, а также В.Г. Юдина (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН), В.Б. Кузьменко (МРОО “Центр “Тигр”), П.Л. Сонина (Национальный парк “Земля леопарда”), А.Н. Феоктистова (Управление по охране и использованию объектов животного мира Правительства Еврейской автономной области), О.Н. Полковникову, И.Л. Полков-

никова (Заповедник “Бастак”), Д.Н. Кочеткова, А.И. Антонова, М.П. Парилова, М.С. Бабыкину (Хинганский государственный заповедник), Д.Г. Микелла, А.Н. Рыбина, Н.Н. Рыбина (Общество сохранения диких животных, WCS), С.Л. Березнюка (фонд Феникс) за активное участие и помощь на разных этапах работы, А.А. Варшавского (ИПЭЭ РАН) за помощь в подготовке карты исторического ареала амурского тигра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов В.К., 1970. Ареал и численность амурского тигра (*Panthera tigris amurensis*) на Дальнем Востоке // Труды 9-го Междунар. конгресса биологов-охотоведов (Москва, сентябрь 1969). М. С. 346–352.

Абрамов В.К., 1974. Тигр в Уссурийском крае и его охрана // Доклады Московского общества испытателей природы. Октябрь 1971–июнь 1972 г. Зоология и ботаника. М.: Изд-во МГУ. С. 16–17.

Абрамов В.К., Пикунов Д.Г., 1976. Редкие виды хищных зверей юга Дальнего Востока СССР // Редкие млекопитающие фауны СССР. М.: Наука. С. 67–96.

Абрамов К.Г., 1960. Охрана тигра на Дальнем Востоке // Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюллетень Комиссии по охране природы АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. № 5. С. 92–95.

Бадридзе Я.К., 2003. Волк. Вопросы онтогенеза поведения, проблемы и метод реинтродукции. М.: ГЕОС. 116 с.

Бадридзе Я.К., 2016. Волк. Проблемы, связанные с реинтродукцией крупных хищных млекопитающих. М.: Модерн, АРХЭ. 132 с.

Байков Н.А., 1927. Тигры на Дальнем Востоке // Охотник. № 8. С. 23–24.

Гептнер В.Г., Слудский А.А., 1972. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 2. Хищные (гиены и кошки). М.: Высшая школа. 552 с.

Гончарук М.С., Керли Л.Л., Найденко С.В., Рожнов В.В., 2012. Встречаемость серопозитивных реакций к инфекционным заболеваниям среди мелких хищников на приграничных территориях Лазовского заповедника // Зоологический журнал. Т. 91. № 3. С. 355–361.

Гудрич Дж.М., Керли Л.Л., Микелл Д.Дж., Смирнов Е.Н., Шлейер Б.О., Куигли Х.Б. и др., 2005. Социальная структура популяции амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Ред.: Микелл Д.Дж., Смирнов Е.Н., Гудрич Дж.М. Владивосток: ПСП. С. 50–60.

Добрынин Д.В., Рожнов В.В., Савельев А.А., Сухова О.В., Ячменникова А.А., 2017. Комплексирование данных мечения животных GPS-передатчиками и материалов мультиспектральной космической съемки для детальной характеристики местообитаний // Исследования Земли из космоса. № 3. С. 40–52.

Довгаль С.В., Ячменникова А.А., Антоневич А.Л., Иванов Е.А., Коренькова А.А., Штейман А.А., Рожнов В.В., 2016. Динамика взаимодействий тигрят (*Panthera tigris altaica*) с матерью, а также некоторых типов активности в возрасте от 5 до 45 недель // Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического общества при РАН). Материалы Международного совещания 1–5 февраля 2016 года, г. Москва. С. 116.

Дудина Н.П., Венедиктова Р.В., Дрынь Г.М., 2019. Адаптация амурского тигра, отловленного после неудачной реинтродукции в природу, к условиям зоопарка Ростова-на-Дону // Научные исследования в зоологических парках. № 34. С. 97–104.

Дунишенко Ю.М., 1985. К вопросу охраны тигра в Хабаровском крае // Изучение и охрана редких и исчезающих видов животных фауны СССР. М.: Наука. С. 62–65.

Есаулова Н.В., Найденко С.В., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Литвинов М.Н., Рожнов В.В., 2010. Гельминтофауна амурского тигра и других хищных млекопитающих в заповедниках Приморского края // Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке. Междунар. науч.-практ. конф., 15–18 марта 2010 г., Владивосток. Владивосток: Дальнаука. С. 147–150.

Жу Ш., Чю И., Лю И., Добрынин Д.В., Сухова О.В. и др., 2019. Структура потенциальных местообитаний амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) и оценка его кормовой базы на территории Национального парка Тайпингоу (Китай) по данным дистанционного зондирования Земли // Исследование Земли из космоса. № 4. С. 60–86.

Казаринов А.П., 1972. Современное распространение и численность тигра на Дальнем Востоке // Зоологические проблемы Сибири. Материалы 4-го совещания зоологов Сибири. Новосибирск: Наука. С. 401–402.

Казаринов А.П., 1979. Амурский тигр // Охота и охотничье хозяйство. № 11. С. 22–23.

Калинин А.Ю., Полковникова О.Н., Чистополова М.Д., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А и др., 2015. Долгосрочный мониторинга реинтродуцированной самки тигра на территории заповедника “Бастак” // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих. Москва, 25–27 ноября 2015 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 108.

Капитонова Л.В., Мартыненко О.Н., Полковников И.Л., Збань П.В., 2008. Амурский тигр в заповеднике “Бастак” и на сопредельных территориях // Регионы нового освоения: экологические проблемы и пути их решения: Материалы межрегион. конф. ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск, 9–12 октября 2008 г. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. Кн. 2. С. 358–362.

Кастрикин В.А., Парилов М.П., Кочетков Д.Н., Антонов А.И., Сонин П.Л. и др., 2015. Влияние реинтродукции тигра (*Panthera tigris altaica*) на группировку волков (*Canis lupus*) в Хинганском заповеднике // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих. Москва, 25–27 ноября 2015 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 130.

Коренькова А.А., Ячменникова А.А., Рожнов В.В., Антоневич А.Л., Иванов Е.А. и др., 2016. Развитие социального игрового поведения тигрят (*Panthera tigris altaica*) в неволе // Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического общества при РАН). Материалы Международного совещания 1–5 февраля 2016 года, г. Москва. С. 185.

Коренькова А.А., Ячменникова А.А., Рожнов В.В., Антоневич А.Л., Иванов Е.А. и др., 2016а. Интенсивность социальных взаимодействий внутри выводка тигрят (*Panthera tigris altaica*) в неволе // Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического общества при РАН). Материалы Международного совещания 1–5 февраля 2016 года, г. Москва. С. 186.

Кучеренко С.П., 1970. Амурский тигр (современное распространение и численность) // Охота и охотничье хозяйство. № 2. С. 20–23.

Кучеренко С.П., 1983. Восстановленный ареал амурского тигра // Редкие виды млекопитающих и их охрана. Материалы 3-го Всесоюзн. совещания. М.: ИЭМЭЖ и ВТО АН СССР. С. 120–121.

Кучеренко С.П., 1985. Тигр. М.: Агропромиздат. 144 с.

Микелл Д.Дж., Керли Л.Л., Гудрич Дж.М., Шлейер Б.О., Смирнов Е.Н. и др., 2005. Особенности питания амурского тигра в Сихоте-Алинском биосферном заповеднике и на Дальнем Востоке России и возможности его сохранения // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Ред.: Микелл Д.Дж., Смирнов Е.Н., Гудрич Дж.М. Владивосток: ПСП. С. 125–131.

Микелл Д.Дж., Рожнов В.В., Рыбин А.Н., Рыбин Н.Н., Середкин И.В. и др., 2015. Особенности питания тигрят, выпущенных в природу в Приамурье, Дальний Восток России // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих 25–27 ноября 2015 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 106.

Найденко С.В., Иванов Е.А., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А. и др., 2010. Использование неинвазивных подходов при оценке гормонального статуса амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) // Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке. Междунар. науч.-практ. конф., 15–18 марта 2010 г., Владивосток. Владивосток: Дальнаука. С. 124–128.

Найденко С.В., Иванов Е.А., Лукаревский В.С., Эрнандес Бланко Х.А., Сорокин П.А. и др., 2011. Активность системы гипоталамус-гипофиз-надпочечники у амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) в неволе и в природе и ее изменение в течение года // Известия РАН. Серия биол. № 3. С. 358–363.

Пажетнов В.С., Пажетнов С.В., Пажетнова С.И., 1999. Методика выращивания медвежат-сирот для выпуска в дикую природу. Тверь: Изд-во Алексей Ушаков и К°. 47 с.

Пажетнов С.В., 2003. Выпуск медвежат-сирот в заповедник “Брянский лес” с целью восстановления популяции бурого медведя (*Ursus arctos arctos*) в Брянской области // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Материалы III Международного симпозиума. Петрозаводск. С. 135–139.

Пажетнов С.В., 2007. Реабилитация бурого медведя (*Ursus arctos arctos*) в России // Заповедники России и устойчивое развитие. Материалы конференции. Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып. 5. Великие Луки. С. 316–320.

Полковникова О.Н., 2015. Амурский тигр в Еврейской автономной области. Ретроспективный анализ // Региональные проблемы. Т. 18. № 1. С. 103–107.

Полковникова О.Н., Калинин А.Ю., 2016. Результаты реинтродукции тигрицы Золушки на территорию заповедника “Бастак” // Региональные проблемы. Т. 19. № 3. С. 31–34.

Раков Н.В., 1965. Современное распространение тигра в Амуро-Уссурийском крае // Зоологический журнал. Т. 44. № 3. С. 433–441.

Рожнов В.В., Сорокин П.А., Найденко С.В., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А. и др., 2009. Неинвазивная индивидуальная идентификация амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) молекулярно-генетическими методами // Доклады Академии наук. Т. 429. № 2. С. 278–282.

Рожнов В.В., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Литвинов М.Н. и др., 2010. Неинвазивный подход к оценке активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы амурских тигров // Доклады Академии наук. Т. 430. № 6. С. 847–849.

Рожнов В.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский В.С., Найденко С.В., Сорокин П.А. и др., 2010а. Применение спутниковых ошейников GPS-Argos для изучения пространства, используемого амурскими тиграми // Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке. Междунар. науч.-практ. конф., 15–18 марта 2010 г., Владивосток. Владивосток: Дальнаука. С. 61–65.

Рожнов В.В., 2011. Место центров разведения, реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих в программах сохранения редких видов // Технологии сохранения редких видов животных. Материалы научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 51.

Рожнов В.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский В.С., Найденко С.В., Сорокин П.А. и др., 2011а. Использование спутниковых радиомаяков для изучения участка обитания и активности амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) // Зоологический журнал. Т. 90. № 5. С. 580–594.

Рожнов В.В., Юдин В.Г., Лукаревский В.С., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А. и др., 2011б. Реабилитация и возвращение в природу тигрят-сирот // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 402.

Рожнов В.В., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский В.С., Сорокин П.А. и др., 2012. Сезонные изменения обилия кормовой базы амурского тигра: опыт применения матрицы фотоловушек // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С.746–756.

Рожнов В.В., Чистополова М.Д., Эрнандес-Бланко Х.А., Найденко С.В., Лукаревский В.С. и др., 2014. Освоение пространства амурским тигром (*Panthera tigris altaica*) при реинтродукции на северо-западе ареала // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных: материалы Международной научно-практической конференции (г. Владивосток, 25–27 ноября 2014 г.). Под ред.: Савельева А.П., Середкина И.В. Владивосток: ООО “Рея”. С. 266–271.

Рожнов В.В., Чистополова М.Д., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Найденко С.В., Сорокин П.А., 2015. Участок обитания самки дальневосточного леопарда *(Panthera pardus orientalis*, Carnivora, Felidae), его структура и использование на протяжении годового цикла // Зоологический журнал. Т. 94. № 5. С. 593–603.

Рожнов В.В., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Блидченко Е.Ю. и др., 2015а. Реинтродукция амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) в России: результаты первого этапа работы // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих. Москва, 25–27 ноября 2015 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 12.

Рожнов В.В., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Блидченко Е.Ю. и др., 2016. Восстановление амурского тигра в России: Технология реабилитации и подготовки к возвращению в природу тигрят, оставшихся без родителей, и система мониторинга выпущенных животных // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 356.

Рожнов В.В., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Чистополова М.Д., Сорокин П.А. и др., 2018. Воссоздание в России группировки амурских тигров на северо-западе ареала: Результаты работы по проекту Постоянно действующей экспедиции РАН “Изучение и сохранение амурского тигра на Дальнем Востоке России” // Международный научно-практический симпозиум “Сохранение популяции амурского тигра: итоги, проблемы и перспективы”. Сборник материалов. 28–29 июня 2018, Россия, Хабаровск. С. 18–26.

Рожнов В.В., Ячменникова А.А., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Чистополова М.Д. и др., 2018а. Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек. М.: Товарищество научных изданий КМК. 121 с.

Рожнов В.В., Чистополова М.Д., Ячменникова А.А., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Найденко С.В., 2019. Ориентация крупных хищных млекопитающих после выпуска в природу на примере тигра и леопарда // Ориентация и навигация животных. Тезисы II научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 65.

Скрипова К.В., 2005. Методическое пособие по выращиванию молодняка гималайского медведя (*Ursus thibetanus*) с целью выпуска в дикую природу. Владивосток: Дальнаука. 47 с.

Слудский А.А., 1966. Мировое распространение и численность тигра // Труды ин-та зоологии Академии наук Казахской ССР. Т. 26. Охотничье-промысловые звери Казахстана. Алма-Ата. С. 212–261.

Слудский А.А., 1973. Распространение и численность диких кошек в СССР // Труды ин-та зоологии АН Казахской ССР. Т. 34. Промысловые млекопитающие Казахстана. С. 5–106.

Сорокин П.А., Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский В.С., Найденко С.В., Литвинов М.Н. и др., 2010. Молекулярно-генетические методы как подход к неинвазивной идентификации особей амурского тигра и их дериватов // Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке. Междунар. науч.-практ. конф., 15–18 марта 2010 г., Владивосток. Владивосток: Дальнаука. С. 121–123.

Флинт В.Е., 2004. Стратегия сохранения редких видов в России: теория и практика. М.: Московский зоопарк. 376 с.

Чистополова М.Д., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Найденко С.В., Блидченко Е.Ю. и др., 2015. Отношение реинтродуцированных тигрят-сирот к объектам инфраструктуры человека – авто- и железным дорогам, мостам // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих. Москва, 25–27 ноября 2015 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 104.

Чистополова М.Д., Кастрикин В.А., Кочетков Д.Н., Антонов А.И., Парилов М.П. и др., 2015а. Выбор территории Хинганского заповедника самкой амурского тигра в качестве участка обитания // Материалы международной рабочей встречи по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих. Москва, 25–27 ноября 2015 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 112.

Штейман А.А., Ячменникова А.А., 2016. Социальное поведение особей амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) при объединении в группу взрослых самцов и самки с выводком в неволе // Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического общества при РАН). Материалы Международного совещания 1–5 февраля 2016 года, г. Москва. С. 469.

Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский В.С., Найденко С.В., Сорокин П.А., Литвинов М.Н. и др., 2010. Опыт применения цифровых фотоловушек для идентификации амурских тигров, оценки их активности и использования основных маршрутов перемещений животными // Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке. Междунар. науч.-практ. конф., 15–18 марта 2010 г., Владивосток. Владивосток: Дальнаука. С. 100–103.

Эрнандес-Бланко Х.А., Рожнов В.В., Лукаревский В.С., Найденко С.В., Чистополова М.Д. и др., 2013. Метод пространственно-эксплицитного повторного отлова (SECR, SPACECAP): новый подход к определению плотности популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) с помощью автоматических фоторегистраторов // Доклады Академии наук. Т. 453. № 2. С. 230–233.

Юдин В.Г., Юдина Е.В., 2009. Тигр Дальнего Востока России. (Отв. ред. Рожнов В.В.). Владивосток: Дальнаука. 485 с.

Ячменникова А.А., Рожнов В.В., Блидченко Е.Ю., Поярков А.Д., Коренькова А.А., Штейман А.А., 2017. Интеграция данных для разработки универсальной шкалы постнатального онтогенеза тигрят // Журнал общей биологии. Т. 78. № 4. С. 40–51.

Amur-Heilong River Basin Reader, 2008. *Simonov E.A., Dahmer T.D.* (eds). Hong Kong: Ecosystems Ltd. 426 p.

Blidchenko E.Y., Rozhnov V.V., Yachmennikova A.A., Sonin P.L., Naydenko S.V. et al., 2015. Analysis of changes in social contacts of orphaned tiger cubs (*Panthera tigris altaica*) within the first year during rehabilitation // Proc. of 10th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Berlin 2015, Leibniz Institute for Zoo and Wildlife Research (IZW). P. 33.

Blidchenko E.Y., Rozhnov V.V., Sonin P.L., Yachmennikova A.A., Sorokin P.A. et al., 2015a. Rehabilitation of orphaned tiger cubs (*Panthera tigris altaica*) in the center for rehabilitation and reintroduction of tigers and other rare animal species // Proc. of the international workshop on rehabilitation and reintroduction of large carnivores, Moscow, November 25–27, 2015. P. 73.

Blidchenko E.Y., Rozhnov V.V., Yachmennikova A.A., Sonin P.L., Naydenko S.V. et al., 2015b. Social contacts of orphaned tiger cubs (*Panthera tigris altaica*) development during the first year of rehabilitation // Proc. of the international workshop on rehabilitation and reintroduction of large carnivores, Moscow, November 25–27, 2015. P. 79.

Dunham K.M., 1998. Spatial organization of mountain gazelles *Gazella gazella* reintroduced to central Arabia // Journal of Zoology. V. 245. № 4. P. 371–384.

Harris S., Cresswell W.J., Forde P.G., Trewhella W.J., Woollard T., Wray S., 1990. Home range analysis using radio-tracking data – a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals // Mammal review. V. 20. № 2–3. P. 97–123.

Hayne D.W., 1949. Calculation of size of home range // Journal of Mammalogy. V. 30. P. 1–18.

Hernandez-Blanco J.A., Naidenko S.V., Chistopolova M.D., Lukarevskiy V.S., Kostyrya A. et al., 2015. Social structure and space use of Amur tigers (*Panthera tigris* Temminck, 1884) in Southern Russian Far East based on GPS telemetry data // Integrative Zoology. V. 10. P. 365–375.

IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group, 1998. Guidelines for Re-introductions. International Union for the Conservation of Nature, Gland, Switzerland. [Google Scholar].

Kenward R.E., Marcström V., Karlbom M., 1993. Post-nestling behaviour in goshawks, Accipiter gentilis: II. Sex differences in sociality and nest-switching // Animal Behaviour. V. 46. № 2. P. 371–378.

MacDonald L., 2010. Biology and conservation of wild felids. NY.: Oxford University Press Inc. 739 p.

Miller C.S., Hebblewhite M., Petrunenko Y.K., Seryodkin I.V., DeCesare N.J. et al., 2013. Estimating Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) kill rates and potential consumption rates using global positioning system collars // Journal of Mammalogy. V. 94. № 4. P. 845–855.

Naidenko S.V., Hernandez-Blanco J.A., Pavlova E.V., Erofeeva M.N., Sorokin P.A. et al., 2018. Primary study of sero prevalence to virus pathogens in wild felids of South Primorie, Russia // Canadian Journal of Zoology. V. 96. № 8. P. 839–846.

Naidenko S.V., Hernandez-Blanco J.A., Erofeeva M.N., Litvinov M.N., Rozhnov V.V., 2019. Serum prevalence to nonviral pathogens in wild felids of southern Primorye, Russia // Nature Conservation Research. V. 4. P. 99–105.

Rozhnov V.V., Yachmennikova A.A., Antonevich A.L., Ivanov E.A., Dovgal S.V. et al., 2015. Mother-cub interactions in tigers (*Panthera tigris altaica*): mutual changes in intensity and activity during early postnatal ontogenesis // Proc. of 10th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Berlin 2015, Leibniz Institute for Zoo and Wildlife Research (IZW). P. 166.

Rozhnov V.V., Yachmennikova A.A., Blidchenko E.Y., Sonin P.L., Hernandez-Blanco J.A. et al., 2015a. Development of hunting behaviour in Amur tigers: analyses of orphaned tigers learning to hunt live prey // Proc. of the international workshop on rehabilitation and reintroduction of large carnivores, Moscow, November 25–27, 2015. P. 87.

Rozhnov V.V., Yachmennikova A.A., Hernandez-Blanco J.A., Naidenko S.V., Chistopolova M.D. et al., 2019. Study and Monitoring of Big Cats in Russia. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 138 p.

Sorokin P.A., Rozhnov V.V., Krasnenko A.U., Lukarevskiy V.S., Naidenko S.V., Hernandez-Blanco J.A., 2016. Genetic structure of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population: Are tigers in Sikhote-Alin and southwest Primorye truly isolated? // Integrative Zoology. V. 11. № 1. P. 25–32.

Stickel L.F., 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals // Journal of Mammalogy. V. 35. № 1. P. 1–15.

Worton B.J., 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies // Ecology. V. 70. P. 164–168.

Zhu Shibing, Qu Yi, Yachmennikova A., Kotlov I., Sandlerskiy R. et al., 2020. Assessment of Potential Habitat Suitability for Amur Tiger in Lesser Khingan Mountains Based on MaxEnt Modeling // Acta Therilogica Sinica. V. 40. № 4. P. 317–328. DOI: 1016829/j.slxb.150413

RESTORATION OF THE AMUR TIGER (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) POPULATION IN THE NORTHWEST OF ITS DISTRIBUTION AREA

V. V. Rozhnov[1, *], S. V. Naidenko[1], J. A. Hernandez-Blanco[1], M. D. Chistopolova[1], P. A. Sorokin[1], A. A. Yachmennikova[1], E. Yu. Blidchenko[2], A. Yu. Kalinin[3], V. A. Kastrikin[4]

[1]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia
[2]National Park "Land of Leopard", Vladivostok, 690068 Russia
[3]"Bastak" State Nature Reserve, Birobidjan, 679014 Russia
[4]Khingan State Nature Reserve, Arkhara, 676740 Russia
**e-mail: rozhnov.v@gmail.com*

The results of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) grouping recovery in the Northwest of its distribution area are presented. An analysis of tiger cubs specially trained for wildlife and released includes: establishing the spatial structure, the ability to find and hunt natural prey, the reaction to anthropogenic landscapes, facilities and infrastructure, and reproductive relationships. The young released tigers got successfully adapted to wildlife, developed a specifically actual spatial structure, hunted for wild prey, did not initiate carnivore-human conflicts, females brought offspring repeatedly, wild born younglings successfully disperses in this part of the range. Thus, in the northwest of the distribution area of the Amur tiger, where in the 1970's this species was totally exterminated, its grouping has presently recovered and stabilized. The total grouping numbers currently amount to at least 20 individuals. The restoration of the Amur tiger grouping is based on the technology developed and used by the A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences for orphaned tiger cub rehabilitation and training for wildlife.

Keywords: Amur tiger, *Panthera tigris altaica*, rehabilitation, reintroduction, grouping recreation, space use, home range, GPS telemetry, photo-tracks, nutrition, breeding

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 1, с. 104–114

УДК 599.325.2;591.431.4(571.6)

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ СТРОЕНИЯ ТРЕТЬЕГО НИЖНЕГО ПРЕДКОРЕННОГО ЗУБА СЕВЕРНОЙ ПИЩУХИ (*OCHOTONA HYPERBOREA* (PALLAS 1811))

© 2021 г. А. Е. Гусев[a], *, М. П. Тиунов[a]

[a]*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия*

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

Поступила в редакцию 31.05.2019 г.
После доработки 03.07.2019 г.
Принята к публикации 19.12.2019 г.

Проанализирована изменчивость формы жевательной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба (p_3) у современных представителей северной пищухи (*Ochotona hyperborea*). Выявлена изменчивость трех основных признаков, характеризующих этот зуб: форма перешейка, соединяющего антероконид и постероконид, форма антероконида и форма постероконида. Построена комбинативная решетка, показывающая распределение морфотипов жевательной поверхности p_3 на основании различающих их признаков. На севере и юге ареала доминируют особи с различными морфотипами жевательной поверхности p_3.

Ключевые слова: зубы, морфотипы, комбинативная решетка, морфопространство, *Ochotona hyperborea*

DOI: 10.31857/S0044513420110021

Северная пищуха *Ochotona hyperborea* (Pallas 1811) относится к одному из наиболее широко распространенных видов Северной Азии. Ее обитание связано преимущественно с каменистыми россыпями на открытых и покрытых лесом и кустарником горных склонах, побережьях рек и морском побережье. Широкое распространение этого вида естественно привлекало исследователей к изучению различных аспектов его изменчивости. Проводились изучение географической изменчивости черепа (Lissovsky, 2003), молекулярно-генетические (Lissovsky, 2014), кариологические (Воронцов, Иваницкая, 1973; Картавцева и др., 2014) и биоакустические исследования (Kawamichi, 1981; Lissovsky, Lissovskaya, 2002; Лисовский, 2005). Отдельный интерес представляет изучение внутривидовой изменчивости третьего нижнего предкоренного зуба p_3, наиболее часто используемого при идентификации ископаемых пищух, остатки которых зачастую представлены только отдельными зубами. Проведенное недавно изучение изменчивости методом геометрической морфометрии формы антероконида и передних складок (пара- и протофлексид) у 4 современных видов пищух показало отсутствие значимых различий между исследуемыми видами по форме этих структур, что связывается с их значительной внутривидовой изменчивостью (Volkova, Lissovsky, 2018). В то же время, в этой работе высокая внутривидовая изменчивость только фиксируется, а не рассматривается все пространство морфологических состояний формы третьего нижнего предкоренного зуба у исследуемых видов. Работы по изучению внутривидовой изменчивости формы этого зуба отсутствуют, что значительно осложняет как проведение диагностики ископаемых пищух, так и сравнительное изучение его морфотипической изменчивости во времени. Количество находок северной пищухи в ископаемом состоянии увеличивается (Лисовский, Сердюк, 2004; Панасенко, Тиунов, 2010; Калмыков, 2015; и др.), поэтому возникает настоятельная необходимость проведения анализа всего морфопространства формы жевательной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба, прежде всего у современных представителей этого вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение третьего нижнего предкоренного зуба (p_3) северной пищухи проводилось на коллекционных материалах лаборатории териологии

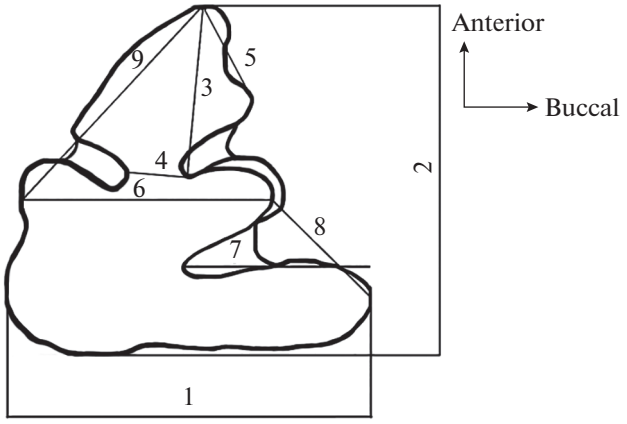


Рис. 1. Схема промеров p_3 северной пищухи *Ochotona hyperborea*. Пояснения в тексте.

ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН и Зоологического музея МГУ.

В целом, было просмотрено 183 третьих нижних премоляров северной пищухи из 10 локалитетов.

Исследование проводилось в несколько этапов. На первом этапе рассчитывалось распределение размерных характеристик зуба. Затем выделялись признаки, с помощью которых можно охарактеризовать морфотипическую изменчивость жевательной поверхности исследуемого зуба. Для различных состояний этих признаков рассчитывалась их частота встречаемости. На последнем этапе проводились сравнения и анализ наиболее часто встречающихся морфотипов.

В работе использовался один из методов многомерной статистики, а именно последовательный дискриминантный анализ. Последовательность анализа заключалась в объединении исследуемых выборок при помощи функции матричной классификации и расстояния Махаланобиса. Для вычисления достоверности расстояний Махаланобиса было принято использовать значение уровня значимости *p*-level, равное 0.01, так как объем выборки $n > 100$ (Наследов, 2004). Для вычисления достоверности различий между выборками по размерным характеристикам предкоренных зубов был рассчитан критерий Стьюдента. Так как статистические различия между самцами и самками отсутствуют (Лисовский, Сердюк, 2004; Lissovsky, 2014; Volkova, Lissovsky, 2018), выборки анализировали без разделения по полу. Для выполнения расчетов использовалось программное обеспечение Statistica 13.

В данной работе использовались девять промеров (рис. 1): 1 – ширина зуба, 2 – длина зуба, 3 – расстояние между наиболее назальной точкой переднего сегмента и наиболее глубоко расположенной точкой буккальной петли, 4 – ширина перешейка между передним и задним сегментами, 5 – ширина буккальной части переднего сегмента – расстояние между наиболее назальной и буккальной точками переднего сегмента, 6 – расстояние между наиболее буккальной точкой второго сегмента и самой выпуклой частью с лингвальной стороны, 7 – длина буккальной петли третьего сегмента – расстояние между наиболее буккальной точкой третьего сегмента и наиболее глубоко расположенной точкой задней буккальной петли, 8 – расстояние между наиболее буккальными точками второго и третьего сегментов, 9 – расстояние между наиболее назальной точкой переднего сегмента и самой выпуклой частью с лингвальной стороны.

Все промеры и рисунки жевательной поверхности зубов производились только у взрослых особей с помощью бинокулярного микроскопа Zeiss Stemi SV 6 с окулярным измерения представлены в миллиметрах. Для составления морфологической классификационной таблицы проводилось сканирование рисунков, полученных на микроскопе, с последующей обработкой в программе Photoshop CS6.

Морфологическое исследование

В связи с отсутствием работ по выделению фенотипов жевательной поверхности зубов у пищуховых, поиск наиболее важных варьирующих признаков для данного исследования составлялся по аналогии с тем, как это осуществлялось в других работах по млекопитающим (Круковер, 1989; Поздняков, 2005; 2011; Гимранов, 2015; Гимранов, Косинцев, 2017). Ниже приводится подробное описание различных состояний используемых в работе признаков жевательной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба северной пищухи.

Форма перешейка, соединяющего антероконид и постероконид. Изменение этого признака зависит от расположения по отношению друг к другу пара- и протофлексида; длины и формы этих флексидов и вершины антероконида. В данной работе используется три положения перешейка: I – изогнутый, II – S-образный, III – прямой.

Для изогнутого перешейка характерно низкое положение протофлексида к парафлексиду, за счет чего от начала середины перешейка можно провести изогнутую линию до вершины антероконида. При S-образном перешейке в нижнем положении находится парафлексид и, следова-

Рис. 2. Схема положения перешейка относительно вершины антероконида: I – изогнутый перешеек, II – S-образный перешеек, III – прямой перешеек. Пунктирная линия показывает направление перешейка относительно вершины антероконида.

тельно, линия от начала перешейка до вершины антероконида имеет изогнутую форму (рис. 2). При прямом перешейке парафлексид и протофлексид находятся один напротив другого и образуют прямую линию, от начала перешейка до вершины антероконида можно провести прямую линию.

Форма антероконида. Так как в процессе жевания у пищух большая нагрузка приходится именно на антероконид (Гуреев, 1964), то эта структура является достаточно изменчивой. В данной работе выделяются восемь вариантов строения антероконида (рис. 3).

Тип a. Антероконид в виде ромба, без выраженной либо с едва заметной входящей складкой на лабиальной стороне.

Тип a_2. Антероконид в виде ромба без выраженных отростков и складок.

Тип b. Антероконид закруглен, с выраженным отростком с лингвальной или лабиальной сторон.

Тип c_1. Антероконид в виде овала с коротким отростком на лабиальной стороне.

Тип c_2. Антероконид в виде овала без выраженных отростков.

Тип d. Антероконид в виде ромба или трапеции. Отличием от остальных типов является наличие входящей складки с лабиальной стороны, плоской верхней частью складки парафлексида и длинной лингвальной стороной.

Тип e. Антероконид ромбовидной формы, с вытянутой вершиной, имеет входящую складку и небольшой отросток на лабиальной стороне.

Тип f. Антероконид трапециевидной формы, с выраженными отростками с лингвальной и лабиальной сторон. Вершина антероконида плоская либо конической формы. В редких случаях отростки с лингвальной и лабиальной сторон могут быть едва заметны.

Форма постероконида. Наиболее характерными изменяющимися структурами являются форма протоконида, наличие/отсутствие мезофлексида (рис. 4).

Тип A. Широкий протоконид, с вытянутой в прямом направлении вершиной. Является наиболее часто встречающимся в исследуемой выборке.

Тип B. Широкий протоконид, закруглен, и своей вершиной вытянут вверх.

Тип C. Протоконид очень короткий и имеет заостренную, треугольную форму.

Тип D. Единственный тип с наличием предполагаемого аберрантного признака – наличие мезофлексида. Является наиболее редким по всей исследуемой выборке.

Разложив признаки по состояниям, мы получаем комбинативную решетку, показывающую распределение морфотипов жевательной поверхности p_3 по различающим их признакам. Такая решетка позволяет увидеть пределы разнообразия формы жевательной поверхности третьего нижнего премоляра северной пищухи и наглядно показывает, какие ячейки остаются пустыми и какие морфотипы еще можно ожидать.

Определяющими критериями для морфологической классификации служат форма перешейка, соединяющего антероконид и постероконид; тип структуры антероконида и постероконида (табл. 4). Классификационная таблица представляет собой прямоугольную сетку, из 8 вертикальных рядов, равным числу типов антероконида, и 12 горизонтальных строк. Для большей компактности таблицы распределение признака по форме перешейка решено было расположить в левой части таблицы. За счет этого ряды типов постероконида разделены на три группы, пронумерованные рим-

Рис. 3. Форма антероконида. Пояснения в тексте.

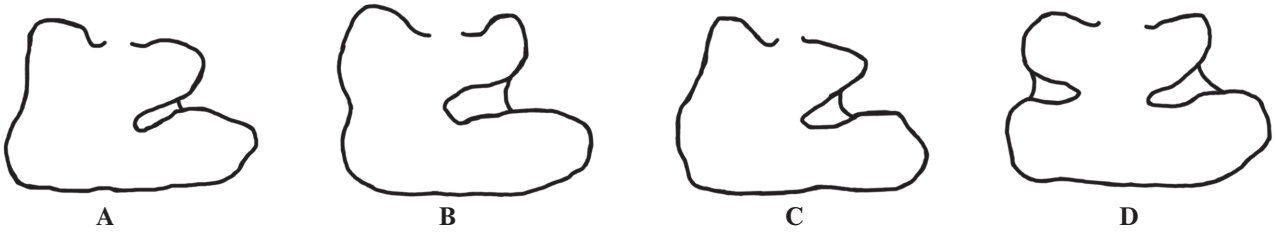


Рис. 4. Форма постероконида. Пояснения в тексте.

скими цифрами. В каждую вертикальную и горизонтальную ячейки помещены графические отображения формы перешейка; типов антероконида и постероконида, с присвоением им буквенного обозначения.

В полученные от пересечения рядов и строк ячейки помещены графические схемы рисунка жевательной поверхности зубов. Каждой модели соответствует конкретный рисунок жевательной поверхности зубов.

При нахождении любого нового состояния признака у современных или ископаемых зубов классификационная таблица может изменяться и дополняться. Также возможно, что некоторые модели жевательной поверхности третьего нижнего премоляра не существуют в принципе, и ячейки останутся пустыми.

Любой морфотип можно записать в виде следующего выражения:

$$X - y - Z$$

где X – цифровое обозначение формы перешейка, y – буквенное обозначение формы антероконида, Z – буквенное обозначение формы постероконида.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Статистический анализ

При проведении последовательного дискриминантного анализа исследуемые выборки классифицировались между собой в несколько этапов. После первого этапа выборки с Чукотки, Камчатки и Полярного Урала оказались статистически отличны от остальных групп, так как их значения уровня значимости p-level < 0.01 (табл. 1). Эти выборки были объединены в общую группу.

Следующий повторный этап дискриминантного анализа включал в себя оставшиеся не классифицированные группы. Конечным результатом таких последовательных этапов стало объединение всех исследуемых выборок в три большие группы: северную, южную и восточную (рис. 5). Северная группа состоит из образцов зубов пищух Камчатки (28), Чукотки (68) и Полярного Урала (4). Южную группу составляют образцы зубов пищух южной части Якутии (15), Забайкалья (22), Амурской обл. (9) и Тувы (15). К восточной группе были отнесены образцы зубов пищух из Хабаровского края (11), Приморского края (5) и Сахалина (5).

Образованные группы почти полностью повторяют распределение северной пищухи по акустическим расам (Лисовский, 2005). Отличием является то, что образцы из Амурской обл. находятся в южной группе, а в разделении по акустическим расам эта область относится к восточной группе.

Исследованные зубы северной группы мельче подобных из южной и восточной групп (табл. 2). Размеры зубов из восточной и южной групп схожи между собой. При этом расстояние Махаланобиса между южной и восточной группами значительно меньше. Таким образом образцы из этих групп наиболее близки друг к другу по размерным характеристикам нижнего предкоренного зуба, относительно северной группы (табл. 3).

Частота встречаемости морфотипов в классификационной таблице

После выделения наиболее значимых морфологических признаков была построена классификационная морфологическая таблица жевательной поверхности третьих нижних премоляров северной пищухи (табл. 4). Всего было обнаружено 39 комбинаций по трем признакам.

Поскольку выявленные морфотипы объединяют в себя различное число экземпляров, была рассчитана частота встречаемости, отображаемая в табл. 5. Большее число моделей относится к первой группе с изогнутым перешейком (49.18%). В этой группе встречаются комбинации **a-A**, **d-A** и **f-A**, с частотами встречаемости выше 6%. В этой группе также встречается и наибольшее количество морфотипов с **C**-формой постероконида. Во

Таблица 1. Квадраты расстояний Махаланобиса

Группы	Группы									
	Чукотка	Камчатка	Полярный Урал	Амурская область	Тува	Якутия	Забайкалье	Хабаровский край	Приморский край	Сахалин
Чукотка		1.42 (0.00)	5.75 (0.02)	12.88 (0.00)	5.27 (0.00)	7.94 (0.00)	6.05 (0.00)	7.78 (0.00)	10.74 0.00	11.37 (0.00)
Камчатка	1.42 (0.00)		5.97 (0.02)	8.87 (0.00)	3.22 (0.00)	4.85 (0.00)	3.16 (0.00)	4.28 (0.00)	7.54 (0.00)	6.60 (0.00)
Полярный Урал	5.75 (0.02)	5.97 (0.02)		22.75 (0.00)	10.21 (0.00)	14.64 (0.00)	12.26 (0.00)	11.63 (0.00)	19.12 (0.00)	16.77 (0.00)
Амурская область	12.88 (0.00)	8.87 (0.00)	22.75 (0.00)		4.67 (0.00)	2.10 (0.27)	2.85 (0.05)	9.55 (0.00)	2.38 (0.61)	8.96 (0.00)
Тува	5.27 (0.00)	3.22 (0.00)	10.21 (0.00)	4.67 (0.00)		1.08 (0.56)	2.33 (0.02)	7.74 (0.00)	7.03 (0.00)	8.27 (0.00)
Якутия	7.94 (0.00)	4.85 (0.00)	14.64 (0.00)	2.10 (0.27)	1.08 (0.56)		1.26 (0.30)	6.09 (0.00)	3.73 (0.16)	6.44 (0.00)
Забайкалье	6.05 (0.00)	3.16 (0.00)	12.26 (0.00)	2.85 (0.05)	2.33 (0.02)	1.26 (0.30)		3.94 (0.00)	2.36 (0.43)	3.44 (0.09)
Хабаровск	7.78 (0.00)	4.28 (0.00)	11.63 (0.00)	9.55 (0.00)	7.74 (0.00)	6.09 (0.00)	3.94 (0.00)		4.72 (0.09)	3.72 (0.14)
Приморский край	10.74 (0.00)	7.54 (0.00)	19.12 (0.00)	2.38 (0.61)	7.03 (0.00)	3.73 (0.16)	2.36 (0.43)	4.72 (0.09)		6.86 (0.04)
Сахалин	11.37 (0.00)	6.60 (0.00)	16.77 (0.00)	8.96 (0.00)	8.27 (0.00)	6.44 (0.00)	3.44 (0.09)	3.72 (0.14)	6.86 (0.04)	

В скобках – критерии значимости.

Таблица 2. Размеры зубов p_3 (мм) северной пищухи *Ochotona hyperborea*

Признак	Северная группа		Южная группа		Восточная группа	
	Mean ± *SD*	Min–Max	Mean ± *SD*	Min–Max	Mean ± *SD*	Min–Max
1	1.16 ± 0.09	0.94–1.44	1.31 ± 0.12	1.00–1.52	1.33 ± 0.10	1.00–1.52
2	1.05 ± 0.09	0.84–1.30	1.23 ± 0.10	1.00–1.36	1.24 ± 0.11	1.00–1.36
3	0.44 ± 0.07	0.12–0.60	0.54 ± 0.07	0.32–0.62	0.53 ± 0.08	0.32–0.62
4	0.14 ± 0.03	0.06–0.20	0.13 ± 0.03	0.10–0.24	0.16 ± 0.04	0.10–0.24
5	0.28 ± 0.06	0.16–0.46	0.40 ± 0.08	0.22–0.56	0.40 ± 0.09	0.22–0.56
6	0.77 ± 0.09	0.56–0.96	0.92 ± 0.09	0.70–1.08	0.91 ± 0.10	0.70–1.08
7	0.55 ± 0.07	0.42–0.74	0.65 ± 0.09	0.54–0.74	0.66 ± 0.06	0.54–0.74
8	0.47 ± 0.06	0.32–0.78	0.54 ± 0.06	0.40–0.60	0.52 ± 0.06	0.40–0.60
9	0.74 ± 0.06	0.58–0.98	0.85 ± 0.08	0.60–0.90	0.80 ± 0.08	0.60–0.90

Примечания. Mean – среднее значение, *SD* – стандартное отклонение, Min – минимальное значение, Max – максимальное значение.

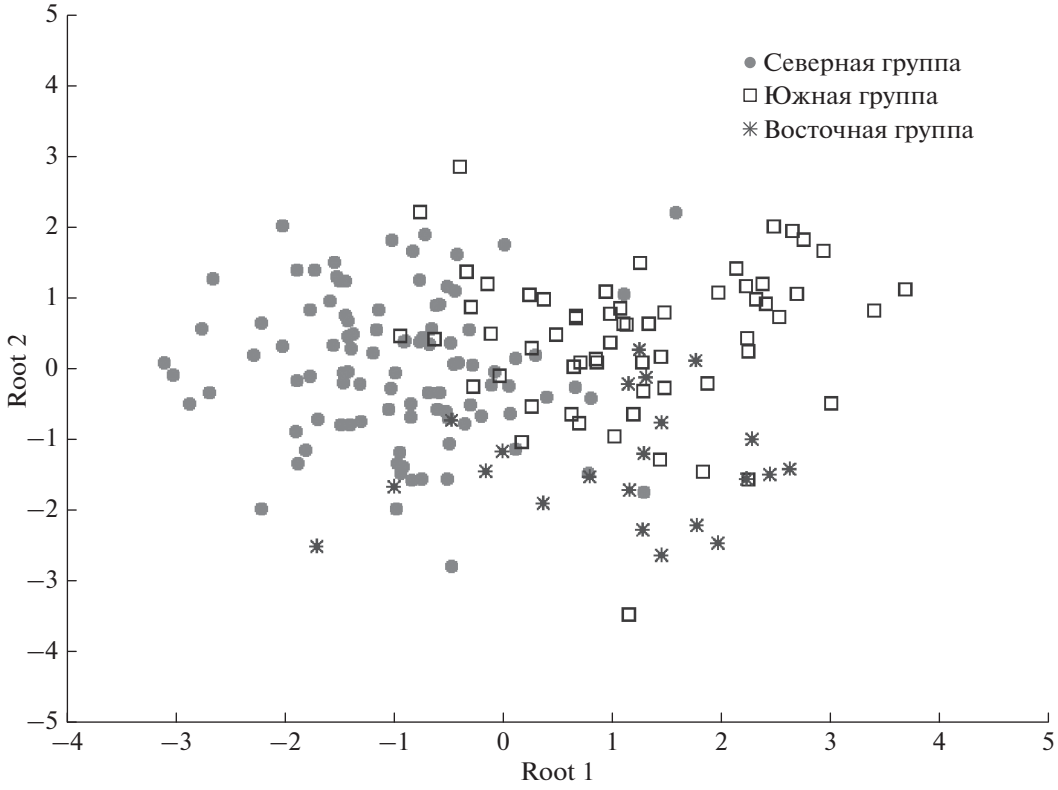


Рис. 5. Распределение экземпляров пищух по размерным характеристикам p_3.

второй группе преобладают комбинации морфотипов **c1-B** и **f-A**. Наименьшее число морфотипов находится в третьей группе. В этой группе нет доминирующих морфотипов.

Встречаемость различных форм перешейка

Географическая изменчивость структуры жевательной поверхности третьего нижнего премоляра северной пищухи может быть охарактеризована по частоте встречаемости морфотипов в исследуемой выборке (табл. 6).

Преобладание изогнутого перешейка характерно только для северной группы и составляет 56%. У южной и восточной групп преобладает S-образный перешеек, 59.02 и 50% соответственно.

Встречаемость различных форм антероконида

Полный набор форм антероконида встречается только в северной и южной группах (табл. 7). Преобладающими формами для северной группы являются формы **a** (25%) и $\mathbf{c_1}$ (23%). У южной группы форма **d** встречается в 31% случаях, а форма **f** почти в 33% случаев. Формы **a** и **c** имеют низкие значения частоты встречаемости. У пищух из восточной группы отсутствуют формы **a**, $\mathbf{a_2}$, **b**, но при этом преобладающими являются такие же формы, как и в южной группе **d** (32%) и **f** (40%).

Таблица 3. Квадраты расстояний Махаланобиса между группами и уровень значимости

Группа	Северная	Южная	Восточная	Уровень значимости
Северная	0.00	4.94	5.97	<0.01
Южная	4.94	0.00	3.24	<0.01
Восточная	5.97	3.24	0.00	<0.01

Таблица 4. Морфологическая классификационная таблица

Форма перешейка	Форма постеро-конида	Форма антероконида							
		a	a_2	b	c_1	c_2	d	e	f
I	A			–					
	B					–			
	C		–				–	–	
	D	–	–	–	–	–	–	–	–
II	A								
	B		–	–					
	C	–	–	–	–	–	–	–	
	D	–	–	–	–	–		–	–
III	A	–	–	–	–	–	–	–	
	B	–	–		–	–	–	–	
	C		–	–	–	–	–	–	–
	D	–	–	–	–	–	–	–	–

Пояснения в тексте.

Таблица 5. Частота встречаемости морфотипов, %

Форма перешейка	Форма постеро-конида	Форма антероконида							
		a	a_2	b	c_1	c_2	d	e	f
I **49.18**	A	**6.01** (11)	**1.09** (2)	–	1.09 (2)	4.92 (9)	**6.56** (12)	2.73 (5)	**6.01** (11)
	B	2.19 (4)	0.55 (1)	3.83 (7)	2.19 (4)	–	3.28 (6)	0.55 (1)	3.28 (6)
	C	2.19 (4)	–	0.55 (1)	1.09 (2)	0.55 (1)	–	–	0.55 (1)
	D	–	–	–	–	–	–	–	–
II **46.99**	A	3.83 (7)	3.28 (6)	1.09 (2)	3.83 (7)	3.83 (7)	4.37 (8)	1.09 (2)	**7.10** (13)
	B	0.55 (1)	–	–	**6.01** (11)	0.55 (1)	4.92 (9)	3.83 (7)	1.64 (3)
	C	–	–	–	–	–	–	–	0.55 (1)
	D	–	–	–	–	–	0.55 (1)	–	–
III 3.83	A	–	–	–	–	–	–	–	1.64 (3)
	B	–	–	0.55 (1)	–	–	–	–	1.09 (2)
	C	0.55 (1)	–	–	–	–	–	–	–
	D	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечания. В скобках – количество морфотипов. Жирным шрифтом выделена наибольшая частота встречаемости.

Таблица 6. Число и частота встречаемости форм перешейка, соединяющего антероконид и постероконид

Группа		Положение перешейка			$N_{общ}$
		Изогнутый	S-образный	Прямой	
Северная	*N*	56	39	5	100
	%	**56.00**	39.00	5.00	
Южная	*N*	25	36	0	61
	%	40.98	**59.02**	0	
Восточная	*N*	9	11	2	22
	%	40.91	**50.00**	9.09	

Примечания. *N* – число форм перешейка, % – частота встречаемости форм перешейка, $N_{общ}$ – общее число форм. Жирным шрифтом выделена наибольшая частота встречаемости.

Встречаемость различных форм постероконида

У всех трех групп форма постероконида **A** является преобладающей и включает в себя более половины экземпляров в каждой группе (табл. 8). Морфотип **C** в основном характерен для северной группы, а единственный экземпляр с наличием мезофлексида был встречен в восточной группе (4.55%).

Исходя из вышесказанного, распределение преобладающих морфотипов для выделенных групп можно записать в следующем виде: для северной группы – **[I-a-A]** и **[I-c_1-A]**; для южной и восточной групп – **[II-d-A]** и **[II-f-A]**.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для северной части ареала северной пищухи характерны особи, имеющие меньший размер третьего нижнего предкоренного зуба, что отмечалось и другими авторами (Ербаева, 1988; Lissovsky, 2003). Особи, обитающие на юге и востоке ареала, близки между собой по размерам и строению жевательной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба. Как было показано ранее, имеет смысл рассматривать вопросы доминирования только отдельных признаков, а не комбинации из состояний признаков (Коваленко, 2003).

Таким образом, на севере ареала доминируют особи северной пищухи с изогнутым перешей-

Таблица 7. Число (*N*) и частота встречаемости (%) различных форм антероконида

Группа		**a**	**a_2**	**b**	**c_1**	**c_2**	**d**	**e**	**f**	$N_{общ}$
Северная	*N*	25	2	10	23	15	10	4	11	100
	%	**25.00**	2.00	10.00	**23.00**	15.00	10.00	4.00	11.00	
Южная	*N*	3	7	1	2	1	19	8	20	61
	%	4.92	11.48	1.64	3.28	1.64	**31.15**	13.11	**32.79**	
Восточная	*N*	0	0	0	1	2	7	3	9	22
	%	0	0	0	4.55	9.09	**31.82**	13.64	**40.91**	

Примечания. *N* – число форм перешейка, % – частота встречаемости форм перешейка, $N_{общ}$ – общее число форм. Жирным шрифтом выделена наибольшая частота встречаемости.

Таблица 8. Число (*N*) и частота встречаемости (%) морфотипов постероконида

Группа		**A**	**B**	**C**	**D**	$N_{общ}$
Северная	*N*	56	34	10	0	100
	%	**56.00**	34.00	10.00	0.00	
Южная	*N*	38	22	1	0	61
	%	**62.30**	36.07	1.64	0	
Восточная	*N*	12	9	0	1	22
	%	**54.55**	40.91	0	4.55	

Примечания. *N* – число форм перешейка, % – частота встречаемости форм перешейка, $N_{общ}$ – общее число форм. Жирным шрифтом выделена наибольшая частота встречаемости.

ком, **f**-формой антероконида и **A**-формой постероконида третьего нижнего предкоренного зуба. На юге и востоке преобладают особи с **S**-образным перешейком, **f**-формой антероконида и **A**-формой постероконида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.А. Лисовскому и В.Р. Волковой за консультации и помощь при работе с коллекционным материалом по пищухам в Зоологическом музее МГУ.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (18-04-00327).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронцов Н.Н., Иваницкая Е.Ю., 1973. Сравнительная кариология пищух (Lagomorpha, Ochotonidae) Северной Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 52. Вып. 4. С. 584–588.

Гимранов Д.О., 2015. Морфотипическая изменчивость зубов *Mates martes* и *Martes zibellina* // Зоологический журнал. Т. 94. Вып. 5. С. 579–587.

Гимранов Д.О., Косинцев П.А., 2017. Морфотипическая изменчивость резцов бурого (*Ursus arctros*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. Т. 96. Вып. 5. С. 547–562.

Гуреев А.А., 1964. Фауна СССР (Зайцеобразные). Москва, Ленинград: Наука. 276 с.

Ербаева М.А., 1988. Пищухи Кайнозоя. Москва: Наука. 222 с.

Калмыков Н.П., 2015. Млекопитающие обрамления озера Байкал в палеонтологической летописи. Зайцеобразные и грызуны (Lagomorpha and Rodentia, Mammalia) // Байкальский Зоологический журнал. Иркутск. Т. 2. Вып. 17. С. 7–16.

Картавцева И.В., Шереметьева И.Н., Гуськов В.Ю., Вакурин А.А., Кумакшева Е.В., Фрисман Л.В., 2014. К уточнению таксономического положения северной пищухи *Ochotona hyperborea* Сихоте-Алиня // Вестник ДВО РАН. Вып. 2. С. 79–85.

Коваленко Е.Е., 2003. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. СПб. Вып. 2. С. 66–87.

Круковер А.А., 1989. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок // Институт геологии и геофизики СО АН СССР. Т. 12. С. 38.

Лисовский А.А., 2005. Сравнительный анализ Акустического репертуара и изменчивости звуковых сигналов пищух (*Ochotona*, Mammalia) группы Alpina-Hyperborea // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. Т. 110. Вып. 6. С. 12–26.

Лисовский А.А., Сердюк Н.В., 2004. Определение позднеплейстоценовых пищух (*Ochotona*, Lagomorpha, Mammalia) группы *alpina-hyperborea* из Денисовской пещеры (Алтай) по переднему нижнему предкоренному зубу (P_3) // Палеонтологический журнал. Вып. 38. № 6. С. 89–95.

Наследов А.Д., 2004. Математические методы психологического исследования. Санкт-Петербург: Речь. 392 с.

Панасенко В.Е., Тиунов М.П., 2010. Население мелких млекопитающих (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) на южном Сихотэ-Алине в позднем плейстоцене и голоцене // Вестник ДВО РАН. Вып. 6. С. 60–67.

Поздняков А.А., 2005. Структура морфотипической изменчивости M^3 серых полевок (*Microtus* Schrank, 1798) // Систематика, палеонтология и филогения грызунов. СПб. Т. 306. С. 102–114.

Поздняков А.А., 2011. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) // Журнал общей биологии. Т. 72. Вып. 2. С. 127–139.

Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Лопатина Н.В., 2004. Эколого-морфологическая изменчивость алтайских популяций плоскочерепной полевки *Articola strelzowi* Kastschenko (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) // Сибирский экологический журнал. Вып. 4. С. 579–587.

Čermák S., Obuch J., Benda P., 2006. Notes on the genus *Ochotona* in the Middle East (Lagomorpha: Ochotonidae) // Lynx (Praha). V. 37. P. 51–66.

Kawamichi T. 1981. Vocalisation of *Ochotona* as a taxonomic character // Proseedings of the World Lagomorph Conference. Ontario. P. 324–339.

Lissovsky A.A., Lissovskaya E.V., 2002. Diagnostic of picas (Lagomorpha, Ochotonidae, *Ochotona*) from the Putorana Plateau, Eastern Siberia // Russian Journal of Theriology. V. 1. № 1. P. 37–42.

Lissovsky A.A., 2003. Geographical variation of skull characters in pikas (*Ochotona*, Lagomorpha) of the alpina-hyperborea group // Acta Theriologica. V. 48. № 1. P. 11–24.

Lissovsky A.A., 2014. Taxonomic revision of pikas *Ochotona* (Lagomorpha, Mammalia) at the species level // Mammalia. V. 78. № 2. P. 199–216.

Volkova V.R., Lissovsky A.A., 2018. The structure of morphological variation in the shape of occlusal surface of permanent teeth in pikas *Ochotona* (Lagomorpha: Ochotonidae) // Russian Journal of Theriology. V. 17. № 2. P. 91–99.

INTRASPECIFIC VARIABILITY OF THE SHAPE OF THE LOWER THIRD PREMOLAR IN *OCHOTONA HYPERBOREA* (PALLAS 1811)

A. E. Gusev[1, *], M. P. Tiunov[1]

[1]Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

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

The shape variability of the chewing surface of the third lower premolar (p3) was analyzed in modern members of the Northern Pika (*Ochotona hyperborea*). Variability of three main features characterizing the tooth shape was revealed: the visual position of the isthmus connecting the anteroconid and the posteroconid, and separately the shapes of both anteroconid and posteroconid. A combinatory matrix showing the distribution of the three morphotypes of the p3 chewing surface was developed based on their distinguishing features. Both the north and the south of the pika's distribution area are dominated by individuals differing in p3 morphotypes.

Keywords: teeth, morphotype, combinatory matrix, morphospace, *Ochotona hyperborea*

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 1, с. 115–120

УДК 591.5:599.323.4(571.56-17)

К ЭКОЛОГИИ СИБИРСКОГО (*LEMMUS SIBIRICUS*) И ИСТОРИИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОПЫТНОГО (*DICROSTONYX TORQUATUS*) ЛЕММИНГОВ (RODENTIA, CRICETIDAE) НА НОВОСИБИРСКИХ ОСТРОВАХ

© 2021 г. В. М. Сафронов*

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677007 Россия

**e-mail: vmsafronov28@gmail.com*

Поступила в редакцию 29.10.2019 г.
После доработки 25.06.2020 г.
Принята к публикации 24.07.2020 г.

Исследовано 120 сибирских леммингов на острове Котельный в восточном секторе Полярного бассейна. Впервые описаны их основные местообитания, численность, питание, убежища, особенности размножения и половозрастной структуры в условиях арктического климата и обедненного растительного покрова Новосибирских островов. Приведены морфологические показатели, подтверждающие подвидовой статус сибирского лемминга на этих островах. Обсуждается вопрос об обитании копытного лемминга на архипелаге в позднем плейстоцене и в современный период. Показана большая роль сибирского лемминга в освоении растительных ресурсов, формировании структуры верхних горизонтов почв, микрорельефа, микроклимата и продуктивности островных экосистем.

Ключевые слова: сибирский лемминг, остров Котельный, подвид, экология

DOI: 10.31857/S0044513421010086

Экология сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr) на Новосибирских о-вах изучена крайне слабо (Рутилевский, 1967; Млекопитающие Якутии, 1971; и др.). Находки ископаемых остатков копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pallas) на архипелаге датируются поздним плейстоценом (Черский, 1891; и др.), сведения о дальнейшей судьбе вида противоречивы. Начавшийся новый этап освоения Арктики нуждается в пополнении информации о животном населении экосистем Полярного бассейна, малодоступном для исследований. С этой целью ниже обобщен материал по экологии сибирского лемминга, собранный на о-ве Котельный в августе 1993 г. Позднéе териологические исследования здесь не проводились, и в данной статье представлена наиболее полная информация об островной популяции вида. Дана характеристика морфологических признаков сибирского лемминга, впервые освещаются структурно-репродуктивные параметры и ряд экологических особенностей вида на архипелаге. Приведен обзор имеющихся в литературе 19–20 вв. сведений о копытном лемминге на этом архипелаге.

Полевые работы проводились в среднем течении р. Балыктах и на побережье пролива Санникова. Исследовано 120 особей разного пола и возраста с применением общепринятых зоологических методик. Для отлова использовались давилки с трапом и ловчие конуса. Возрастные группы выделяли по краниологическим признакам (Кошкина, Халанский, 1961), весу тела и состоянию генеративной системы. Плодовитость устанавливали по количеству плацентарных пятен, половую потенцию самцов – по мазкам из придатков семенников.

Новосибирские о-ва, как и о-в Врангеля, представляют собой надводные останцы затонувшей Берингийской суши. Площадь о-ва Котельный составляет 11.7 тыс. км^2. Основную территорию занимает волнисто-увалистая равнина с высотами 30–50 м. В центральной части находится плато с отметками 100–150 м над ур. м. Максимальную высоту имеет гора Малакатын-Тас (374 м над ур. м.) в юго-западной части острова. Зимний температурный режим держится с середины сентября до второй декады июня. В образовании рельефа доминируют криогенные процессы, усилившиеся под влиянием потепления кли-

мата. Широко распространены термоэрозионные долины и овраги, расширяющиеся в устьевых участках до 20–30 м. Большие площади покрыты буграми-байджарахами с многочисленными ложбинами от вытаивания ископаемых льдов по краям полигонов. Микрорельеф усложнен вспучиваниями грунта, морозобойными трещинами, валами полигонов. На приречных террасах распространены небольшие озерные депрессии.

Растительность о-ва Котельный намного беднее (90 видов сосудистых), чем на о-ве Врангеля (более 320 видов) (Александрова, 1977; Егорова и др., 1991). На последнем сохранились остатки позднетретичной и межледниковой североберингийской флоры, которая, как полагают, была полностью уничтожена на Новосибирских о-вах позднейшим покровным оледенением (Городков, 1956). Остров лежит в северной полосе кустарничково-травяных зеленомошных арктических тундр с низкорослой растительностью (5–10 см), покрывающей 50–65% поверхности. На низменных равнинах распространены дюпонтиевые луга с преобладанием злаков (покрытие 40–80%), небольшим участием осоковых, разнотравья и кустарничков (по 1–2%). На многочисленных болотах разного типа доминируют осоки, пушицы (45%) и кустарнички (43%), меньше разнотравья (8%) и злаков (5%). На склонах и вершинах холмов покрытие кустарничками достигает 20–40%, разнотравья – 20%, злаков – 2–10%, осоковых – 2–3%. На внутреннем плато острова пояс горных тундр и каменистых пустынь начинается с высот около 100 м над ур. м. (Городков, 1956; Александрова, 1977).

Ископаемые останки сибирского (обского) и копытного леммингов (песцовой копытной мыши в старых источниках) на Новосибирских о-вах известны с позднего плейстоцена из местонахождений мамонтовой фауны на о-ве Большой Ляховский (Черский, 1891; Вангенгейм, 1963; Боескоров, 2005). По результатам исследований Рутилевского, проведенным в 1948, 1949, 1958 и 1964 гг. (Рутилевский, 1967, 1970), сибирский лемминг встречался по всему архипелагу за исключением островов Де-Лонга и внутренних районов Земли Бунге, копытный лемминг везде отсутствовал. В нашем районе исследований в 1993 г. последний также не обнаружен. В свете изложенных выше данных не исключено, что копытный лемминг исчез на Новосибирских о-вах ранее вместе с берингийской флорой; иная ситуация на о-ве Врангеля – здесь эта флора сохранилась и плотность данного вида может достигать местами 400 экз./га (Кирющенко, 1985).

Огнев (1948) указывал копытного лемминга на Новосибирских о-вах, ссылаясь на Миддендорфа (1869), Бунге (1887) и другие источники. Эти данные вошли в монографию “Млекопитающие Якутии” (1971) и некоторые другие сводки по млекопитающим. Однако Миддендорф (1869) включил Новосибирские о-ва в ареал песцовой копытной мыши (*Myodes torquatus*) исходя из широкого распространения этого вида на других полярных островах (до 76° с.ш.), а не по прямым данным, что вполне оправданно для того периода единичных и чрезвычайно трудных экспедиций в Арктику. Наблюдения о миграциях песцовой мыши с Новосибирских о-вов даны со ссылкой (там же) на сообщения Фигурина и Пшеницына в изданиях “Сибирский Вестник” и книгу Врангеля (1841). Но в последней говорится только об островных мышах, которые “часто кочуют с острова на остров и даже на материую землю” (с. 138), а не конкретно о песцовой копытной мыши. Бунге (1887), проведший на Новосибирских о-вах около полугода, сообщал, что “песец питается породой мышей, которых масса на островах; местами земля совсем разрыта ими” (с. 587), также без указания их вида. Ископаемые остатки *Lemmus obensis* и *Myodes torquatus* в коллекции А.А. Бунге, собранной на о-ве Большой Ляховский, идентифицировал Черский (1891). По обскому леммингу он уточнил “Бунге ... видел его и на Ляховом острове” (с. 108). В отношении *Myodes torquatus* им отмечено (там же), что одна из трех бедренных костей “быть может, принадлежит современному периоду”. Последнее предположение и является, по-видимому, единственным опубликованным свидетельством присутствия копытного лемминга на Новосибирских о-вах.

По сообщению охотника А. Рахимова, на о-ве Котельный, кроме сибирского лемминга, встречаются и более крупные “белые лемминги”, каких он много видел на материке. Они обитают в северной части острова в районе мыса Анисия, а иногда и в южной его части. В частности, в августе 1993 г. собаки охотника поймали двух таких зверьков у р. Орто-Юрях к югу от Малакатынской возвышенности. По описанию и приуроченности к возвышенным участкам их можно отнести к копытным леммингам. Сомнение в этом вызывает замечание Огнева (1948) о том, что часть обских леммингов новосибирского подвида белеет на зиму, как копытные лемминги. О зимнем побелении сибирского лемминга на востоке ареала пишут Громов и Поляков (1977). Эти виды визуально могут быть перепутаны зимой, но в данном случае сообщается и о летней встрече копытных леммингов. Таким образом, по отдельным письменным (Черский, 1891) и устным сведениям, копытный лемминг может обитать в локальных участках островов Большой Ляховский и Котель-

Таблица 1. Масса тела (г) и основные размеры (мм) сибирского лемминга на о-ве Котельный

Показатель	*n*	$M \pm m$	Limit	σ
Длина тела	14	135.6 ± 1.68	127.6–146.0	6.29
Масса тела	14	96.9 ± 2.71	84.2–116.7	1.68
Кондилобазальная длина	10	35.6 ± 0.35	33.6–37.6	1.11
Скуловая ширина	13	24.0 ± 0.24	22.9–26.0	0.87
Ширина мозговой коробки	13	17.0 ± 0.18	15.9–17.8	0.65
Длина верхнего зубного ряда	18	9.7 ± 0.11	8.9–10.8	0.48
Длина диастемы	17	11.8 ± 0.16	10.1–12.5	0.65
Высота в области барабанных камер	10	11.6 ± 0.16	10.9–12.5	0.52

Приведены данные о взрослых особях без разделения по полу.

ный, но для окончательного признания этого требуются точные доказательства.

Спорадическое распространение копытного лемминга на указанных островах можно объяснить трофической специализацией на поедании ив и дриад (Дунаева, 1948; Чернявский и др., 1981), видовой состав и фитомасса которых здесь невелики. Излюбленные им виды ив с надземными ветвями, многочисленные на Ямале и о-ве Врангеля (Александрова, 1977), почти полностью выпадают из растительного покрова уже на о-ве Большой Ляховский. Далее к северу проникает в основном полярная ива, стебли которой скрыты в моховой дернине. Распространение дриады точечной ограничено участками с наиболее благоприятной ветровой и солнечной экспозицией (Городков, 1956; Александрова, 1963). Сибирский лемминг при общей для обоих видов полифагии потребляет в основном осоки, пушицы и зеленые мхи (Чернявский и др., 1981), широко распространенные на архипелаге, чем и обусловлено его устойчивое положение в островных биоценозах. Очевидно, этот вид может давать здесь и вспышки размножения, приводящие к массовым миграциям, отмеченным в литературе 19 в., когда лемминги были важнейшим кормовым ресурсом собачьих упряжек – основного транспорта арктических экспедиций. Безусловно, что такие миграции леммингов происходят и в настоящее время, но уже мало привлекают внимание человека и остаются неизвестными.

Сибирские лемминги Новосибирских о-вов и о-ва Врангеля, обособившиеся в результате островной изоляции, относятся к разным подвидам (*L. s. novosibiricus* и *L. s. portenkoi*). При этом по размерам тела и черепа они крупнее, чем материковые формы (Чернявский, 1984), что согласуется с нашими данными. По *t*-критерию Стьюдента лемминги о-ва Котельный (табл. 1) статистически значимо превосходят леммингов материковых тундр Якутии (Млекопитающие Якутии, 1971) как по массе и длине тела ($P > 0.99$), так и по краниологическим признакам ($P > 0.99$). Наибольшие различия отмечены по кондилобазальной длине ($t = 14.6$) и скуловой ширине черепа ($t = 12.1$), наименьшие – по высоте в области барабанных камер ($t = 5.8$). В сравнении с признаками леммингов о-ва Врангеля в нашей выборке больше кондилобазальная длина и скуловая ширина черепа ($P > 0.99$), что отмечалось и ранее (Чернявский, 1984). Кроме того, у новосибирского подвида больше длина диастемы ($P > 0.99$) и верхнего зубного ряда ($P > 0.95$). По высоте в области слуховых капсул различия не выявлены.

Места обитания леммингов на о-ве Котельный приурочены к обширным зонам байджарахов, речным и термоэрозионным долинам и их террасам, покрытым среднеувлажненными и заболоченными тундровыми лугами. Надземная фитомасса злаков и осок составляет 13.4–84.5 г/м^2, разнотравья – 8.5–12.9, кустарничков – 1.1–34.8, зеленых мхов – 179.4–729.9 г/м^2 в воздушно-сухой массе. Кустистых лишайников мало (1.1–1.9 г/м^2).

Особое значение для зверька имеют широко развитые на архипелаге байджарачные массивы. Поверхность байджарахов сложена рыхлым трещиноватым грунтом, податливым при норении. Почва на их склонах оттаивает на большую глубину (45–60 см, в среднем 53 см), чем на окружающих плоских участках (35–40 см). На одном куполе, в зависимости от его размеров (высота 2–6 м, диаметр в основании 6–10 м), насчитывалось от 24 до 70 норовых отверстий. Подземные ходы диаметром 4–4.5 см пролегали на 12–23 см (чаще на 15 см) выше мерзлого грунта. Гнездовые норы располагались на склонах. Длина ходов до жилых камер колебалась от 0.7 до 1.6 м (в среднем 1.1 м). Полости камер диаметром 16–18 см находились на глубине 23–30 см и отстояли от мерзлоты на 12–14 см, сообщаясь с поверхностью двумя-тремя ходами. Подземные гнезда состояли из травя-

нистых растений. В нижней части байджарахов преобладали короткие защитные или сквозные норы.

Сходное строение имели гнездовые норы на других участках тундры. Они приурочены к валам полигонов, буграм вспучивания и кочкарникам, береговым разломам и расщелинам. Норы окружены множеством троп, которые через каждые 1–5 м (в среднем через 2.2 м) прерывались небольшими (до 0.7–0.9 м) защитными норами или подземными переходами, часто скрывались в морозобойных трещинах, что снижало риск нападения хищных птиц в условиях открытой тундры и круглосуточного освещения. Плотность нор разного назначения очень велика (в среднем 3.7–3.9 на 1 м^2, максимально 11). В поселениях леммингов это сформировало биогенную "решетообразную" структуру верхнего слоя почвы.

Зимой лемминги сосредотачиваются в ложбинах между байджарахами и в разнообразных понижениях, которые покрыты травой и которые заметаются снегом. Здесь встречались их подснежные шарообразные или открытые сверху гнезда из травы, много экскрементов (в среднем 4 тыс. на 1 м^2). Часть зверьков, судя по зимнему помету, перезимовывает в байджарахах, если они низкие и заносятся снегом. В качестве других зимних биотопов выделялись овраги и долины речек, борта которых также были сильно испещрены норами леммингов.

Численность леммингов в 1993 г. в основных биотопах составляла 46–70 экз./га, распределенных по луговинам площадью от 1470 до 1700 м^2 группами, состоящими из 10–25 экз. По опросным сведениям, в 1992 г. их было мало, что позволяет отнести наши данные к фазе роста популяции. При пиках численности зверьки распространены более широко, судя по многочисленным старым норам, которые встречались даже в сильно оголенной полигональной тундре (0.5 на 1 м^2). В низовьях р. Колымы при максимумах численности регистрировалось 130–140 леммингов на 1 га (Соколов и др., 1958). Несравнимо больше их наблюдается при пиках на о-ве Врангеля с его исключительно разнообразной флорой (308–800 экз./га) (Кирющенко, 1985).

Повсюду в местах обитания зверьков встречались "плешины" выеденной травы, многочисленные кормовые норы со свежими выбросами земли, скопления белых сов и поморников. По сообщению сотрудников Института мерзлотоведения СО РАН, исследовавших архипелаг в 1993 г. на судне "Лот", много таких же признаков присутствия леммингов было на о-ве Большой Ляховский, несколько меньше на о-ве Фаддеевский, что может свидетельствовать о синхронном движении их численности на этих островах и о-ве Котельный. На находящемся в стороне небольшом о-ве Столбовой (площадь 315 км^2), по собственным наблюдениям, свежие следы жизнедеятельности леммингов отсутствовали, обнаружены были только их костные остатки в погадках сов.

Основу питания леммингов, по результатам анализа содержимого желудков (n = 103), составляли зеленые части сосудистых растений. Из-за повышенного контроля со стороны хищных птиц зверьки кормились в основном вокруг нор и укрытий, выстригая участки от 0.2 до 10 м^2 (в среднем по 1.5 м^2). Большая часть фитомассы была нетронутой и составляла зимний резерв. Высокая упитанность отмечена у 41.8% зверьков, средняя – у 35.2%, низкая – у 23%, преимущественно из поздних пометов.

Сезон размножения леммингов, определенный по данным их обследования, длился с марта–апреля по первую половину июля. В августе беременные и лактирующие самки не встречались, несмотря на благоприятные погодные и кормовые условия. Слабое разграничение весовых групп свидетельствовало о непрерывном ходе репродукции; без приостановки в период весеннего снеготаяния и разлива талых вод (Дунаева, 1948), благодаря обширным сухим участкам в байджарахах, благоприятным для размножения. На долю перезимовавших зверьков приходилось 12.1%, на долю позднезимних генераций (март–апрель) – 21.6%, на долю весенне-летних (май–июль) – 66.3% (n = 116). Масса тела зверьков первых генераций составляла в среднем 71.3 ± 1.3 г (58.4–84.8 г, n = 25), последних – 45.9 ± 1.0 г (25.6–69.0 г, n = 77). Все перезимовавшие самки принесли по два помета. Среди самок позднезимних генераций размножались 58% и дали по одному выводку. Самки последующих генераций в размножении не участвовали. Плодовитость без разделения по сезонам составляла в среднем 4.6 ± 0.2 (n = 16). На долю самок среди взрослых животных приходилось 58.3%, среди сеголеток позднезимних генераций – 41.4%, среди весенне-летних генераций – 41.3%, в последнем случае различия достоверны ($P > 0.95$).

У части самцов наблюдался сперматогенез, длина семенников составляла в среднем 12.0 ± 0.3 мм (10.5–14.2 мм, n = 13), масса – 398 мг (300–500 мг), что не исключало возобновления размножения после летней паузы. Как подтверждение этому, 26 августа отловлена спарившаяся самка весом 73.8 г с копулятивной пробкой. Подобные перерывы в размножении леммингов могут быть связаны с возрастными перестройками, половым созреванием сменяющихся генераций, восстанов-

лением энергозатрат при почти круглогодичном репродуктивном процессе (Чернявский, Ткачев, 1982). Среди внешних факторов, способных вызвать летнюю приостановку размножения, было заметным влияние хищных птиц.

Если принять половину о-ва Котельный (5.8 тыс. км^2) за условно пригодную для обитания леммингов, то при плотности населения 50 экз./га их общая биомасса составит около 1700 т, что больше биомассы всей новосибирской популяции дикого северного оленя (около 1500 т при максимуме численности в 17 тыс. голов с учетом половозрастного состава). Это подчеркивает большую биоценотическую роль сибирского лемминга в освоении растительных ресурсов, нитрификации, озолении и повышении продуктивности почв, формировании микрорельефа и микроклимата, функционирования островных экосистем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Статья подготовлена в рамках проекта VI.51.1.11. Направление VI.51. Экология организмов и сообществ. Программа ФНИ СО РАН VI.51.1. на 2019–2021 гг. (№ 0376-2019-0004, АААА-А17-117020110058-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В.Д., 1963. Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского // Новосибирские острова. Труды Арктического и антарктического НИИ. Т. 224. Л.: Морской транспорт. С. 6–36.

Александрова В.Д., 1977. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука. 189 с.

Боескоров Г.Г., 2005. Формирование современной териофауны Якутии (поздний плейстоцен–голоцен). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 42 с.

Бунге А.А., 1887. Предварительный отчет об экспедиции на Новосибирские острова // Известия Русского географического общества. Т. 23. СПб. С. 573– 591.

Вангенгейм Э.А., 1963. Фауна четвертичных млекопитающих о. Большого Ляховского // Новосибирские острова. Труды арктического и антарктического научно-исследовательского института. Т. 224. Л.: Морской транспорт. С. 73–87.

Врангель Ф.П., 1841. Путешествие по северным берегам Сибири и по Ледовитому океану, совершенное в 1820, 1821, 1823 и 1824 гг. экспедицией, состоящей под начальством флота лейтенанта Фердинанда фон-Врангеля. Ч. I. СПб. 361 с.

Городков Б.Н., 1956. Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг) // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 7–132.

Громов И.М., *Поляков И.Я.*, 1977. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microninae) Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.

Дунаева Т.Н., 1948. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямал // Труды Инта географии АН СССР. Т. 41. С. 78–143.

Егорова А.А., Васильева И.И., Степанова Н.А., Фесько Н.Н., 1991. Флора тундровой зоны Якутии. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР. 186 с.

Кирющенко С.П., 1985. О трофических взаимоотношениях леммингов и растительности в тундровых экосистемах // Экология млекопитающих тундры и редколесья северо-востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 96–108.

Кошкина Т.В., Халанский А.С., 1961. Возрастная изменчивость черепа норвежского лемминга и анализ возрастного состава популяции у этого вида // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 66. Вып. 2. С. 3–14.

Млекопитающие Якутии, 1971. Ред. Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В. М.: Наука. 660 с.

Миддендорф А.Ф., 1869. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. II. Север и восток Сибири в естественно-историческом отношении. Отд. 5. Сибирская фауна. СПб. 618 с.

Огнев С.И., 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Т. VI. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 559 с.

Рутилевский Г.Л., 1967. Животный мир // Новосибирские острова (Физико-географическая характеристика архипелага). Л.: Гидрометеоиздат. С. 178–207.

Рутилевский Г.Л., 1970. Животный мир // Советская Арктика (Моря и острова Северного Ледовитого океана). М.: Наука. С. 274–314.

Соколов Н.Н., Сидоров Б.Н., Ча Н.И., Данилов Г.Д., Дмитриева Г.А., 1958. Вопросы экологии обского и копытного леммингов // Доклады на 8-й Научной сессии ЯФ СО АН СССР. Якутск: Якутское книжн. изд-во. С. 157–177.

Чернявский Ф.Б., Кирющенко С.П., Кирющенко Т.В., 1981. Материалы по зимней экологии сибирского (*Lemmus sibiricus*) и копытного (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов // Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 99–122.

Чернявский Ф.Б., 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука. 388 с.

Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В., 1982. Популяционные циклы леммингов в Арктике (экологические и эндокринные аспекты). М.: Наука. 163 с.

Черский И.Д., 1891. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Новосибирской экспедицией 1985–86 г. Записки импер. Акад. наук. Т. 65. Приложение № 1. СПб. 706 с.

TO THE ECOLOGY OF THE SIBERIAN (*LEMMUS SIBIRICUS)* AND THE DISTRIBUTION HISTORY OF THE COLLARED (*DICROSTONYX TORQUATUS*) LEMMING (RODENTIA, CRICETIDAE) ON THE NEW SIBERIAN ISLANDS

V. M. Safronov*

Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677007 Russia
**e-mail: vmsafronov28@gmail.com*

120 Siberian lemmings (*Lemmus sibiricus*) were studied from Kotelnyi Island in the eastern sector of the Polar basin. The main habitats, abundance, nutrition, shelters, breeding and sex-age structure were described for the first time in the conditions of an arctic climate and a depleted vegetation of the New Siberian Islands. Morphological parameters confirming the subspecific status of the Siberian lemming on these islands are given. The issues that the Collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*) inhabited the archipelago during the Late Pleistocene and in the modern period are discussed. The important roles the Siberian lemming could have played in the vegetation cover, the formation of upper soil horizons, the surface microrelief, microclimate and ecosystem productivity of the island are shown.

Keywords: Siberian lemming, Kotelnyi Island, subspecies, ecology