# СОДЕРЖАНИЕ

**Том 101, номер 10, 2022**

Сообщества почвенных нематод типичных биоценозов республики Алтай
*А. А. Сущук, Е. М. Матвеева, Д. С. Калинкина, М. Г. Юркевич* 1083

Особенности роста многощетинковых червей *Spiochaetopterus typicus* (Chaetopteridae)
*С. Ю. Гагаев* 1096

Динамика плотности личинок *Verruca spengleri* (Crustacea, Cirripedia, Thoracica) в прибрежных водах Крыма
*Е. В. Лисицкая, С. В. Щуров* 1101

Contribution to the knowledge of the Oribatid mite genus *Arcozetes* Hammer 1958 (Acari, Oribatida, Ceratokalummidae), with the description of a new species from Peru
*S. G. Ermilov, L. S. Subías, U. Ya. Shtanchaeva* 1107

Сравнительная оценка физических способностей окуня *Perca fluviatilis* (Perciformes, Percidae) и плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae)
*Ю. А. Шустов, В. В. Горбач* 1115

Некоторые данные о сроках нереста и эмбриональном развитии желтобрюхой камбалы (*Pleuronectes quadrituberculatus*, Pleuronectidae) северной части Охотского моря
*Р. Р. Юсупов, Рус. Р. Юсупов* 1120

Гребенчатый тритон (*Triturus cristatus* Laurenti 1768, Caudata, Salamandridae) у восточной границы ареала на Среднем Урале
*Д. Л. Берзин, В. Л. Вершинин* 1127

Репродуктивная биология персидской ящерицы (*Iranolacerta brandtii*, Reptilia, Lacertidae) в лабораторных условиях
*А. А. Кидов, А. А. Иванов, В. О. Ерашкин, Т. Э. Кондратова* 1136

Половой диморфизм в онтогенезе черной лесостепной гадюки (*Pelias berus nikolskii* (Vedmederja, Grubant et Rudaeva 1986), Serpentes, Viperidae) из Воронежской области на основе традиционных измерений
*М. В. Ушаков, Е. Н. Фролова* 1140

Современное распространение и численность восточной степной гадюки (*Vipera renardi* (Christoph 1861), Squamata, Viperidae) в Азербайджане
*Т. М. Искендеров, Дж. А. Наджафов* 1155

Распределение лесных полевок *Myodes*, *Craseomys* (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) в Западной Сибири
*А. А. Кислый, Ю. С. Равкин, В. П. Стариков, С. М. Цыбулин, В. В. Панов, В. А. Юдкин, И. Н. Богомолова* 1162

Формирование генетической структуры популяций дальневосточной полевки (*Alexandromys fortis*, Rodentia, Arvicolinae) на северной периферии ареала
*И. Н. Шереметьева, И. В. Картавцева, М. В. Павленко, И. В. Моролдоев, Ю. А. Баженов, Ф. Н. Голенищев* 1173

Структура сообщества бурозубок (*Sorex*, Eulipotyphla) Сеймчано-Буюндинской впадины (верховья реки Колыма)
*Н. Е. Докучаев, С. В. Киселев* 1190

## Рецензия

Рецензия на книгу Б.Д. Абатурова “Питание и кормовые ресурсы диких растительноядных млекопитающих в степных экосистемах”. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 208 с., рис. 22, табл. 35
*М.-Р. Д. Магомедов, К. З. Омаров* 1198

# Contents

**Volume 101, No 10, 2022**

Soil Nematode Communities of Typical Biocoenoses in the Republic of Altai
*A. A. Sushchuk, E. M. Matveeva, D. S. Kalinkina, M. G. Yurkevich* 1083

Growth Features of the Polychaete Worm, *Spiochaetopterus typicus* (Chaetopteridae)
*S. Yu. Gagaev* 1096

Larval Density Dynamics of *Verruca spengleri* (Crustacea, Cirripedia, Thoracica) in the Coastal Waters of Crimea
*E. V. Lisitskaya, S. V. Shchurov* 1101

Contribution to the Knowledge of the Oribatid Mite Genus *Arcozetes* Hammer 1958 (Acari, Oribatida, Ceratokalummidae), with the Description of a New Species from Peru
*S. G. Ermilov, L. S. Subías, U. Ya. Shtanchaeva* 1107

Comparative Estimation of the Stamina of the Perch, *Perca fluviatilis* (Percidae), and the Roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae)
*Yu. A. Shustov, V. V. Gorbach* 1115

Some Data on the Timing of Spawning and Embryonic Development of the Alaska Plaice, *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pleuronectidae), in the Nortern Part of the Sea of Okhotsk
*Ravil R. Yusupov, Ruslan R. Yusupov* 1120

The Great Crested Newt, *Triturus cristatus* Laurenti 1768 (Caudata, Salamandridae), Near the Eastern Limit of Its Distribution Area in the Middle Urals
*D. L. Berzin, V. L. Vershinin* 1127

Reproductive Biology of the Persian Lizard (*Iranolacerta brandtii*, Reptilia, Lacertidae), in Laboratory Conditions
*A. A. Kidov, A. A. Ivanov, V. O. Erashkin, T. E. Kondratova* 1136

Sexual Dimorphism in the Ontogeny of the Black Forest-Steppe Adder (*Pelias berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva 1986), Serpentes, Viperidae) from the Voronezh Region, Based on Traditional Measurements
*M. V. Ushakov, E. N. Frolova* 1140

The Present Distribution and Numbers of the Eastern Steppe Viper (*Vipera renardi* (Christoph 1861), Squamata, Viperidae) in Azerbaijan
*T. M. Iskenderov, J. A. Najafov* 1155

Distribution of Forest Voles (Myodes, Craseomys, Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) in Western Siberia
*A. A. Kislyi, Yu. S. Ravkin, V. P. Starikov, S. M. Tsybulin, V. V. Panov, V. A. Yudkin, I. N. Bogomolova* 1162

Genetic Structure Formation of Reed Vole Populations at the Northern Periphery of their Distribution (*Alexandromys fortis*, Rodentia, Arvicolinae)
*I. N. Sheremetyeva, I. V. Kartavtseva, M. V. Pavlenko, I. V. Moroldoev, Yu. A. Bazhenov, F. N. Golenishchev* 1173

Shrew Community Structure (*Sorex*, Eulipotyphla) in the Seimchano-Buyundinskaya Depression, basin of the Upper Reaches of Kolyma River
*N. E. Dokuchaev, S. V. Kiselev* 1190

## Review

Review of the Book by B. D. Abaturov "Nutrition and Forage Resources of Wild Herbivorous Mammals in Steppe Ecosystems". Moscow: KMK Scientific Press, 2021. 208 p., Figures 22, Tables 35
*M.-R. D. Magomedov, K. Z. Omarov* 1198

**EDN:** NFILMR
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1083–1095*

*УДК 631.467.2(571.151)*

# СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД ТИПИЧНЫХ БИОЦЕНОЗОВ РЕСПУБЛИКИ АЛТАЙ

**© 2022 г. А. А. Сущук[a], *, Е. М. Матвеева[a], Д. С. Калинкина[a], М. Г. Юркевич[a]**

[a] *Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра "Карельский научный центр Российской академии наук" (ИБ КарНЦ РАН), Петрозаводск, 185910 Россия*

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

Поступила в редакцию 20.10.2021 г.
После доработки 17.02.2022 г.
Принята к публикации 18.02.2022 г.

Представлены первые сведения о почвенных нематодах хвойных лесных и степных биоценозов на территории Республики Алтай, позволившие установить связь различных характеристик сообществ нематод с особенностями растительности. Обнаружены нематоды 49 таксонов, принадлежащих к 31 семейству, 9 отрядам. Результаты исследования показали, что лиственничник имел высокое, а степные биоценозы – самое низкое таксономическое разнообразие нематод. Плотность популяций и биомасса почвенных нематод в лесных биоценозах имели сходные значения, значимо превышающие таковые в степных биоценозах. Выявлены различия эколого-трофической структуры сообществ нематод между биоценозами: в почве кедрача преобладали бактериотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями, что в целом характерно для сосняков разных типов, в лиственничнике преобладали бактериотрофы, паразиты растений и микотрофы. Сообщества нематод степных почв заметно отличались от сообществ лесных биоценозов и имели специфические черты: неполноценную структуру с доминированием микотрофов и/или политрофов. Эколого-популяционные индексы (SI, EI), описывающие состояние трофических сетей на основе сообществ нематод, позволили оценить почвенные экосистемы исследованных лесных биоценозов как ненарушенные со сложными трофическими сетями и умеренным уровнем обогащения почв органикой. Степной биоценоз, образованный чием блестящим, напротив, характеризовался низкими значениями индексов SI и EI. Эти параметры указывают на упрощенную и нестабильную трофическую сеть и деградированную почвенную экосистему, испытывающую воздействие неблагоприятных факторов среды (климатических или антропогенных). По-видимому, полученный результат связан с экстремальными условиями степи Кош-Агачского района. Значения индекса преобладающего пути разложения органики в почве CI различались по типам биоценозов. В почве кедрача и лиственничника обнаружены низкие CI значения, свидетельствующие об активном участии бактерий в деструкции органики в почве. Такой тип деструкции не характерен для лесных биоценозов других природных зон (например, хвойных лесов Карелии), где главенствующее положение в разложении органики занимают почвенные грибы. В данном исследовании высокие CI значения наблюдались в степном биоценозе, что указывает на доминирование почвенных грибов в процессах деструкции органического вещества.

*Ключевые слова:* почвенные нематоды, таксономическое разнообразие, плотность популяций, эколого-трофическая структура, эколого-популяционные индексы, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*

**DOI:** 10.31857/S0044513422100129

Нематоды – одна из наиболее многочисленных и разнообразных групп организмов, обитающих в почве. Они играют ключевую роль в почвенных экосистемах, участвуют в процессах разложения органического вещества и создании почвенного плодородия, тесно связаны с составом и структурой растительных сообществ. Изучение фауны и структуры сообществ почвенных нематод естественных биоценозов в Российской Федерации активно ведется лишь в некоторых регионах – на территории Республики Карелия (Груздева и др., 2006; Матвеева, Сущук, 2016; Сущук и др., 2017), Республики Коми (Кудрин, Лаптева, 2015; Кудрин и др., 2019), на Дальнем Востоке (Ерошенко, Волкова, 2004); отдельные данные имеются для Ростовской (Шматко, Ильина, 2017) и Томской (Калашникова, Карташев, 2018) областей, лугов Ярославской обл. и Северо-Запада России (Sushchuk et al., 2019). Однако ранее в ходе зоогеографических исследований фауна почвен-

ных нематод различных природных зон европейской части СССР обследована довольно полно, в том числе изучена нематодофауна Центрально-Черноземного и Приокско-Террасного заповедников, заповедника “Мыс Мартьян” в Крыму и других территорий (Соловьева, 1986). В настоящее время сведения о фауне почвенных нематод на большей части территории РФ отсутствуют. Кроме того, на фоне усиливающейся антропогенной трансформации экосистем, приводящей к постоянному сокращению естественных мест обитания живых организмов, актуальными и востребованными являются исследования флоры и фауны ненарушенных биоценозов как потенциальных эталонных участков для мониторинга условий обитания организмов и выявления закономерностей их распространения.

В Западной Сибири для таких исследований была выбрана Республика Алтай, один из крупнейших индустриально-аграрных регионов России, характеризующийся сложными природно-географическими и климатическими условиями, разнообразием ландшафтов. Здесь и на сопредельных территориях более широко проводилось изучение паразитических нематод сельскохозяйственных и экзотических животных (Кравченко, Власова, 2011; Ефремова, Марченко, 2017; Пономарев, Лунева, 2018), а также древесных нематод, их распространение и степень патогенности для хвойных пород (Ремезов, 2005). Сведений по сообществам почвообитающих нематод биоценозов Республики Алтай нет.

Целью данной работы является изучение таксономического разнообразия, численности почвообитающих нематод, структуры их сообществ в биоценозах разных типов на территории Республики Алтай, а также выявление связи нематологических параметров с особенностями растительности.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Характеристика района исследования. Описание растительности

Отбор почвенных образцов проводился в четырех типичных биоценозах на территории двух районов (Онгудайский и Кош-Агачский) Республики Алтай в июле 2017 г. Описание растительности пробных площадок было проведено с использованием подхода Браун-Бланке (Raabe, Brandes, 1988).

Лесные биоценозы расположены в Онгудайском р-не центральной части Республики Алтай. Образцы почвы были отобраны на двух пробных площадках: кедрач и лиственничник. Кедрач находится в районе Семинского перевала (1754 м над ур. м.) (51°02′49.48″ N, 85°37′01.39″ E). Рельеф района горный, климат резко континентальный, среднее количество осадков 379 мм. Почвы горно-лесные (Ачимова, 2005). Исследуемая пробная площадка выбрана в пределах типичного однородного участка кедровой тайги, образованного сосной сибирской (кедр) (*Pinus sibirica* Du Tour). Подлесок отсутствует, в нижнем ярусе расположены куртины березы карликовой (*Betula nana* L.). Травяной ярус разрежен (общее проективное покрытие не более 60%), здесь представлена типичная растительность кедрачей: кошачья лапка (*Antennaria* sp.) (40%), шалфей (*Salvia* sp.) (40%), отдельные куртины фиалки трехцветной (*Viola tricolor* L.), курильского чая кустарникового (*Dasiphora fruticosa* L.), купальницы алтайской (*Trollius altaicus* Mey.), тысячелистника азиатского (*Achillea asiatica* Serg.). Слой хвойного опада 2–4 см.

Лиственничник расположен в районе перевала Чике-Таман (50°38′42.18″ N, 86°18′43.43″ E). Рельеф расчлененный, среднегорный, высота местности 1286 м над ур. м. Климат района резко континентальный, среднее количество отсадков 450 мм (Робертус и др., 2012). Почвы горно-лесные сильно каменистые. В древесном ярусе преобладает лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), в подлеске отмечены спирея дубравколистная (*Spiraea chamaedryfolia* L.), жимолость алтайская (*Lonicera altaica* Pall.), карагана карликовая (*Caragana pygmaea* L.). Травяной ярус хорошо выражен (общее проективное покрытие 40%), представлен разнотравьем с доминированием шалфея (60%), высока доля купальницы алтайской (20%) и первоцвета крупночашечного (*Primula macrocalyx* Bunge) (15%).

Степные биоценозы расположены в Кош-Агачском р-не Республики Алтай на границе степной и полупустынной зон, в межгорной котловине на высоте 1748 м над ур. м. (50°00′10.02″ N, 88°39′44.57″ E). Для района характерен суровый резко континентальный климат и экстремальный температурный режим. Количество осадков невелико (120–250 мм). Почвообразующими породами района являются пролювиально-алювиальные отложения, на которых сформировались криоаридные засоленные почвы. Эти почвы характеризуются небольшой мощностью профиля (40–60 см) и супесчаным и песчаным гранулометрическим составом верхнего горизонта, который слабо противостоит ветровой эрозии (Мударисова, 2016). Соле- и засухоустойчивая степная растительность чередуется с полупустынной растительностью. Ярко выражена мозаичность растительного покрова, зависящая от микрорельефа, степени засоления и увлажнения. Для отбора образцов почвы были выбраны две пробные площадки: первая – с доминированием в травяном покрове чия блестящего (*Stipa splendens* Trin.) (проективное покрытие 90%), почвы – солончак на галечнике; вторая – в месте произрастания караганы карликовой с малочисленными куртина-

ми полыни (*Artemisia* sp.), кохии простертой (*Bassia prostrata* L.). Травяной ярус разрежен, общее проективное покрытие не превышает 40%. Почвы песчаные, каменистые.

### Почвообитающие нематоды

Образцы почвы были отобраны случайным образом из каждого биоценоза в пределах типичного однородного участка растительности (2 × 2 м) с использованием почвенного бура (диаметр 20 мм) на глубину 0–15 см в девяти повторностях (для кедрача и лиственничника), в шести и трех повторностях – для степных биоценозов. Выделение нематод выполняли по модифицированному методу Бермана с экспозицией 48 ч из навески почвы массой 30 г, фиксатор ТАФ (триэтаноламин: формалин: вода в соотношении 2 : 7 : 91) (van Bezooijen, 2006). Идентификацию нематод осуществляли на вре́менных глицериновых препаратах. Устанавливали систематическую принадлежность (до уровня рода) не менее чем 100 особей нематод из каждой пробы с помощью микроскопа при увеличении 400–600×. Таксономическая структура нематод приведена в соответствии с классификацией, предложенной De Ley, Blaxter (De Ley, Blaxter, 2004; Abebe et al., 2006).

Для анализа фауны нематод исследовались следующие параметры: таксономическое разнообразие (количество родов), индекс Шеннона *H*', индекс доминирования Симпсона *C* (Одум, 1975), плотность популяций (численность) нематод (количество экз./100 г сырой почвы), биомасса почвенных нематод (мг/100 г почвы), эколого-трофическая структура сообществ. Общая биомасса нематод была рассчитана на основе данных о средней биомассе отдельных родов с использованием онлайн-ресурса NINJA: Nematode INdicator Joint Analysis (https://sieriebriennikov.shinyapps.io/ninja/) (Sieriebriennikov et al., 2014). Эколого-трофическое группирование нематод было проведено на основе классификации Йейтса с соавторами (Yeates et al., 1993, 1993a), адаптированной на русский язык авторами статьи с выделением шести трофических групп: бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищники (Х), нематоды, ассоциированные с растениями (Аср), и паразиты растений (Пр). Кроме того, при анализе разнообразия фауны учтена трофическая группа нематод-паразитов беспозвоночных (Пб) (Yeates et al., 1993), но группа была исключена из дальнейшего анализа сообществ почвенных нематод, так как данные виды не принимают участия в почвенных процессах.

Для характеристики сообществ нематод использовались эколого-популяционные индексы:

– индекс зрелости сообществ нематод ΣMI представляет собой количественную оценку состояния экосистемы на основе состава и соотношения таксонов нематод. Виды нематод имеют различные экологические преференции, связанные с их морфологией, биологией и экологией, которые выражаются в значениях, присвоенных каждому таксону по специальной c-p шкале Бонгерса. Колонизаторы с наименьшим значением (c-p = 1) устойчивы к неблагоприятным условиям существования. Персистеры с наибольшим значением (c-p = 5) чувствительны к факторам окружающей среды (Bongers, 1990);

– индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть, введены в нематологическую науку Феррисом с соавторами (Ferris et al., 2001). При объединении трофической группы таксона (Yeates et al., 1993) и значения (от 1 до 5) по c-p шкале Бонгерса (Bongers, 1990) авторами концепции получены “функциональные группы” для выявления экологической специализации нематод внутри трофических групп. На основе функциональных групп рассчитываются эколого-популяционные индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть и позволяющие оценить состояние местообитания нематод как организмов-педобионтов. Это индекс структурирования (Structure index, SI), индекс обогащения (Enrichment index, EI) почвенной трофической сети и индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве (Channel index, CI) (Ferris et al., 2001). Расчет экологических индексов и их интерпретация подробно рассмотрены в статье авторов (Матвеева, Сущук, 2016).

Статистическая обработка данных проведена с использованием U-критерия Манна–Уитни (Mann-Whitney, U-test) для малого числа повторностей. Различия между группами считали достоверными при $p < 0.05$. Числовые данные представлены в форме $M \pm SE$ (среднее значение ± ± стандартная ошибка среднего). Для выявления различий между локальными сообществами почвенных нематод проводили ординацию исследованных биоценозов методом главных компонент на основе относительного обилия функциональных групп нематод. Исходная матрица состояла из *n* объектов (биоценозы), охарактеризованным по *m* признакам (средние значения относительного обилия функциональных групп). Расчеты выполнены при помощи программы PAST 1.68. (Hammer et al., 2001). Для выполнения исследования почвенных нематод использовано научное оборудование Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Таксономическое разнообразие нематод

Фауна почвенных нематод исследованных биоценозов на территории Республики Алтай представлена 49 таксонами нематод, относящимися к 31 семейству и 9 отрядам, шесть из них являются общими для всех исследованных участков. Разнообразие нематод минимально в месте произрастания караганы карликовой. И если исключить из сравнения данный биоценоз как характеризующийся экстремальными условиями обитания для живых организмов, то количество общих таксонов для лесов и биоценоза "степь-чий" возрастает до 10 (табл. 1). Главным образом, общие таксоны представлены бактериотрофами (4 таксона) и микотрофами (3 таксона), составляющими основу базовой фауны нематод любого биоценоза.

Анализ таксономического разнообразия нематод показал, что лиственничник выделяется наибольшим числом выявленных таксонов (39 родов) и высоким значением индекса Шеннона ($H' = 4.1$). Наименьшие значения количества таксонов нематод отмечены для степных биоценозов (14 родов, $H' = 1.8$ и 10 родов, $H' = 2.7$) (табл. 1 и 2). Такое значительное сокращение разнообразия происходит в результате снижения числа специфичных видов, при этом в фауне остаются только нематоды, встречающиеся в любых типах биоценозов и почв. В биоценозах с высоким разнообразием нематодофауны специфичные роды представлены довольно хорошо: в кедраче 8 таксонов, в лиственничнике 14.

Согласно данным табл. 1, наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются семейства Cephalobidae (6 родов), Tylenchidae (6 родов) и Plectidae (4 рода). Еще 5 семейств включают по 2 таксона, 23 семейства насчитывают по одному таксону. Таким образом, небогатые в таксономическом отношении семейства вносят значительный вклад в формирование общего таксономического состава фауны нематод региона. Из представленных в списке бóльшая часть таксонов нематод относится к группе бактериотрофов – 21 род, второе место занимают представители группы паразитов растений – 8 таксонов, причем разнообразие этой трофической группы претерпевает изменения в зависимости от типа исследованного биоценоза. Количество фитопаразитических видов в общем таксономическом списке минимально в степи (1 и 3 таксона) и далее возрастает в ряду "степь – кедрач – лиственничник". Третье место по вкладу в общий таксономический список почвообитающих нематод биоценозов Алтая занимают представители трофической группы нематод, ассоциированных с растениями, т.е. связанных в своей трофике с растениями факультативно (6 таксонов); четвертое место делят микотрофы и хищные нематоды (по 5 таксонов в каждой группе). Политрофы представлены минимальным количеством (2 таксона). Также выявлен один род нематод (*Steinernema*) из группы паразитов беспозвоночных, личинки которых обитают в почве.

При рассмотрении относительного обилия отдельных родов почвенных нематод в исследованных биоценозах показано, что в сообществе нематод кедрача высокий уровень доминирования отмечен для нематод рода *Lelenchus*, ассоциированных с растениями, политрофов рода *Eudorylaimus*, бактериотрофов родов *Plectus* и *Acrobeloides* (табл. 1). В лиственничнике преобладали бактериотрофы рода *Cervidellus* и фитопаразиты рода *Helicotylenchus*. В биоценозе "степь-карагана карликовая" нематоды рода *Eudorylaimus* были наиболее обильными. Для сообщества нематод биоценоза "степь-чий" выявлено супердоминирование микотрофов рода *Aphelenchoides*, относительное обилие которого составило 63.6%. Отмеченное преобладание по численности таксона, относящегося к r-стратегам, подтверждается и высоким значением индекса доминирования Симпсона (табл. 2).

### Плотность популяций и биомасса нематод

Плотность популяций почвенных нематод в кедраче и лиственничнике имела сходные значения (при $p < 0.05$ различия статистически незначимы), в степи – значимо снижалась (табл. 2). Расчет биомассы показал, что наиболее высокие значения характерны для кедрача; высокий показатель выявлен и для сообществ нематод лиственничника, тогда как для степи биомасса нематод очень низка.

### Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод

Эколого-трофическая структура сообществ почвообитающих нематод различалась между биоценозами: в почве кедрача преобладали бактериотрофы и нематоды, ассоциированные с растениями; в лиственничнике доминировали бактериотрофы, группы паразитов растений и микотрофов выступали в качестве субдоминантов. Сообщества нематод степи имели специфические черты и отличались от сообществ лесных биоценозов: здесь полностью доминировали микотрофы и/или политрофы, при этом структура сообществ была неполночленной (табл. 3).

Анализ функциональных групп позволил выявить закономерности изменения состава таксонов с различными экологическими предпочтениями внутри отдельных эколого-трофических групп. Так, показано, что наибольшее таксономическое разнообразие характерно для бактерио-

**Таблица 1.** Среднее относительное обилие (%) таксонов почвенных нематод территории Республики Алтай

| Таксоны | Функциональная группа | Биоценозы | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | К | Л | СТ-Ч | СТ-К |
| Отряд Enoplida Filipjev 1929 | | | | | |
| Семейство Alaimidae Micoletzky 1922 | | | | | |
| *Alaimus* De Man 1880 | Б4 | 0.55 | 1.05 | 0 | 0 |
| *Paramphidelus* Andrássy 1977 | Б4 | 0 | 0.23 | 0 | 0 |
| Отряд Triplonchida Cobb 1920 | | | | | |
| Семейство Diphtherophoridae Micoletzky 1922 | | | | | |
| *Diphtherophora* de Man 1880 | М3 | 0 | 2.51 | 0 | 0 |
| Семейство Trichodoridae Thorne 1935 | | | | | |
| Trichodoridae sp. | Пр4 | 0 | 0.76 | 0 | 0 |
| Семейство Prismatolaimidae Micoletzky 1922 | | | | | |
| *Prismatolaimus* de Man 1880 | Б3 | 0.37 | 0.47 | 0 | 0 |
| Семейство Tripylidae de Man 1876 | | | | | |
| *Tripyla* Bastian 1865 | Х3 | 0.14 | 0.93 | 0 | 0 |
| Отряд Dorylaimida Pearse 1942 | | | | | |
| Семейство Tylencholaimidae Filipjev 1934 | | | | | |
| *Tylencholaimus* de Man 1876 | М4 | 0 | 1.81 | 0 | 0 |
| Семейство Qudsianematidae Jairajpuri 1963 | | | | | |
| *Discolaimus* Cobb 1913 | Х5 | 0 | 0.70 | 0 | 0 |
| *Eudorylaimus* Andrássy 1959 | П4 | 12.68 | 4.67 | 12.35 | 41.67 |
| Семейство Nordiidae Jairajpuri & Siddiqi 1964 | | | | | |
| *Longidorella* Thorne 1939 | Пр4 | 0 | 0.23 | 0 | 0 |
| Семейство Aporcelaimidae Heyns 1965 | | | | | |
| *Aporcelaimellus* Heyns 1965 | П5 | 0 | 0.35 | 0 | 0 |
| Отряд Mononchida Jairajpuri 1969 | | | | | |
| Семейство Anatonchidae Jairajpuri 1969 | | | | | |
| *Iotonchus* Cobb 1916 | Х4 | 0 | 0.70 | 0 | 0 |
| Семейство Mononchidae Chitwood 1937 | | | | | |
| *Clarkus* Jairajpuri 1970 | Х4 | 0.14 | 0 | 0 | 0 |
| Семейство Mylonchulidae Jairajpuri 1969 | | | | | |
| *Mylonchulus* Cobb 1916 | Х4 | 0 | 0.23 | 0 | 0 |
| Отряд Desmodorida De Coninck 1965 | | | | | |
| Семейство Desmodoridae Filipjev 1922 | | | | | |
| *Prodesmodora* Micoletzky 1923 | Б2 | 0.55 | 0 | 0 | 0 |
| Отряд Monhysterida Filipjev 1929 | | | | | |
| Семейство Monhysteridae De Man 1876 | | | | | |
| *Eumonhystera* Andrássy 1981 | Б2 | 0.51 | 0 | 0 | 0 |
| *Monhystera* Bastian 1865 | Б2 | 0 | 0 | 0 | 2.78 |
| Отряд Araeolaimida De Coninck & Stekhoven 1933 | | | | | |
| Семейство Diplopeltidae Filipjev 1918 | | | | | |
| *Cylindrolaimus* De Man 1880 | Б3 | 0.37 | 0.64 | 0.31 | 0 |
| Отряд Plectida Malakhov 1982 | | | | | |
| Семейство Plectidae Örley 1880 | | | | | |
| *Plectus* Bastian 1865 | Б2 | 12.13 | 5.32 | 0 | 0 |
| *Ceratoplectus* Andrássy 1984 | Б2 | 0 | 0.41 | 0 | 0 |
| *Anaplectus* De Coninck & Stekhoven 1933 | Б2 | 0 | 3.39 | 0 | 0 |
| *Wilsonema* Cobb 1913 | Б2 | 1.29 | 4.38 | 0 | 0 |
| Семейство Metateratocephalidae Eroshenko 1973 | | | | | |
| *Metateratocephalus* Eroshenko 1973 | Б3 | 0.18 | 0.47 | 0 | 0 |

**Таблица 1.** Окончание

| Таксоны | Функциональная группа | Биоценозы | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | К | Л | СТ-Ч | СТ-К |
| Семейство Teratocephalidae Andrássy 1958 | | | | | |
| *Teratocephalus* de Man 1876 | Б3 | 2.54 | 0 | 0 | 0 |
| Отряд Rhabditida Chitwood 1933 | | | | | |
| Семейство Panagrolaimidae Thorne 1937 | | | | | |
| *Panagrolaimus* Fuchs 1930 | Б1 | 2.77 | 1.75 | 0.62 | 0 |
| Семейство Cephalobidae Filipjev 1931 | | | | | |
| *Acrobeles* Linstow 1877 | Б2 | 0 | 4.61 | 0.31 | 0 |
| *Acrobeloides* Cobb 1924 | Б2 | 11.95 | 5.26 | 2.78 | 13.89 |
| *Cephalobus* Bastian 1865 | Б2 | 0 | 1.23 | 0 | 0 |
| *Cervidellus* Thorne 1937 | Б2 | 0 | 28.62 | 0.31 | 5.56 |
| *Chiloplacus* Thorne 1937 | Б2 | 0 | 1.75 | 0.31 | 2.78 |
| *Heterocephalobus* Brzeski 1960 | Б2 | 0.88 | 0.12 | 4.32 | 2.78 |
| Семейство Rhabditidae Örley 1880 | | | | | |
| *Rhabditis* Dujardin 1845 | Б1 | 0.37 | 0.76 | 0 | 0 |
| *Mesorhabditis* Osche 1952 | Б1 | 0 | 1.87 | 0 | 0 |
| Семейство Steinernematidae Filipjev 1934 | | | | | |
| *Steinernema* Travassos 1927 | Пб- | 0.14 | 0 | 0 | 0 |
| Семейство Tylenchidae Örley 1880 | | | | | |
| *Boleodorus* Thorne 1941 | Аср2 | 0.18 | 0 | 0 | 0 |
| *Filenchus* Andrássy 1954 | Аср2 | 3.46 | 1.40 | 0 | 0 |
| *Malenchus* Andrássy 1968 | Аср2 | 3.78 | 0.12 | 0 | 0 |
| *Aglenchus* Andrássy 1954 | Аср2 | 9.36 | 0.41 | 0 | 0 |
| *Lelenchus* Andrássy 1954 | Аср2 | 19.23 | 2.69 | 0 | 0 |
| Tylenchidae sp. | Аср2 | 0.18 | 0 | 0 | 0 |
| Семейство Anguinidae Nicoll 1935 | | | | | |
| *Ditylenchus* Filipjev 1936 | М2 | 1.11 | 0.41 | 12.35 | 2.78 |
| Семейство Belonolaimidae Whitehead 1959 | | | | | |
| *Tylenchorhynchus* Cobb 1913 | Пр3 | 0 | 0 | 0.31 | 5.56 |
| *Nagelus* Thorne & Malek 1968 | Пр3 | 6.32 | 0.64 | 0 | 0 |
| Семейство Tylenchulidae Skarbilovich 1947 | | | | | |
| *Paratylenchus* Micoletzky 1922 | Пр2 | 0.37 | 5.49 | 1.85 | 0 |
| Семейство Pratylenchidae Thorne 1949 | | | | | |
| *Pratylenchus* Filipjev 1936 | Пр3 | 3.14 | 0 | 0 | 0 |
| Семейство Hoplolaimidae Filipjev 1934 | | | | | |
| *Helicotylenchus* Steiner 1945 | Пр3 | 0.37 | 7.24 | 0.31 | 0 |
| Семейство Criconematidae Taylor 1936 | | | | | |
| *Mesocriconema* Andrássy 1965 | Пр3 | 0 | 0.18 | 0 | 0 |
| Семейство Aphelenchoididae Skarbilovich 1947 | | | | | |
| *Aphelenchoides* Fischer 1894 | М2 | 4.38 | 5.49 | 63.58 | 11.11 |
| Семейство Aphelenchidae Fuchs 1937 | | | | | |
| *Aphelenchus* Bastian 1865 | М2 | 0.55 | 0.70 | 0.31 | 11.11 |
| Итого таксонов 49 | | 30 | 39 | 14 | 10 |

Примечания. К – кедрач, Л – лиственничник, СТ-Ч – степь с преобладанием чия блестящего, СТ-К – степь с доминированием караганы карликовой. Функциональная группа (Ferris et al., 2001) – это объединение трофической группы таксона (Yeates et al., 1993) и значения (от 1 до 5) по с-р шкале Бонгерса (Bongers, 1990). Трофические группы: Б – бактериотрофы; М – микотрофы; П – политрофы; Х – хищники; Аср – нематоды, ассоциированные с растениями; Пр – паразиты растений; Пб – паразиты беспозвоночных, личинки обитают в почве.

**Таблица 2.** Параметры, характеризующие фауну почвенных нематод исследованных биоценозов на территории Республики Алтай

| Параметр | Кедрач, $n = 9$ | Лиственничник, $n = 9$ | Степь-чий, $n = 6$ | Степь-карагана, $n = 3$ |
|---|---|---|---|---|
| Численность, экз./100 г почвы | $2168 \pm 121^{b}$ | $1712 \pm 293^{b}$ | $324 \pm 38^{c}$ | $36 \pm 9^{a}$ |
| Общее число родов нематод | 30 | 39 | 14 | 10 |
| Индекс $H'$ | $3.74 \pm 0.11^{b}$ | $4.11 \pm 0.10^{c}$ | $1.83 \pm 0.22^{a}$ | $2.66 \pm 0.16^{a}$ |
| Индекс Симпсона, $C$ | $0.10 \pm 0.01^{a}$ | $0.11 \pm 0.01^{a}$ | $0.44 \pm 0.07^{b}$ | $0.23 \pm 0.04^{b}$ |
| Биомасса, мг/100 г почвы | $1.67 \pm 0.45^{b}$ | $1.13 \pm 0.22^{b}$ | $0.19 \pm 0.05^{c}$ | $0.05 \pm 0.02^{a}$ |

Примечания. $n$ – число исследованных биоценозов, $H'$ – индекс Шеннона. Данные представлены в форме $M \pm SE$ (среднее значение ± стандартная ошибка среднего); использован U-критерий Манна–Уитни; значения с разными буквенными обозначениями в строках статистически различаются ($p < 0.05$). Здесь и в табл. 3, 4.

**Таблица 3.** Относительное обилие (%) эколого-трофических групп почвенных нематод исследованных биоценозов на территории Республики Алтай

| Параметр | Кедрач, $n = 9$ | Лиственничник, $n = 9$ | Степь-чий, $n = 6$ | Степь-карагана, $n = 3$ |
|---|---|---|---|---|
| Б | $34.60 \pm 2.38^{b}$ | $62.33 \pm 3.45^{c}$ | $8.96 \pm 2.03^{a}$ | $27.79 \pm 2.83^{b}$ |
| М | $6.04 \pm 1.25^{a}$ | $10.92 \pm 1.96^{b}$ | $76.24 \pm 4.41^{c}$ | $25.00 \pm 4.64^{d}$ |
| П | $12.68 \pm 4.00^{ab}$ | $5.02 \pm 0.86^{a}$ | $12.35 \pm 2.54^{b}$ | $41.67 \pm 8.17^{c}$ |
| Х | $0.28 \pm 0.28^{a}$ | $2.56 \pm 0.99^{b}$ | 0 | 0 |
| Аср | $36.19 \pm 4.69^{b}$ | $4.62 \pm 1.19^{a}$ | 0 | 0 |
| Пр | $10.20 \pm 1.47^{b}$ | $14.54 \pm 2.02^{c}$ | $2.47 \pm 1.51^{a}$ | $5.56 \pm 2.47^{ab}$ |

Примечания. $n$ – число исследованных биоценозов; Б – бактериотрофы, М – микотрофы, П – политрофы, Х – хищные нематоды, Аср – нематоды, ассоциированные с растениями, Пр – паразиты растений. Значения с разными буквенными обозначениями в строках статистически различаются ($p < 0.05$).

трофов с с-р значением 2 (Б2) – от 5 до 10 таксонов и для группы нематод Аср2, обнаруженной только в лесных биоценозах – от 4 до 6 таксонов (табл. 1). Бактериотрофы с с-р значением 4 и хищные нематоды с с-р значениями 3, 4, по-видимому, из-за высокой требовательности к уровню влажности почвы также не выявлены в степных биоценозах. Разнообразие только нескольких функциональных групп было представлено равномерно – это микотрофы с с-р значением 2 (М2) и политрофы П4. Эти функциональные группы встречены во всех изученных биоценозах и представлены равным числом таксонов. Наибольшее количество функциональных групп (16) зафиксировано в лиственничнике. Также в качестве особенности данного биоценоза следует отметить присутствие в фауне нематод К-стратегов, выявленных среди различных трофических групп – фитопаразитов (Пр4), микотрофов (М3, М4), политрофов (П5), хищников (Х5). При этом наименьшее количество функциональных групп (4) обнаружено в степном биоценозе с караганой.

Принимая во внимание различия эколого-трофического группирования и функциональных групп сообществ нематод исследованных биоценозов, для определения специфичности сообществ применен метод главных компонент. Ординация выполнена на основе относительного обилия функциональных групп нематод. Показано, что первая главная компонента объясняет более 70% общей дисперсии и связана с вкладом бактериотрофов со значением 2 по с-р шкале (Б2) и группы нематод М2 в фауну (рис. 1). Значительно меньшая часть различий (около 16% – вдоль второй главной компоненты) обусловлена долей нематод Аср2 в сообществах, с одной стороны, и политрофов П4, с другой. При ординации биоценозов видно, что большинство проб характеризуется высоким обилием бактериотрофов Б2 с максимумом в лиственничнике, за исключением обособленного сообщества нематод “степь-чий”, где преобладают микотрофы М2. При этом биоценоз “степь-карагана” также характеризуется высоким вкладом нематод М2 в фауну, но его положение при ординации определяют более многочисленные нематоды-политрофы П4. Пробы из кедрача обособляются, главным образом, из-за высокого обилия нематод, ассоциированных с растениями Аср2.

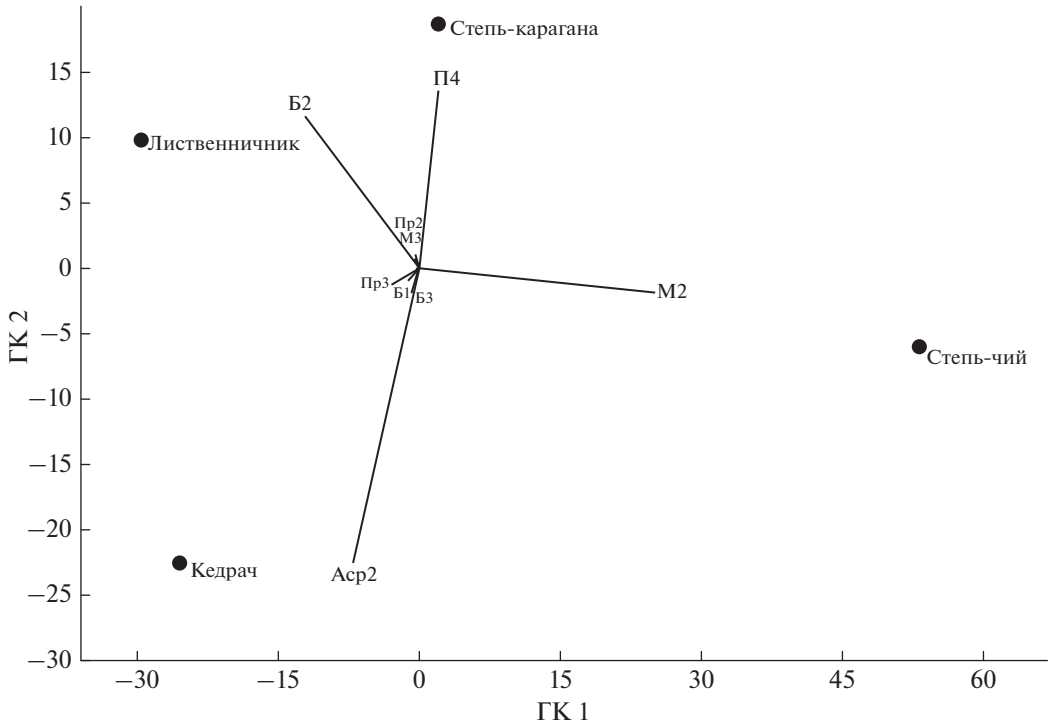


**Рис. 1.** Ординация сообществ почвенных нематод различных биоценозов на территории Республики Алтай на основе относительного обилия функциональных групп. Первая (ГК 1) и вторая (ГК 2) главные компоненты объясняют около 86% различий. На диаграмме (биплоте) обозначены только основные оси факторных нагрузок, вносящие наибольший вклад в разделение объектов (биоценозов).

Степные биоценозы характеризуются суровыми и даже экстремальными условиями для существования организмов, что особенно ярко проявилось на комплексе нематологических параметров биоценоза “степь-карагана карликовая” (численность, биомасса и разнообразие нематод крайне низки). По этим причинам биоценоз был изъят из дальнейшего анализа нематодофауны из-за риска неправильной трактовки значений эколого-популяционных индексов сообществ почвенных нематод.

### Эколого-популяционные индексы сообществ почвенных нематод

Расчет эколого-популяционных индексов показал, что сообщества нематод всех исследованных биоценозов характеризовались довольно низкими значениями индекса зрелости ΣMI (табл. 4). Индекс структурирования SI в кедраче и лиственничнике имел высокие значения (выше 50), свидетельствующие о зрелости сообществ почвенных нематод и ненарушенности почвенных экосистем лесов. А сообщество нематод степного биоценоза характеризовалось низким индексом SI. Значения индекса EI указывают на отсутствие привнесения в почву большого количества свежей (доступной) органики. Активное разложение органического вещества первичными деструкторами влечет за собой увеличение количества нематод-бактериотрофов с с-р значением 1, которое в данном случае не наблюдалось. Во всех исследованных биоценозах уровень обогащения почвы доступной органикой определен как умеренный. Индекс преобладающего пути разложения органики в почве различался по типам биоценозов: в кедраче и лиственничнике определены низкие значения CI, указывающие на активное участие бактерий в деструкции органики, и, соответственно, в нематодофауне отмечается высокая доля бактериотрофов; в степи значения индекса высоки, что свидетельствует о доминировании почвенных грибов в разложении органики.

Сопоставление значений индексов SI и EI для каждого местообитания позволило распределить исследованные биоценозы в определенные квадраты фаунистического профиля (Ferris et al., 2001): квадрат C для лесных биоценозов и квадрат D для степного биоценоза (табл. 4). На основании этого почвенные экосистемы лесных биоценозов были оценены как ненарушенные со сложными трофическими сетями и умеренным уровнем обогащения почв органикой. Биоценоз “степь-чий”, напротив, характеризовался значениями индексов, свидетельствующими об упрощенной и нестабильной трофической сети и де-

**Таблица 4.** Эколого-популяционные индексы сообществ почвенных нематод исследованных биоценозов на территории Республики Алтай

| Параметр | Кедрач, $n = 9$ | Лиственничник, $n = 9$ | Степной биоценоз, $n = 6$ |
|---|---|---|---|
| ΣMI | $2.37 \pm 0.13^{a}$ | $2.31 \pm 0.10^{a}$ | $2.25 \pm 0.08^{a}$ |
| SI | $72.99 \pm 8.09^{a}$ | $50.61 \pm 4.56^{a}$ | $48.02 \pm 5.54^{a}$ |
| EI | $35.79 \pm 5.26^{ab}$ | $28.11 \pm 3.54^{a}$ | $48.30 \pm 0.96^{b}$ |
| CI | $32.51 \pm 13.42^{a}$ | $27.36 \pm 12.81^{a}$ | $96.86 \pm 1.88^{a}$ |
| Сопоставление SI и EI (по: Ferris et al., 2001) | Высокий SI, низкий EI (квадрат C фаунистического профиля) | Высокий SI, низкий EI (квадрат C фаунистического профиля) | Низкий SI, низкий EI (квадрат D фаунистического профиля) |

Примечания. $n$ – число исследованных биоценозов; ΣMI – индекс зрелости сообществ нематод; SI и EI – индексы структурирования и обогащения почвенной трофической сети, соответственно; CI – индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве. Значения с разными буквенными обозначениями в строках статистически различаются ($p < 0.05$).

градированной почвенной экосистеме. А значит экосистема испытывала воздействие неблагоприятных или даже экстремальных (климатических или антропогенных) факторов среды.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование таксономического разнообразия нематод, численности их популяций и других характеристик сообществ позволило получить новые данные о фауне нематод лесных и степных биоценозов Республики Алтай.

Анализ численности почвенных нематод Алтая выявил наименьшую плотность популяций в почве степных биоценозов, что согласуется со сведениями литературы: для биома степей в глобальном масштабе также показана низкая плотность популяций нематод (van den Hoogen et al., 2019). Установлено высокое таксономическое разнообразие лесных биоценозов региона, которое сопоставимо с широколиственными лесами Центрального региона РФ (Калинкина и др., 2016; Сущук и др., 2017), луговыми биоценозами Северо-Запада (Матвеева, Сущук, 2016), целинными сухостепными биоценозами Ростовской обл. (Шматко и др., 2021). Низкое разнообразие нематодофауны исследованных степных биоценозов отражает неблагоприятные условия местообитания для педобионтов. Такая закономерность отмечена и для тундровых биоценозов Субарктики, которые также отличаются низким разнообразием почвенных нематод вследствие экстремальных условий существования организмов (Сущук и др., 2018).

При рассмотрении эколого-трофической структуры сообществ нематод участка кедровой тайги выявлено преобладание в почве нематод, ассоциированных с растениями, и бактериотрофов. Для сосняков, сформированных *Pinus sylvestris* L., наиболее типична высокая численность бактериотрофов, микотрофов и нематод из группы Acp (Матвеева, Сущук, 2016; Magnusson, 1983; Háněl, 2001; Sohlenius, Bostrom, 2001), однако в местах произрастания других видов сосен структура сообщества нематод может отличаться. Так, доминированию в структуре сообществ почвенных нематод политрофов и бактериотрофов благоприятствовала сосна горная (*Pinus mugo* Turra) (Mincheva et al., 2009) и сосна Тунберга (*Pinus thunbergii* Parl.) (Kitagami et al., 2017), политрофам и нематодам Acp – посадки сосны лучистой (*Pinus radiata* D. Don) (Yeates et al., 2000). Имеются результаты собственных исследований, проведенных в местах интродукции сосны кедровой на Северо-Западе России (Калинкина и др., 2016; Сущук и др., 2016), однако они не выявили особенностей сообществ нематод естественных хвойных лесов, образованных данным видом.

Сообщество почвенных нематод исследованного лиственничника характеризовалось доминированием бактериотрофов, паразитов растений и микотрофов в трофической структуре и в значительной степени отличалось от сообщества нематод кедрача. В частности, различия связаны со значительно более высоким обилием нематод Acp в кедраче. Согласно литературным данным сообщества почвенных нематод в местах произрастания лиственницы также имели особенности, отличающие их от сообществ нематод других видов хвойных деревьев, что было показано как на локальном уровне при изучении фитогенного поля дерева (Калинкина и др., 2018), так и в условиях посадок большой площади (Háněl, 2008). При сравнении фитогенного поля лиственницы и ели показано, что разнообразие и численность нематод Пр и Acp в подкроновом пространстве лиственницы выше, чем под елью. Высказана гипотеза о связи полученной закономерности с большей сквозистостью кроны лиственницы (по сравнению с елью), которая коррелирует с бóльшим проективным покрытием и разнообразием

травянистых видов. Развитый травяной покров, в свою очередь, благоприятствует нематодам, трофически связанным с растениями (Калинкина и др., 2018). Сведения о численности нематод Acp в почвах под лиственницей различны: отмечалась как высокая численность нематод данной группы (Калинкина и др., 2018; Boag, 1974; Renco, Cerevkova, 2015), что в целом характерно для сообществ нематод хвойных лесов (Матвеева, Сущук, 2016), так и довольно низкая, что является нетипичным для ельников и сосняков (Háněl, 2008).

Известно, что хвойные леса обычно характеризуются высокими значениями индекса CI, свидетельствующими о значительной активности почвенных грибов в деструкции органики (Матвеева, Сущук, 2016). Органическое вещество в хвойных лесах в основном представлено накопленными в подстилке трудноразлагаемыми растительными остатками, для трансформации которых необходимы почвенные грибы (Звягинцев и др., 2005). При этом показано и высокое варьирование показателя CI в хвойных лесах (Ruess, 2003; Háněl, 2008). Полученные нами результаты для кедрача и лиственничника отличаются от литературных данных: индекс CI в данных биотопах имел низкие значения, указывающие на бактериальный путь разложения органики. Возможно, бóльшая роль бактериального разложения связана с лучшими показателями структуры почвы и ее плодородия и хорошо выраженным травяным ярусом. Травяной ярус образован разнотравьем как в кедраче, так и в лиственничнике. В подлеске последнего также отмечены спирея и жимолость, формирующие листовой опад. Ранее исследованные сосняки и ельники Республики Карелия характеризовались доминированием мхов, лишайников, карликовых кустарничков в травяно-кустарничковом ярусе и низким проективным покрытием высших растений, что и могло определить преобладание микодеструкции в почве, а значит и различия в полученных для Карелии и Алтая результатах.

Как указывалось выше, в исследованных степных биоценозах были выявлены низкие значения таксономического разнообразия и численности почвообитающих нематод, что может быть связано со сложными природно-географическими и климатическими условиями местности. В эколого-трофической структуре сообщества нематод степного биоценоза, согласно полученным данным, доминировали микотрофы и политрофы. По литературным источникам можно сделать вывод, что для степей более типична структура сообществ почвообитающих нематод с преобладанием паразитов растений и бактериотрофов (Шматко, Ильина, 2017; Smolik, Rogers, 1976; Wall-Freckman, Huang, 1998; Zhang et al., 2020). Однако было отмечено и доминирование политрофов и бактериотрофов в биотопе с типчаково-ковыльно-разнотравной растительностью (Шматко, Ильина, 2017). Микотрофы как трофическая группа-доминант не указывается в сведениях исследователей сообществ нематод степных ландшафтов разных стран, но в условиях полевых экспериментов показана устойчивость микотрофов к повышению температуры и снижению количества осадков как в пустынной степи (Zhang et al., 2020), так и в лугах субаридного региона (Bakonyi, Nagy, 2000). Также в лабораторном эксперименте выявлена наибольшая численность микотрофа рода *Aphelenchoides* в наиболее сухих пробах, несмотря на то что биомасса гриба возрастает пропорционально увеличению влажности (Sohlenius, 1985). Интересные результаты получены на основе прогностической модели, связывающей различные климатические параметры и метаболические отпечатки нематод (Bhusal et al., 2015). Так, согласно построенной модели, больший вклад микотрофов (и, соответственно, меньший – бактериотрофов) в процессы деструкции органики можно ожидать в открытых местообитаниях с луговой растительностью и в регионах с выраженной сезонностью климата. Известно, что организмы, участвующие в грибном пути разложения органики, более устойчивы и в большей степени способны адаптироваться к изменению климата, связанного с засухой (de Vries et al., 2012). При этом грибы имеют большое значение для процессов разложения органического вещества почвы в суровых условиях окружающей среды средиземноморских экосистем, для которых модели предсказывают более засушливые условия в будущем (Yuste et al., 2011). Резюмируя вышесказанное, выявленная структура сообществ нематод с доминированием микотрофов и высокие значения индекса CI, указывающие на грибной путь в разложении органики, могут рассматриваться как ожидаемые в условиях резко-континентального климата степи Кош-Агачского р-на, где годовая норма осадков не превышает 250 мм. Таким образом, нематологические параметры в комплексе закономерно свидетельствуют о складывающихся в степи неблагоприятных условиях для обитания педобионтов.

Фаунистический профиль, составленный на основе сопоставления значений индексов SI и EI, определил почвенную экосистему степного биоценоза как деградированную с упрощенной и нестабильной трофической сетью. Полученные для степи данные согласуются с концепцией Ферриса с соавторами (Ferris et al., 2001). Эти исследователи ввели термин “базальная трофическая сеть” для обозначения примитивной сети, представленной нематодами с широкой экологической пластичностью с c-p = 2, главным образом бактериотрофами и микотрофами. Простоту сети авторы связывают с фактором стресса, к которому от-

носится и ограничение ресурсов, и экстремальные условия среды обитания.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование фауны и структуры сообществ почвенных нематод хвойных лесных и степных биоценозов Республики Алтай, территории, малоизученной с нематологической точки зрения, позволило получить новые данные о разнообразии и распространении нематод. Фауна почвенных нематод исследованных биоценозов разных типов на территории Республики Алтай представлена 49 таксонами нематод, относящимися к 31 семейству. Составленный таксономический список почвенных нематод позволил расширить представления о разнообразии почвообитающих нематод Западной Сибири. Полученные данные могут быть использованы для разработки основ мониторинга биоразнообразия и состояния окружающей среды в условиях глобальных климатических изменений и антропогенных воздействий.

Выполненное исследование позволило также установить связь ряда нематологических параметров с особенностями растительности. Показано, что лиственничник имеет высокое, а степные биоценозы – самое низкое таксономическое разнообразие нематод. Плотность популяций и биомасса почвенных нематод в исследованных лесных биоценозах имеют сходные значения, но значимо превышают таковые в степи. Кроме того, выявлены различия биоценозов по эколого-трофической структуре сообществ нематод. Полученные различия нематологических параметров являются результатом влияния комплекса условий, складывающихся в исследованных биоценозах: суровый климат и/или значительная средообразующая роль древесных видов. Эти условия сказываются на различных характеристиках среды обитания педобионтов, таких как растительный покров, обеспеченность водными ресурсами, поступление света, минеральных и органических веществ, а также структура почвы, уровень засоления и т.д.

Получены интересные результаты по индексу преобладающего пути разложения органики. В почве исследованных лесных биоценозов региона индекс CI имел низкие значения (активное участие бактерий в деструкции органики). Такой тип деструкции не характерен для большинства хвойных лесов, например, изученных в Республике Карелия.

Рассмотренные эколого-популяционные индексы позволили оценить почвенные экосистемы исследованных лесных биоценозов как ненарушенные со сложными трофическими сетями и умеренным уровнем обогащения почв органикой. Степной биоценоз, образованный чием блестящим, напротив, характеризовался низкими значениями индексов SI и EI. Эти параметры свидетельствуют об упрощенной и нестабильной трофической сети и деградированной почвенной экосистеме. А значит экосистема испытывала воздействие неблагоприятных факторов среды, связанных с экстремальными условиями степи Кош-Агачского района.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ КарНЦ РАН (тема № 122032100130-3).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Ачимова А.А.*, 2005. Флора левобережья р. Катунь (Центральный Алтай). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 16 с.

*Груздева Л.И., Матвеева Е.М., Коваленко Т.Е.*, 2006. Фауна почвенных нематод различных типов леса заповедника “Кивач” // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 10. С. 14–21.

*Ерошенко А.С., Волкова Т.В.*, 2004. Эколого-фаунистический анализ корневых нематод хвойно-широколиственных лесов Уссурийского заповедника // Паразитические нематоды растений и насекомых. М.: Наука. С. 32–45.

*Ефремова Е.А., Марченко В.А.*, 2017. Гельминты подотряда Strongylata овец и особенности их территориального распределения в Республике Алтай // Ветеринарный врач. № 4. С. 53–59.

*Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М.*, 2005. Биология почв: Учебник. М.: Изд-во МГУ. 445 с.

*Калашникова С.А., Карташев А.Г.*, 2018. Структура сообществ почвенных нематод в верхних горизонтах почвы ели и сосны // Вестник современных исследований. № 2.2 (17). С. 18–21.

*Калинкина Д.С., Сущук А.А., Матвеева Е.М.*, 2016. Особенности сообществ почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений // Экология. № 5. С. 360–367.

*Калинкина Д.С., Сущук А.А., Криворот И.В.*, 2018. Особенности сообществ почвенных нематод в различных зонах фитогенного поля дерева // Труды Центра паразитологии. Т. L. Биоразнообразие паразитов. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 95–97.

*Кравченко И.А., Власова О.Е.*, 2011. Паразиты экзотических животных в Алтайском крае // Вестник ветеринарии. № 4 (59). С. 68–69.

*Кудрин А.А., Лаптева Е.М.*, 2015. Разнообразие и плотность населения почвенных нематод в пойменных лесах долины среднего течения реки Печора // Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН. № 5 (193). С. 25–29.

*Кудрин А.А., Конакова Т.Н., Таскаева А.А.*, 2019. Сообщества почвенных нематод различных тундровых фитоценозов, отличающихся степенью развития

кустарникового яруса // Экология. № 6. С. 419–428.

*Матвеева Е.М., Сущук А.А.*, 2016. Особенности сообществ почвенных нематод в различных типах естественных биоценозов: информативность параметров оценки // Известия РАН. Серия Биологическая. № 5. С. 551–560.

*Мударисова М.Р.*, 2016. Экзогенные процессы рельефообразования в бассейне среднего течения реки Чуя. Выпускная бакалаврская работа. Томск. 48 с. URL: https://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vital:2530

*Одум Ю.*, 1975. Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир. С. 186–187.

*Пономарев Н.М., Лунева Н.А.*, 2018. Фауна нематод, паразитирующих у сельскохозяйственных животных Алтайского края // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. № 1 (159). С. 134–137.

*Ремезов А.О.*, 2005. Древесные нематоды: распространение и оценка степени их патогенности для хвойных пород в Алтайском крае и Республике Алтай. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Барнаул. 19 с.

*Робертус Ю.В., Яшина Т.В., Байлагасов Л.В., Артемов И.А., Дьяков И.Б. и др.*, 2012. Особо охраняемые природные территории Республики Алтай. Современное состояние и перспективы развития. Красноярск: Всемирный фонд дикой природы (WWF) России. 118 с.

*Соловьева Г.И.*, 1986. Экология почвенных нематод. Л.: Наука. 247 с.

*Сущук А.А., Калинкина Д.С., Платонова Е.А.*, 2016. Сообщества почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений на территории Ботанического сада Петрозаводского государственного университета // Hortus Botanicus. Т. 11. С. 184–197. URL: http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=3442

*Сущук А.А., Матвеева Е.М., Калинкина Д.С.*, 2017. Почвенные нематоды лесных биоценозов особо охраняемых природных территорий Республики Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. № 4. С. 49–61.

*Сущук А.А., Матвеева Е.М., Калинкина Д.С., Криворот И.В.*, 2018. Сообщества почвенных нематод тундровых и таежных экосистем (на примере Северо-Запада России) // Проблемы почвенной зоологии: материалы XVIII Всерос. совещ. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 196–197.

*Шматко В.Ю., Ильина Л.П.*, 2017. Особенности эколого-фаунистического комплекса почвенных нематод сухостепных ландшафтов долины Маныча // Аридные экосистемы. Т. 23. № 3 (72). С. 75–87.

*Шматко В.Ю., Сушко К.С., Соколова Т.А., Ильина Л.П.*, 2021. Сезонная динамика структуры сообществ почвенных нематод каштановых почв долины Маныча при пастбищной нагрузке // Аридные экосистемы. Т. 27. № 1 (86). С. 106–118.

*Abebe E., Andrássy I., Traunspurger W.*, 2006. Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. Wallingford: CABI Publishing. 752 p.

*Bakonyi G., Nagy P.*, 2000. Temperature- and moisture-induced changes in the structure of the nematode fauna of a semiarid grassland – patterns and mechanisms // Global Change Biology. V. 6. P. 696–707.

*van Bezooijen J.*, 2006. Methods and techniques for nematology. Wageningen: Wageningen University Press. 112 p.

*Bhusal D.R., Tsiafouli M.A., Sgardelis S.P.*, 2015. Temperature-based bioclimatic parameters can predict nematode metabolic footprints // Oecologia. V. 179. № 1. P. 187–199.

*Boag B.*, 1974. Nematodes associated with forest and woodland trees in Scotland // Annals of applied biology. V. 77. P. 41–50.

*Bongers T.*, 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. V. 83. P. 14–19.

*De Ley P., Blaxter M.*, 2004. A new system for Nematoda: combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa // Nematology Monographs and Perspectives. V. 2. P. 633–653.

*de Vries F.T., Liiri M.E., Bjørnlund L., Bowker M.A., Christensen S. et al.*, 2012. Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought // Nature Climate Change. V. 2. P. 276–280.

*Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M.*, 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // Applied Soil Ecology. V. 18. P. 13–29.

*Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.*, 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4 (1). P. 1–9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

*Hánĕl L.*, 2001. Succession of soil nematodes in pine forests on coal-mining sands near Cottbus, Germany // Applied Soil Ecology. V. 16. P. 23–34.

*Hánĕl L.*, 2008. Nematode assemblages indicate soil restoration on colliery spoils afforested by planting different tree species and by natural succession // Applied Soil Ecology. V. 40. P. 86–99.

*van den Hoogen J., Geisen S., Routh D., Ferris H., Traunspurger W. et al.*, 2019. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale // Nature. V. 572. P. 194–198.

*Kitagami Y., Kanzaki N., Matsuda Y.*, 2017. Distribution and community structure of soil nematodes in coastal Japanese pine forests were shaped by harsh environmental conditions // Applied Soil Ecology. V. 119. P. 91–98.

*Magnusson C.*, 1983. Abundance and trophic structure of pine forest nematodes in relation to soil layers and ground cover // Holarctic Ecology. V. 6. № 2. P. 175–182.

*Mincheva Y., Lazarova S., Peneva V.*, 2009. Nematode assemblages from Mountain Pine (*Pinus mugo* Turra) communities in Pirin Mountain, Bulgaria // Helminthologia. V. 46. № 1. P. 49–58.

*Raabe U., Brandes D.*, 1988. Flora und Vegetation der Dörfer im nordöstlichen Burgenland // Phytocoenologia. V. 16. № 2. P. 225–258.

*Renco M., Cerevkova A.*, 2015. Long-term effects of a wildfire on the soil nematode communities in the spruce forest ecosystem of High Tatra National Park // International Journal of Wildland Fire. V. 24. P. 702–711.

*Ruess L.*, 2003. Nematode soil faunal analysis of decomposition pathways in different ecosystems // Nematology. V. 5. № 2. P. 179–181.

*Sieriebriennikov B., Ferris H., de Goede R.G.M.*, 2014. NINJA: An automated calculation system for nematode-based biological monitoring // European Journal of Soil Biology. V. 61. P. 90–93.

*Smolik J.D., Rogers L.E.*, 1976. Effects of Cattle Grazing and Wildfire on Soil-Dwelling Nematodes of the Shrub-Steppe Ecosystem // Journal of range management. V. 29. № 4. P. 304–306.

*Sohlenius B.*, 1985. Influence of Climatic Conditions on Nematode Coexistence: A Laboratory Experiment with a Coniferous Forest Soil // Oikos. V. 44. № 3. P. 430–438.

*Sohlenius B., Bostrom S.*, 2001. Annual and long-term fluctuations of the nematode fauna in a Swedish Scots pine forest soil // Pedobiologia. V. 45. P. 408–429.

*Sushchuk A.A., Matveeva E.M., Butorina N.N., Popova E.N., Popov I.O., Gagarin V.G.*, 2019. Comparative analysis of the soil nematode communities in meadows and agrocenoses: regional features // Russian Journal of Nematology. V. 27. № 2. P. 156–157.

*Wall-Freckman D., Huang S.P.,* 1998. Response of the soil nematode community in a shortgrass steppe to long-term and short-term grazing // Applied Soil Ecology. V. 9. P. 39–44.

*Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S.*, 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outlain for soil ecologists // Journal of Nematology. V. 25. № 3. P. 315–331.

*Yeates G.W., Wardle D.A., Watson R.N.*, 1993a. Relationships between nematodes, soil microbial biomass and weed-management strategies in maize and asparagus cropping systems // Soil Biology and Biochemistry. V. 25. № 7. P. 869–876.

*Yeates G.W., Hawke M.F., Rijkse W.C.,* 2000. Changes in soil fauna and soil conditions under *Pinus radiata* agroforestry regimes during a 25-year tree rotation // Biology and Fertility of Soils. V. 31. P. 391–406.

*Yuste J.C., Penuelas J., Estiarte M., Garcia-Mas J., Mattana S., et al.*, 2011. Drought-resistant fungi control soil organic matter decomposition and its response to temperature // Global Change Biology. V. 17. P. 1475–1486.

*Zhang G., Sui X., Li Y., Jia M., Wang Zh., Han G., Wang L.*, 2020. The response of soil nematode fauna to climate drying and warming in *Stipa breviflora* desert steppe in Inner Mongolia, China // Journal of Soils and Sediments. V. 20. P. 2166–2180.

# SOIL NEMATODE COMMUNITIES OF TYPICAL BIOCOENOSES IN THE REPUBLIC OF ALTAI

**A. A. Sushchuk[1, *], E. M. Matveeva[1], D. S. Kalinkina[1], M. G. Yurkevich[1]**

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

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

The first data on soil nematodes of coniferous forest and steppe biocoenoses in the Republic of Altai are presented, thus making it possible to establish relationships between different characteristics of nematode communities and vegetation features. Overall, 49 taxa of soil nematodes belonging to 31 families and 9 orders were found. The results showed the highest value of nematode taxonomic diversity lying in larch forest, *vs* the lowest in steppe biocoenoses. The nematode population density and biomass were similarly high in the soil of forest biocoenoses, but significantly exceeded those in the steppe. Variations in the eco-trophic structure of soil nematode communities among the study biocoenoses were revealed. In the pine forest with *Pinus sibirica*, bacterial feeders and nematodes associated with plants prevailed in the soil, this being typical of various types of pine forest, *vs* bacterial feeders, plant parasites and fungal feeders which dominated the larch forest. Nematode communities in steppe soils showed specific features and differ markedly from those in forest biocoenoses, the community structure being incomplete, with dominance of fungal feeders and/or omnivores. Based on ecological indices (Structure index SI, Enrichment index EI) calculated for nematode communities and the state of the food web described, the soil ecosystems of forest biocoenoses were assessed as undisturbed, with complex food webs and a moderate level of soil organic matter enrichment. The steppe biocoenosis formed by *Stipa splendens*, on the contrary, was characterized by low SI and EI values indicating a simplified and unstable food web associated with degraded soil ecosystems under the influence of unfavorable environmental factors (climatic or anthropogenic). This shows a possible effect on soil nematodes of the extreme conditions formed in the steppe of the Kosh-Agach region. The CI index values of the predominant pathway of organic matter decomposition in the soil varied depending on biocoenosis type. In Siberian stone pine and larch forests, low CI values were found, indicating an active participation of bacteria in the destruction of organic matter in the soil. This is not typical of forest biocoenoses of other zones (for example, coniferous forests of Karelia), where soil fungi dominate the decomposition of organic matter. In this study, high CI values were observed in the steppe biococenosis, indicating the dominance of soil fungi in the processes of organic matter destruction.

*Keywords:* soil nematodes, taxonomic diversity, population density, eco-trophic structure, ecological indices, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*

**EDN:** SWYFDD
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1096–1100*

*УДК 595.14.142.2(268.45)*

# ОСОБЕННОСТИ РОСТА МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ *SPIOCHAETOPTERUS TYPICUS* (CHAETOPTERIDAE)

**© 2022 г. С. Ю. Гагаев***

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия*

**e-mail: sgagaev@zin.ru*

Поступила в редакцию 10.02.2022 г.
После доработки 14.02.2022 г.
Принята к публикации 18.04.2022 г.

Изучены особенности роста популяции многощетинковых червей *Spiochaetopterus typicus* из Печорского моря на основе размерно-возрастной структуры популяции. С помощью линейной модификации уравнения Берталанфи установлено, что некоторые особи способны доживать до 8 лет. Возраст червей подтверждается на практике количеством годовых слоев на их трубках. Получены соотношения между диаметром тела червей, диаметром трубок и весом полихет. Предложен способ расчета биомассы полихет *S. typicus* с меньшими погрешностями, по сравнению с прежними методами, которые для расчета биомассы предусматривают использование исходя из диаметра трубки; в случае, если материал многочисленный, предложено вычислять биомассу с использованием среднего значения массы особи 1.5 ± 0.2 г.

*Ключевые слова:* размер, рост, биомасса, *Spiochaetopterus typicus*, Печорское море

**DOI:** 10.31857/S0044513422100051

Многощетинковые черви *Spiochaetopterus typicus* M. Sars 1856 принадлежат к одному из наиболее массовых видов полихет Северного Ледовитого океана и играют заметную роль в донных биоценозах. Длинные, тонкие черви, строящие прочные полупрозрачные трубки (которые способны долгое время после гибели червя сохраняться в грунте), в первой половине прошлого столетия являлись руководящим и характерным видом сообществ макрозообентоса почти всего Баренцева моря и некоторых районов Карского (Броцкая, Зенкевич, 1939; Филатова, Зенкевич, 1959; Денисенко, 2013). Однако повторная съемка конца 60-х Баренцева и середины 70-х Карского морей показала, что этот вид “почти повсеместно вышел из состава руководящих, а местами и характерных форм” (Семенов, 1989). Основными причинами такого изменения считают влияние тралений и возникновение методических ошибок при учете биомассы *S. typicus* (Жирков, 2001). Первую причину (траление) в настоящей статье оставляем без внимания, а со второй (определение биомассы) попытаемся разобраться. При работе с видом у каждого гидробиолога возникают затруднения с определением биомассы; очень часто трубки, содержащие тело червя, имеют сходный диаметр, но разную длину, так как повреждаются при отборе и промывке пробы. К примеру, взвешивая фрагменты одинакового диаметра, но разной длины 3–4 см и более 10 см, получаем разную биомассу. В настоящей работе предпринята попытка преодолеть подобную неточность и максимально приблизить значение биомассы к реальной.

Цель работы – получение способа расчета биомассы полихет *S. typicus* с меньшими погрешностями посредством изучения особенностей их роста.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения особенностей роста *S. typicus* были взяты 52 экз. из Печорского моря, собранные Трансарктической экспедицией 2019 г. с борта э/с “Профессор Мультановский” сотрудниками лаборатории морских исследований ЗИН РАН.

Наряду с общепринятой методикой тотальной фиксации полихет 4% раствором формалина, с дальнейшим переводом их спустя не менее 2 недель в 75% этиловый спирт, была использована методика извлечения червей из трубок после фиксации, которая была предложена ранее и которая упрощает этот процесс (Гагаев, 2010). Для этого фиксированных полихет помещали в чашку Петри с дистиллированной или пресной водой и все последующие действия проводили только в воде. Выдержав 5–10 мин, чтобы вода полностью проникла в трубки, под бинокуляром остро зато-

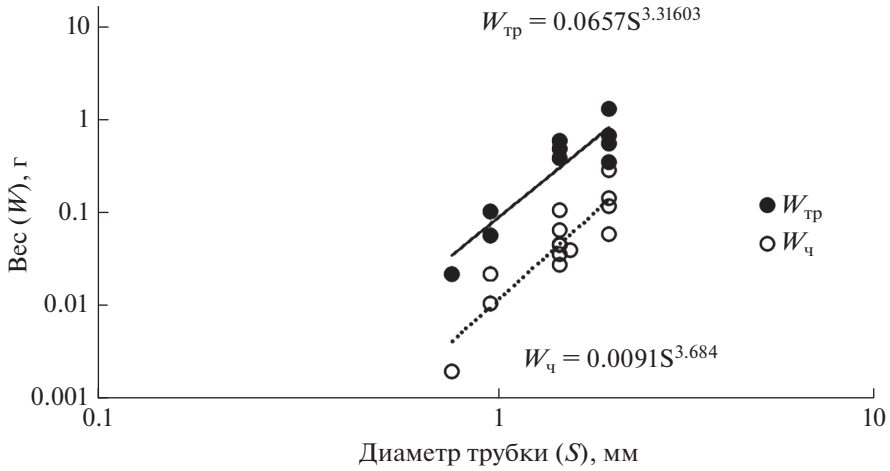


**Рис. 1.** Зависимость между диаметром трубки *Spiochaetopterus typicus* и весом тела без трубки ($W_ч$) и с трубкой ($W_{тр}$). Масштаб логарифмический.

ченным пинцетом вскрывали покровы трубки ближе к передней части червя по окружности. Далее пинцетом многократно и слегка сдавливали трубку, проходя по всей ее длине в любом направлении. Затем с предельной осторожностью освобождали передний отдел червя от более короткой части трубки и только после этого, слегка зажав одним пинцетом оставшуюся часть трубки, а другим – захватив червя, легкими рывками освобождали его. Нежелательно вытаскивать червя в противоположном направлении, за абдоминальный отдел; в этом случае щетинки будут препятствовать движению, и тело полихеты очень легко повредить. Таким способом (при приобретении некоторого опыта) полихеты извлекаются с большим успехом. Следует подчеркнуть, что материал предварительно должен быть хорошо зафиксирован в формалине; с мацерированным материалом желаемого результата достичь практически невозможно.

Из-за того, что трубки червей обрываются в любом месте, длина трубок не использовалась для анализа, измеряли тотально только их диаметр в самом толстом участке (обыкновенно в этом месте находится передняя часть тела червя). Отдельно было отобрано 12 целиком сохранившихся экземпляров полихет; их тела были аккуратно извлечены, измерен их диаметр в грудном отделе и определен вес с точностью до 0.001 г, а также вес наиболее полно сохранившейся трубки (размером от 5 до 10 см). На основании промеров целых и относительно неповрежденных экземпляров была определена зависимость между диаметром трубки и весом червя (с трубкой и без нее) по известной методике (Алимов, Голиков, 1974):

$$W = aS^b,$$

где $W_ч$ – вес тела червя или вес тела червя вместе с трубкой ($W_{тр}$), $S$ – диаметр трубки в наиболее широком месте, $a$ и $b$ – коэффициенты.

Возраст полихет аппроксимировали с помощью линейной модификации уравнения Берталанфи (Walford, 1946), опираясь на анализ размерно-возрастной структуры популяции:

$$S_t = S_\infty(1 - e^{-kt}),$$

где $S_t$ – диаметр трубки в возрасте $t$, $S_\infty$ – теоретически максимальный диаметр трубки в данных условиях, $k$ – константа роста, $e$ – основание натуральных логарифмов. Полученные результаты были сопоставлены с количеством слоев трубки (окрашенных метиленовой синью) исходя из предположения, что они соответствуют возрасту червя.

Вычисления выполнены в офисном приложении Microsoft Excel 2010 и программе PAST (Hammer et al., 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

На основании проведенных измерений получена зависимость между диаметром трубки и весом тела без трубки ($W_ч$) и с трубкой ($W_{тр}$), которые выражаются соответствующими уравнениями: $W_{тр} = 0.0657S^{3.316}$ и $W_ч = 0.0091S^{3.684}$ (рис. 1).

Анализ размерно-возрастной структуры популяции *S. typicus* позволил определить возраст размерных групп и аппроксимировать характер линейного и весового роста вида (рис. 2, 3). Проведенные расчеты показывают, что некоторые особи рассмотренной популяции могут доживать до 8 лет. Предположение подтверждается анализом поперечного среза “домиков” червей различ-

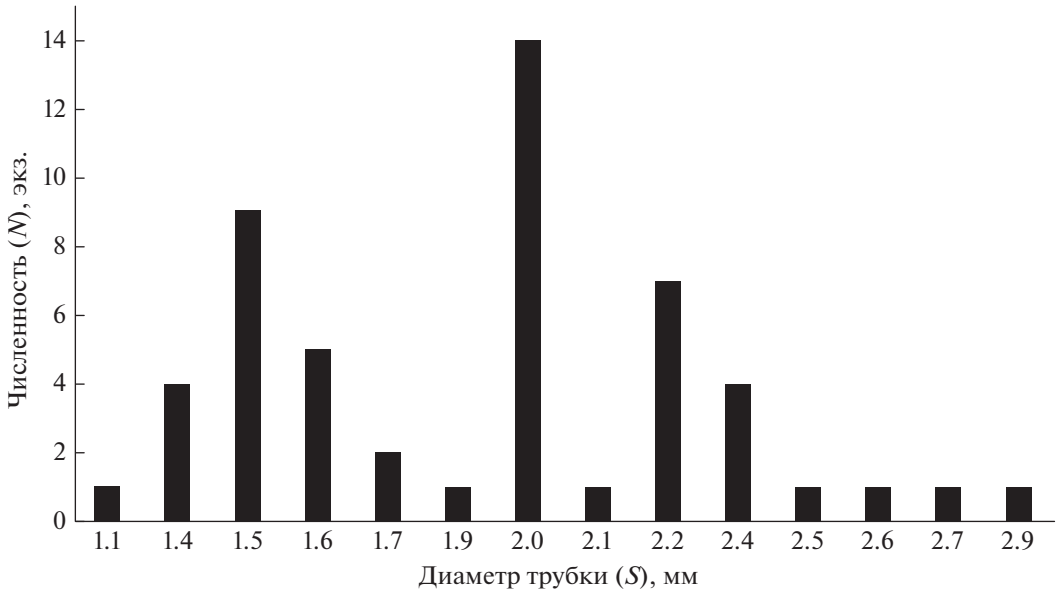


**Рис. 2.** Размерно-возрастная структура популяции *Spiochaetopterus typicus.* По оси абсцисс – диаметр трубки (*S*), мм; по оси ординат – численность особей (*N*), экз.

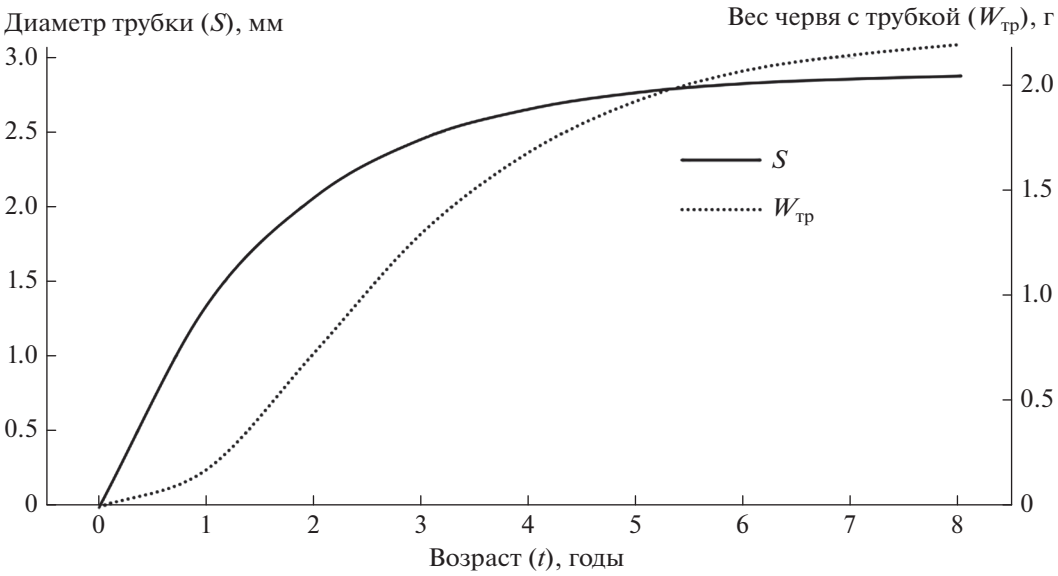


**Рис. 3.** Рост *Spiochaetopterus typicus.* По оси абсцисс – возраст, годы; по осям ординат – диаметр трубки (*S*), мм и вес (*W*), г.

ного диаметра: число годовых слоев в трубках совпадает с расчетным возрастом *S. typicus*.

Полученные нами данные о диаметре трубки полихет и их весе приведены в табл. 1. Вычислено среднее для популяции значение веса особи с трубкой (1.5 ± 0.2 г), позволяющее с высокой точностью определять биомассу *S. typicus* в случае большого количества особей в выборке.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученная для рассматриваемого вида зависимость между весом и линейными размерами (шириной трубки и тела) свидетельствует об отрицательной аллометрии роста, т.е. о способности расти в большей степени в длину, чем в ширину или толщину. Рост тела червя и рост его трубки, измеренные в сравнительно раннем возрасте – на первом–третьем годах жизни, происходят синхрон-

**Таблица 1.** Показатели ширины трубки червей и веса в разном возрасте

| *T*, годы | *S*, мм | *W*, г |
|---|---|---|
| 1+ | 1.35 | 0.179 |
| 2+ | 2.07 | 0.736 |
| 3+ | 2.46 | 1.306 |
| 4+ | 2.66 | 1.692 |
| 5+ | 2.77 | 1.935 |
| 6+ | 2.83 | 2.078 |
| 7+ | 2.86 | 2.152 |
| 8+ | 2.88 | 2.202 |

но, что в значительной степени предполагает сохранение этой зависимости вплоть до конечной стадии онтогенеза, а в случае с популяцией из Печорского моря – до 8 лет (рис. 1, 2, 3). Правильность полученной схемы роста *S. typicus* подтверждается совпадением числа годовых слоев в трубках животных соответствующего диаметра с их возрастом; так, при диаметре трубки 2.1 мм обнаруживаются 2 годовых слоя, соответствующих возрасту 2+, и при диаметре 2.7 мм – четыре слоя, что определяется возрастом 4+ (см. табл. 1).

Особи *S. typicus* становятся половозрелыми к концу первого–началу второго года жизни, в августе-сентябре, что отражено в перегибе кривой (рис. 3). Это заключение подтверждается опытом. Наличие подробных данных о полихетах других видов, обитающих в относительно сходных условиях, позволяет достаточно точно определить время их нереста (Гагаев, 2004).

Для более достоверного расчета биомассы исследуемого вида предлагается использовать данные, приведенные в табл. 1 или применить соответствующую формулу зависимости веса от ширины трубки червя. В том случае, когда численность в пробе приближается к нескольким десяткам экземпляров и измерение диаметра всех трубок потребует много времени, количество червей нужно умножить на средний вес особи, равный 1.5 г, и ни в коем случае не взвешивать трубки. Если червей немного или они явно разновозрастные, то следует измерить диаметр каждой трубки и использовать данные табл. 1 для вычисления.

Такая условность позволит провести расчет биомассы на станции с большей точностью, чем в случае, когда взвешиваются обрывки трубок самой различной длины.

*S. typicus* имеет планктонную личинку и расселен в Арктике на глубинах от 30 до 3440 м, при солености, близкой к океанической, в диапазоне температур от –1.8 до +11.32°C; на глубинах до 80–100 м вид сравнительно немногочислен, а глубже, в пределах шельфа, образует поселения с высокой плотностью с биомассой около 150–200 г/м$^2$. По способу питания вид принадлежит к собирателям детрита с поверхности осадков (Фролова, 2009).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарен за помощь при работе над статьей старшему хранителю коллекции высших червей ЗИН РАН В.В. Потину, а также сотрудникам ЗИН РАН С.Г. Денисенко и Б.И. Сиренко.

Работа выполнена в рамках исследований по теме госбюджетного финансирования “Таксономия, биоразнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоемов и увлажненных территорий” № 1021051402797-9 в ЗИН РАН и при финансовой поддержке РФФИ 18-05-60157 “Вековые изменения донных экосистем арктических морей России, современное состояние и прогноз”. В исследовании использованы материалы УФК ЗИН РАН № 2-2.20 (http://www.ckp-rf.ru/usu/73561/).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алимов А.Ф., Голиков А.Н.,* 1974. Некоторые закономерности соотношения между размерами и весом у моллюсков // Зоологический журнал. Т. 53. № 4. С. 517–530.

*Броцкая В.А., Зенкевич Л.А.,* 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Труды ВНИРО. Т. 4. С. 5–126.

*Гагаев С.Ю.,* 2004. Рост и биоэнергетические особенности популяций полихет из Чаунской губы Восточно-Сибирского моря // Океанология. Т. 44. № 2. С. 1–5.

*Гагаев С.Ю.,* 2010. Фауна многощетинковых червей (Polychaeta) Восточно-Сибирского моря и их биогеографическая характеристика // Исследования фауны морей. Т. 63 (75). СПб.: ЗИН РАН. С. 8–40.

*Денисенко С.Г.,* 2013. Биоразнообразие и биоресурсы макрозообентоса Баренцева моря: структура и многолетние изменения. СПб.: Наука. 284 с.

*Жирков И.А.,* 2001. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Янус-К. 632 с.

*Семенов В.Н.*, 1989. Многолетние изменения биоценозов донной фауны Карского моря и соседних акваторий // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Кольский научный центр АН СССР. С. 145–150.

*Фролова Е.А.,* 2009. Фауна и экология многощетинковых червей (Polychaeta) Карского моря. Кольский научный центр РАН. Апатиты. 143 с.

*Филатова З.А., Зенкевич Л.А.,* 1959. Количественное распределение донной фауны Карского моря // Труды ВГБО. Т. 8. С. 3–67.

*Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.,* 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. № 4 (1). P. 1–9.

*Walford L.F.,* 1946. A new graphic method of discribing the growth of animals // Biol. Bull. V. 90. № 2. P. 141–147.

# GROWTH FEATURES OF THE POLYCHAETE WORM, *SPIOCHAETOPTERUS TYPICUS* (CHAETOPTERIDAE)

**S. Yu. Gagaev***

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 199034 Russia*
**e-mail: sgagaev@zin.ru*

Features of the growth of a population of the polychaete worm, *Spiochaetopterus typicus*, from the Pechora Sea are studied based on its size and age structure. Using a linear modification of the Bertalanffy equation, some individuals are found to be able to last up to 8 years, this being confirmed in practice by the number of annual layers on their tubes. Correlations between the worms' body diameter, tubes and weight are obtained. A method for calculating the biomass of *S. typicus* polychaetes with smaller errors is proposed based on the diameter of their tubes; in the case of mass material, the biomass is advised to be calculated using the average value of polychaete individuals equal to 1.5 ± 0.2 g.

*Keywords:* size, age, biomass, *Spiochaetopterus typicus*, Pechora Sea

**EDN:** KDDBJI
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1101–1106*

*УДК 595.35-13-022.2(262.5.04)*

# ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ ЛИЧИНОК *VERRUCA SPENGLERI* (CRUSTACEA, CIRRIPEDIA, THORACICA) В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КРЫМА

**© 2022 г. Е. В. Лисицкая[a], *, С. В. Щуров[a]**

[a]*ФГБУН ФИЦ "Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН", пр. Нахимова, д. 2, Севастополь, 299011 Россия*

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

Поступила в редакцию 16.02.2022 г.
После доработки 17.03.2022 г.
Принята к публикации 20.03.2022 г.

В Черном море зарегистрировано шесть видов усоногих раков (Cirripedia, Thoracica), относящихся к трем семействам. Все они имеют в жизненном цикле пелагическую стадию развития. В качестве средиземноморского вида, вселившегося в Черное море, указан представитель семейства Verrucidae – *Verruca spengleri* Darwin 1854. Целью настоящей работы являлось изучение динамики плотности личинок *V. spengleri* в прибрежных водах Крыма. Исследования проводили в 2019–2021 годы на Севастопольском взморье. Пробы отбирали ежемесячно планктонной сетью Джеди (диаметр входного отверстия 36 см, ячея мельничного газа 135 мкм). Облавливали слой воды 10–0 м. Обработку проб проводили на живом материале путем тотального подсчета личинок в камере Богорова, использовали световые микроскопы МБС-9 и Микмед-5. Личинки *V. spengleri* встречались в планктоне только в летний сезон. Единичные науплиусы, находящиеся на ранних стадиях развития, отмечены в конце мая–начале июня при прогреве воды до 18–19°С. Увеличение плотности личинок верруки зарегистрировано в июне–июле в температурном диапазоне 20–25°С. В августе численность личинок снижалась на порядок, в сентябре они практически не встречались. Согласно полученным данным, у берегов Крыма период нереста *V. spengleri* продолжается менее 3 мес. В последние годы на Севастопольском взморье количество личинок *V. spengleri* существенно увеличилось. Их плотность достигала 1068–1556 экз./м$^3$, тогда как в 1994–2004 годах не превышала 153 экз./м$^3$. Полученные данные подтверждают, что усоногий рак *V. spengleri* успешно натурализовался и широко распространился в прибрежных водах северной части Черного моря.

*Ключевые слова*: виды-вселенцы, усоногие раки, науплиус, *Verruca spengleri*, Черное море

**DOI:** 10.31857/S0044513422100099

В Черном море зарегистрировано шесть видов усоногих раков (Cirripedia, Thoracica), относящихся к трем семействам, все они имеют в жизненном цикле пелагическую стадию развития (Зевина, Полтаруха, 1999; Шалаева, Гринцов, 2004). В качестве средиземноморского вида, вселившегося в Черное море, указан представитель семейства Verrucidae – *Verruca spengleri* Darwin, 1854 (Заика и др., 2010; Шиганова и др., 2012). Этот вид впервые был обнаружен в северо-восточной части Атлантики у о-ва Мадейра и описан Ч. Дарвином в 1854 г., позже найден у Азорских о-вов, в Средиземном, Мраморном, Эгейском морях и Босфорском проливе (Young, 1998; Young et al., 2003; Topaloğlu, Gönülal, 2012). В Черном море вид *V. spengleri* был зарегистрирован севернее Босфора и у Севастополя (Зевина, Долгопольская, 1969). У берегов Крыма впервые взрослые особи верруки были обнаружены в 1893 г. А.А. Остроумовым. Находку в районе Севастополя усоного рака *V. spengleri*, характерного для прибосфорского района, он объяснял тем, что все найденные особи были в свое время принесены в виде личинок течением от Босфора (Остроумов, 1893). В 1949 г. в планктоне Севастопольской бухты М.А. Долгопольской в массовом количестве встречены личинки верруки, ошибочно принятые за личинок морских уточек *Lepas*. Согласно ее предположению (Долгопольская, 1954), личинки имеют местное происхождение, хотя взрослые особи обнаружены не были. На днищах судов домики *V. spengleri* не встречались (Зевина, Полтаруха,

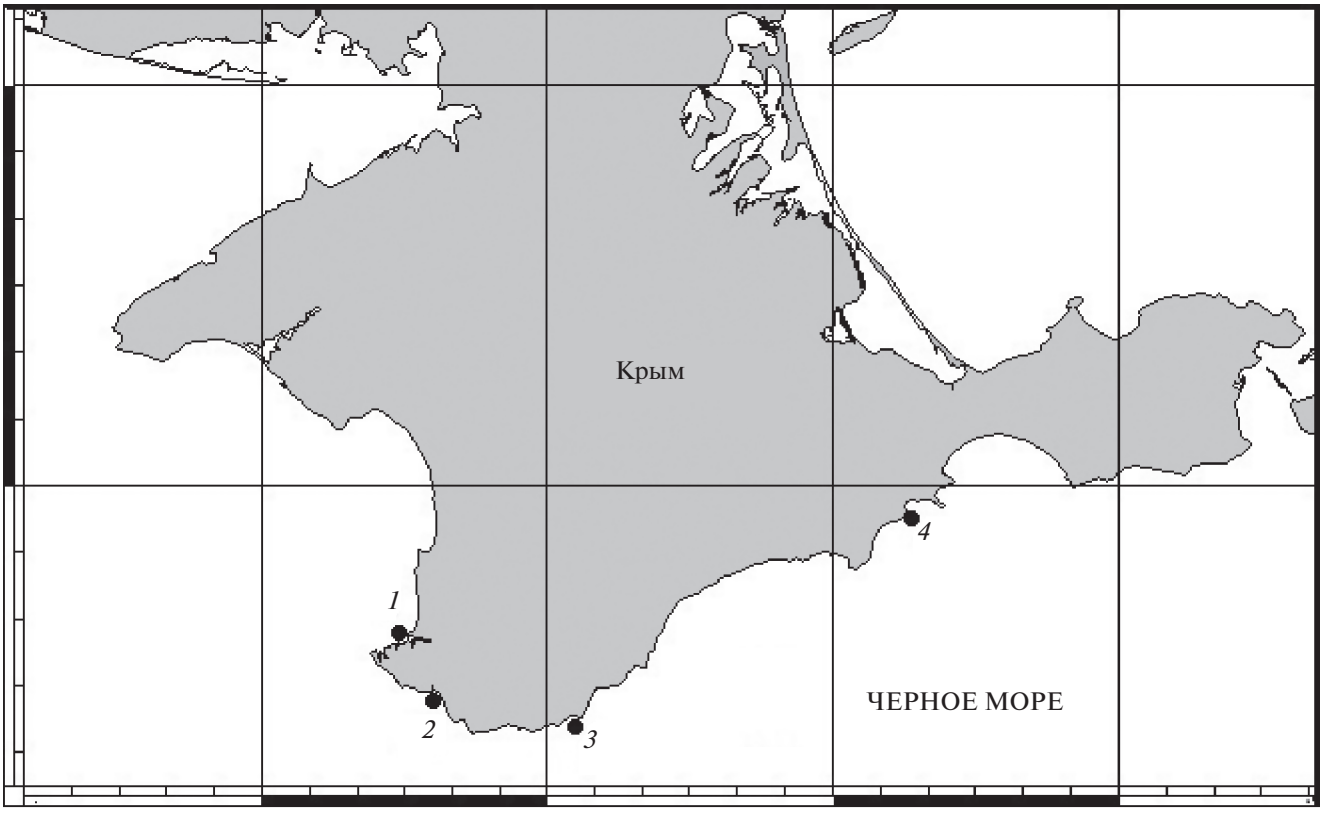


**Рис. 1.** Карта-схема районов исследований: *1* – Севастопольское взморье, *2* – Балаклавская бухта, *3* – Голубой залив (ЮБК, поселок Кацивели), *4* – акватория Карадагского природного заповедника.

1999). Результаты наблюдений позволили предположить, что этот усоногий рак расселился именно на пелагической стадии развития. В прибрежных зонах Крыма *V. spengleri* строит известковые домики на камнях и валунах. Этот вид предпочитает районы с активным водообменом, обычно заселяет твердые субстраты на глубине более 5 м, однако иногда встречается и на глубине 0.1–2 м (Полтаруха, Гринцов, 2003; Шалаева, Гринцов, 2004). Сбор взрослых особей, которые имеют небольшие размеры (около 5–6 мм) и малозаметны в расщелинах скал и камней, сопряжен с определенными трудностями и требует проведения водолазных работ, поэтому данных по распространению верруки в Черном море крайне мало (Полтаруха, Гринцов, 2003; Шалаева, Гринцов, 2004). Учитывая, что распределение и численность личинок в планктоне в значительной мере зависит от расположения поселений и сроков нереста взрослых особей, данные по плотности науплиусов *V. spengleri* могут косвенно отражать современное состояние популяции этого вида. Цель настоящей работы – изучение динамики плотности личинок усоногого рака *Verruca spengleri* в прибрежных водах Крыма.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2019–2021 годах на Севастопольском взморье, западнее бухты Мартыновой (рис. 1). Пробы отбирали ежемесячно планктонной сетью Джеди с диаметром входного отверстия 36 см и ячеей мельничного газа 135 мкм. Облавливали слой воды от дна до поверхности (10–0 м). Обработку проб проводили на живом материале путем тотального подсчета личинок в камере Богорова, использовали световые микроскопы МБС-9 и Микмед-5. Фотографии выполнены фотокамерой “Sony cyber-shot 16.2”. Также проанализированы материалы, полученные нами в прибрежных водах Крыма в период с 1994 по 2018 год. Исследования были проведены в акваториях Севастопольской и Балаклавской бухт, “Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН”, в Голубом заливе (Южный Берег Крыма, поселок Кацивели) (рис. 1).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В период исследований в прибрежном планктоне встречались науплиусы усоногого рака

**Рис. 2.** Науплиус *Verruca spengleri* из планктона. Масштаб 100 мкм.

*V. spengleri*, начиная со второй стадии развития. Личинки имели фронтолатеральные рожки, длинный абдоминальный отросток и дорсальную торакальную иглу. В передней части тела хорошо просматривался науплиальный глаз (рис. 2). Морфологические признаки личинок соответствовали описаниям (Полтаруха, 2002; Полтаруха, Корн, 2008).

В 2019–2021 годах на Севастопольском взморье личинки верруки встречались только в летний сезон (рис. 3). Лишь один раз в конце мая 2019 г., когда температура воды прогрелась до 18.6°C, в планктоне были обнаружены 4 науплиуса, которые находились на II–III стадии развития. Можно предположить, что нерест взрослых особей данного вида только начинался.

В период исследований температура морской воды в июне изменялась в пределах 20–23.8°C, максимальная плотность личинок – 1068 экз./м$^3$ – отмечена 10 июня 2020 г. при температуре воды 21.4°C. В 2019 г. при температуре воды 23.8°C плотность личинок составляла 570 экз./м$^3$. В июне 2021 г. вода прогрелась только до 20°C, плотность науплиусов снизилась до 286 экз./м$^3$. В июле, когда прибрежные воды прогревались до 25°C, плотность личинок изменялась от 70 до 95 экз./м$^3$. Массовый нерест *V. spengleri* к этому времени закончился. В августе температура воды продолжала повышаться до 26–28.8°C, однако плотность науплиусов существенно снизилась и не превышала 48 экз./м$^3$. В сентябре личинки в планктоне уже не встречались, вероятно, они уже осели на твердые субстраты. Таким образом, высокая плотность науплиусов *V. spengleri* в планктоне отмечена в температурном диапазоне 20–25°C.

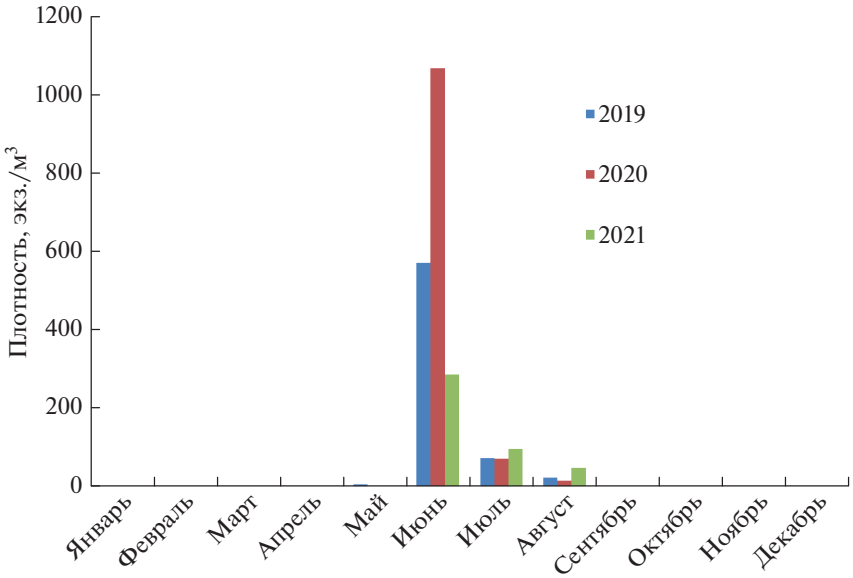


**Рис. 3.** Динамика плотности (экз./м$^3$) личинок *Verruca spengleri* в акватории Севастополя (2019–2021 годы).

Продолжительность нерестового периода составляла не более трех месяцев.

В западной части Севастопольского взморья (от устья р. Бельбек до мыса Маргопуло) плотность науплиусов *V. spengleri* в июле 2018 г. достигала 184 экз./м$^3$. Необходимо отметить, что в этот период на Севастопольском взморье сформировался однородный слой воды толщиной до 10 м с температурой 23°C. Соленость была типичной для летнего сезона, увеличивалась от поверхности до дна и составляла 18.05–18.25‰ (Рябушко и др., 2019). В конце июня 2019 г. температура воды прогрелась до 25°C, при этом плотность личинок достигла максимального показателя – 1556 экз./м$^3$ (Рябушко и др., 2020).

В материалах, полученных нами на взморье Севастополя в период с 1994 по 2004 г., личинки *V. spengleri* встречались при прогреве воды в море выше 19°C. Их максимальная плотность (153 экз./м$^3$) зарегистрирована в середине июня. К августу количество личинок снижалось. В Балаклавской бухте и сопредельных акваториях от мыса Айя до мыса Фиолент в период 2000–2008 гг. плотность личинок *V. spengleri* в июне составляла 20–30 экз./м$^3$. На Южном берегу Крыма в Голубом заливе количество науплиусов *V. spengleri* в июне 2010 г. составляло 5 экз./м$^3$, а в июне 2011 г. – 18 экз./м$^3$. В районе Коктебельской бухты и акватории Карадагского природного заповедника за весь период наблюдений плотность личинок не превышала 300 экз./м$^3$ (Лисицкая, 2018). Таким образом, длительный период исследований показал, что в прибрежных водах Крыма в летний период постоянно встречались личинки *V. spengleri*. Их численность в планктоне из года в год колебалась, зависела от места и даты сбора проб и гидрологического режима акватории.

Личинки *V. spengleri* были обнаружены и в планктоне северо-восточного шельфа Черного моря в районах от Анапы до Туапсе, а в Новороссийской бухте они указаны как обычный вид. Их численность увеличивалась в июне с повышением температуры воды до 19–20°C (Селифонова, 2012). Данных о встречаемости личинок верруки в Азовском море и в северо-западной части Черного моря нет. Маловероятно и нахождение взрослых особей в этих акваториях, характеризующихся низкой соленостью и замерзанием в зимний период (Полтаруха, Гринцов, 2003). Литературных данных по распространению и численности личинок *V. spengleri* в Средиземном и сопредельных морях найти не удалось.

Таким образом, полученные данные подтверждают, что усоногий рак *V. spengleri* успешно натурализовался и широко распространился в прибрежных водах северной части Черного моря. Динамика численности пелагических личинок обусловлена особенностями репродуктивного цикла взрослых особей данного вида, от температуры зависят сроки созревания гонад и нереста. У берегов Крыма *V. spengleri* размножается с июня по август, вымет личинок начинается при прогреве воды выше 18°C. Результаты исследований 2019–2021 гг. показали, что плотность личинок верруки в прибрежных водах Крыма в последнее десятилетие увеличилась на порядок. Так как вид *V. spengleri* по толерантности к температуре относят к субтропическому, можно предположить, что положительные тренды температуры и солености, зарегистрированные в поверхностных водах Черного моря и, в частности, на взморье Севастополя, способствуют увеличению популяции данного вида (Шиганова и др., 2012; Kapranov et al., 2020).

В настоящее время актуальным является вопрос о возможности вселения в Черное море новых видов усоногих раков. На днищах судов заносятся десятки видов Cirripedia, но из-за более низких показателей солености и температуры воды многие из них сразу погибают. У видов, которые выживали, наблюдали полную резорбцию половых продуктов (Зевина, 1994). Потенциальную возможность случайного заноса с балластными водами на пелагической стадии имеют многие виды, однако натурализуются только те, которые выживают при низкой солености. За период исследований в прибрежных водах Крыма личинок новых видов усоногих раков мы не встречали. Однако повышение температуры воды в Черном море способствует натурализации некоторых субтропических и тропических видов, проникших с течениями или балластными водами (Заика и др., 2010; Шиганова и др., 2012). Чтобы отслеживать процессы проникновения и распространения в прибрежных водах Крыма новых видов усоногих раков, необходимо проведение дальнейших исследований.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований, выполненных в акватории Севастополя в 2019–2021 годы, и анализа полученных ранее данных уточнены сроки размножения *Verruca spengleri* и нахождения их личинок в планктоне. В прибрежных водах Крыма личинки *V. spengleri* встречались только в летний сезон. В конце мая–начале июня при прогреве воды до 18–19°C в планктоне появлялись единичные науплиусы. Увеличение плотности

личинок верруки зарегистрировано в июне–июле при температуре 20–25°С. В августе численность личинок снижалась на порядок, в сентябре они уже не встречались. Таким образом, у берегов Крыма нерест *V. spengleri* начинается в конце мая–начале июня. В последние годы на Севастопольском взморье отмечено существенное увеличение количества личинок *V. spengleri*. Их плотность достигала 1068–1556 экз./м$^3$, тогда как в период 1994–2004 гг. она не превышала 153 экз./м$^3$.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность сотрудникам ИнБЮМ О.А. Трощенко, М.А. Попову, М.М. Шевченко за помощь в отборе проб и Е.А. Шалаевой за научные консультации при подготовке рукописи.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса”, номер государственной регистрации темы: 121030300149-0.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Долгопольская М.А.,* 1954. Еще один случай незавершенной иммиграции из Средиземного моря в Черное // Труды Севастопольской биологической станции. Т. 8. С. 174–177.

*Заика В.Е., Сергеева Н.Г., Колесникова Е.А.,* 2010. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // Морской экологический журнал. Т. IX. № 1. С. 5–22.

*Зевина Г.Б., Долгопольская М.А.,* 1969. Подкласс усоногие раки – Cirripedia. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка. Т. 2. С. 260–267.

*Зевина Г.Б.,* 1994. Биология морского обрастания. М.: Изд-во МГУ. 133 с.

*Зевина Г.Б., Полтаруха О.П.,* 1999. Усоногие раки (Cirripedia, Thoracica) Черного моря // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 104. Вып. 1. С. 30–39.

*Лисицкая Е.В.,* 2018. Меропланктон. Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / Под ред. Н.С. Костенко. Симферополь: ИТ АРИАЛ. С. 234–244.

*Остроумов А.А.,* 1893. Отчет о деятельности Биологической станции в Севастополе за двухлетие, 1892–1893 г. С.-Пб.: Тип. Императ. Акад. Наук. 8 с.

*Полтаруха О.П.,* 2002. Диагностические признаки и ключ для определения всех науплиальных стадий усоногих раков (Crustacea, Cirripedia, Thoracica), постоянно обитающих в Черном море // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 107. Вып. 1. С. 26–31.

*Полтаруха О.П., Гринцов В.А.,* 2003. Сравнительное изучение морфологии и некоторых особенностей экологии *Verruca spengleri* (Crustacea, Cirripedia) из Черного моря и Атлантического океана // Зоологический журнал. Т. 82. № 6. С. 659–664.

*Полтаруха О.П., Корн О.М.,* 2008. Атлас-определитель личинок усоногих раков (Cirripedia: Thoracica) прибрежных вод России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 152 с.

*Рябушко В.И., Щуров С.В., Ковригина Н.П., Лисицкая Е.В., Поспелова Н.В.,* 2019. Комплексные экологические исследования – как основа выбора места размещения морской фермы в прибрежной зоне западного Крыма (Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. Вып. 2. С. 67–77.

*Рябушко В.И., Щуров С.В., Ковригина Н.П., Лисицкая Е.В., Поспелова Н.В.,* 2020. Комплексные исследования экологического состояния прибрежной акватории Севастополя (Западный Крым, Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. № 1. С. 103–118.

*Селифонова Ж.П.,* 2012. Таксономический состав и сезонная динамика меропланктона прибрежных вод северо-восточного шельфа Черного моря // Биология моря. Т. 38. № 1. С. 3–10.

*Шалаева Е.А., Гринцов В.А.,* 2004. Подкласс усоногие раки – Cirripedia, Thoracica. Карадаг. Гидробиологические исследования. Книга 2-я. Симферополь: Сонат. С. 376–377.

*Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А., Ступникова А.Н., Засько Д.Н., Анохина Л.Л., Сивкович А.Е., Гагарин В.И., Булгакова Ю.В.,* 2012. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Черном море // Российский журнал биологических инвазий. № 3. С. 61–98.

*Kapranov S.V., Kovrigina N.P., Troshchenko O.A., Rodionova N.Yu.,* 2020. Long-term variations of thermohaline and hydrochemical characteristics in the mussel farm area in the coastal waters off Sevastopol (Black Sea) in 2001–2018 // Continental Shelf Research. V. 206. P. 1–16.

*Topaloğlu B., Gönülal O.,* 2012. A new record for the Turkish Aegean Sea Fauna: Scalpellum scalpellum Linnaeus, 1767 (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) // J. Black Sea/Mediterranean Environment. V. 18. № 1. P. 90–96.

*Young P.S.* 1998. Cirripedia (Crustacea) from the “Campagne Biaçores” in the Azores région, including a generic revision of Verrucidae // Zoosystema. V. 20 № 1. P. 31–92.

*Young P.S., Zibrowius H., Bitar G.,* 2003. *Verruca stroemia* and *Verruca spengleri* (Crustacea: Cirripedia): distribution in the north-eastern Atlantic and the Mediterranean Sea // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 83. P. 89–93.

# LARVAL DENSITY DYNAMICS OF *VERRUCA SPENGLERI* (CRUSTACEA, CIRRIPEDIA, THORACICA) IN THE COASTAL WATERS OF CRIMEA

**E. V. Lisitskaya[1, *], S. V. Shchurov[1]**

[1]*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011 Russia*
**e-mail: e.lisitskaya@gmail.com*

Six species of barnacles belonging to three families have been recorded in the Black Sea. All of them have a pelagic stage of development in their life cycle. *Verruca spengleri* Darwin 1854, a representative of the family Verrucidae, is known to be a Mediterranean species that has invaded the Black Sea. The aim of this work was to study the dynamics of the population density of *V. spengleri* larvae in the coastal waters of Crimea. The studies were carried out in 2019–2021 along the Sevastopol coast. Samples were taken monthly with a Jeddy plankton net (inlet diameter 36 cm, mill gas mesh 135 μm). A water layer of 10–0 m was investigated. Live samples were processed by total counting the larvae in the Bogorov chamber, using MBS-9 and Mikmed-5 light microscopes. Larvae of *V. spengleri* were found in plankton only in the summer season. Single nauplii at the early stages of development were recorded in late May to early June when the water warmed up to 18–19°C. An increase in the density of verruca larvae was recorded in June–July at temperatures ranging 20–25°C. In August, the number of larvae decreased approximately ten times, while in September they did not occur. The data obtained indicate that the spawning period of *V. spengleri* off the Crimean coast lasts about 3 months. In recent years, near the Sevastopol coast, the number of larvae of *V. spengleri* is noted to have significantly increased. Their density reached 1068–1556 ind./m$^3$, while in the period 1994–2004 it did not exceed 153 ind./m$^3$. The data obtained confirm that the barnacle *V. spengleri* has successfully naturalized and spread widely in the coastal waters of the northern part of the Black Sea.

*Keywords:* alien species, barnacles, nauplius, *Verruca spengleri*, Black Sea

**EDN:** DMHQGE
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1107–1114*

*УДК 595.4*

# CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE ORIBATID MITE GENUS *ARCOZETES* HAMMER 1958 (ACARI, ORIBATIDA, CERATOKALUMMIDAE), WITH THE DESCRIPTION OF A NEW SPECIES FROM PERU

**© 2022 г. S. G. Ermilov[a], *, L. S. Subías[b], **, U. Ya. Shtanchaeva[b], *****
[a] *Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia*
[b] *Complutense University, Madrid, 28040 Spain*
**e-mail: ermilovacari@yandex.ru*
***e-mail: subias@bio.ucm.es*
****e-mail: umukusum@mail.ru*

Received September 10, 2021
Revised October 30, 2021
Accepted October 31, 2021

A new species of the genus *Arcozetes* (Oribatida, Ceratokalummidae) is described, based on material collected from Peru. In addition, the generic traits, as well the distribution of and habitat data for the known species of *Arcozetes* are presented.

*Keywords:* taxonomy, morphology, diagnosis, distribution, Neotropical region
**DOI:** 10.31857/S0044513422080050

The oribatid mite genus *Arcozetes* of the family Ceratokalummidae (Acari, Oribatida) was proposed by Hammer (1958) with *Arcozetes bicuspidatus* Hammer 1958 as type species. At present, the genus comprises two species that are known from the Neotropical region (Subías, 2004, online version 2021).

During our taxonomic identification of Peruvian mites (Neotropical region), we found a new species of *Arcozetes* (making it the third identified representative). The goals of this paper are: to describe and illustrate the new species; to present an updated generic diagnosis; to provide the distribution and habitat data on the known species of *Arcozetes*.

## METHODS

Observation and documentation. Specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides for measurement and illustration. Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster. Notogastral width refers to the maximum width of the notogaster (behind pteromorphs) in dorsal view. Lengths of body setae were measured in lateral aspect. All body measurements are presented in micrometers. Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter-femur-genu-tibia-tarsus (famulus included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu-tibia-tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica transmission light microscope "Leica DM 2500".

Terminology and conventions. Morphological terminology used in this paper mostly follows that of F. Grandjean: see Travé and Vachon (1975) for references, Norton (1977) for leg setal nomenclature, and Norton and Behan-Pelletier (2009) for overview.

Abbreviations and notations. Prodorsum: *ro*, *le*, *in*, *bs* = rostral, lamellar, interlamellar, and bothridial seta, respectively; *D* = dorsophragma; *P* = = pleurophragma; *tu* = tutorium; *Ad* = dorsosejugal porose area. Notogaster: *Aa*, *A1*, *A2*, *A3* = porose areas; *c*, *la*, *lm*, *lp*, *h*, *p* = setae; *ia*, *im*, *ip*, *ih* = lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. Gnathosoma: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; *as* = = axillary saccule; ω = palp solenidion; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. Epimeral and lateral podosomal regions: *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3c*, *4a*, *4b* = = epimeral setae; *Ah* = humeral porose area; *gt* = genal tooth; *dis* = discidium; *cpc* = circumpedal carina. Anogenital region: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal seta, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *Ap* = postanal porose area; *po* = preanal organ. Legs: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, tarsus, respectively; ω, φ, σ = solenidia; ε = famulus; *ft* = seta.

## TAXONOMY

### Generic traits of *Arcozetes* (adult)

With character states of the Ceratokalummidae (Balogh, Balogh, 1988; Norton, Behan-Pelletier, 2009). *Size*. Small, length less than 300. *Integument*. Without heavy sculpturing and ornamentation. *Prodorsum*. Rostrum bidentate. Lamellae narrow, their cusps short, connected medially, with short outer tooth and long inner tooth. Translamella absent. Rostral, lamellar and interlamellar setae well developed. Bothridium with scales. Dorsophragmata fused medially. Tutorium with triangular tip. Dorsosejugal porose area present. *Notogaster*. Pteromorph rounded laterally, without anterior projection. Octotaxic system as four pairs of small porose areas. Notogastral setation: 10 pairs of short, setiform setae. Posterior notogastral tectum developed. *Gnathosoma*. Subcapitulum diarthric, "galumnid" type. Axillary saccule present. Palp setation: 0–2–1–3–9(+ω). Solenidion bacilliform, attached to eupathidium along length. *Lateral podosomal and epimeral regions*. Genal tooth elongate triangular. Pedotectum I as a large lamina. Custodium, discidium and circumpedal carina present. Humeral porose area *Ah* present, *Am* not observed. Epimeral setal formula: 3–1–2–2. *Anogenital region*. Five pairs of genital, one pair of aggenital, two pairs of anal, and two pairs of adanal setae. Postanal porose area present. *Legs*. All leg tarsi with three claws. Porose area present on femora I–IV and trochanters III, IV.

### ***Arcozetes longicornutus*** Ermilov, Subías et Shtanchaeva sp. n. (Figs 1–4)

M a t e r i a l. Holotype (♀) and six paratypes (2♂♂, 4♀♀): South America, Amazonian Peru, 09°37′ S, 74°56′ W, Huánuco Department, Puerto Inca Province, Yuyapichis District, Área de Conservación Privada, Panguana (biological field station), near Rio Yuyapichis (river), 230–260 m a.s.l., upper soil and leaf litter in the primary evergreen lowland rainforest, 23.IV.2016–09.V.2016 (S. Friedrich, F. Wachtel and D. Hauth). Mites were extracted using Winkler's apparatus in laboratory conditions during 10 days from samples into 75% ethanol.

The holotype is deposited in the Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru; six paratypes are deposited in the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in ethanol with a drop of glycerol.

D i a g n o s i s. Body size: 215–249 × 149–166. Inner teeth of lamellar cusps bent in median part. Rostral seta long, setiform, barbed; lamellar and interlamellar setae slightly thickened, straight, barbed; *in* longest. Bothridial seta with short stalk and long, narrowly elongate, fusiform head. Notogastral, epimeral and anogenital setae short, setiform, thin, smooth; $p_1$ longer than others. All notogastral porose areas small, rounded. Postanal porose area narrowly elongate oval. Leg seta *l''* on tibia II thorn-like.

D e s c r i p t i o n. *Measurements*. Body length: 249 (holotype), 215–249 (paratypes); notogaster width: 166 (holotype), 149–166 (paratypes). No differences between males and females in body size.

*Integument*. Body colour light brown to brown. Surface nearly smooth. Lamella and pedotectum I slightly striate.

*Prodorsum*. Rostrum bidentate (visible in anterodorsal view), teeth strong. Distal part of lamella with two well-developed teeth (outer tooth short, triangular; inner tooth long, thorn-like, slightly bent in median part) and deep U-shaped indentation between them. Rostral seta (28–32) setiform, barbed. Lamellar (41–45) and interlamellar (65–69) setae slightly thickened, straight, barbed. Bothridial seta (36–41) fusiform, with short stalk and elongate, slightly barbed, narrowed distally head. Exobothridial seta not observed. Dorsosejugal porose area diffuse.

*Notogaster*. Anterior margin slightly convex medially. Pteromorph rounded laterally. Ten pairs of notogastral setae ($p_1$: 16; others: 8) setiform, thin, smooth. Porose areas rounded (4–6). Opisthonotal gland opening and all lyrifissures distinct (except *ips* not observed).

*Gnathosoma*. Subcapitulum size: 57–61 × 41–45. Subcapitular setae (*a*, *m*, *h*: 10–12) and adoral (6) setae setiform, thin, smooth. Palp (length: 41–45) with setation 0–2–1–3–9(+ω). Postpalpal seta (4) spiniform, smooth. Axillary saccule distinct, slightly elongated. Chelicera length: 61–65. Cheliceral setae (*cha*: 16; *chb*: 12) setiform, barbed.

*Epimeral and lateral podosomal regions*. Epimeral setae (*1a*, *1c*, *2a*, *3a*: 8; others: 12) setiform, thin, smooth. Discidium triangular. Circumpedal carina long, reaching epimere I, distally connected with custodium. Humeral porose area *Ah* oval, poorly visible.

*Anogenital region*. Genital ($g_1$: 16; others: 8), aggenital (8), anal (8), and adanal (8) setae setiform, thin, smooth. Adanal lyrifissure distinct. Postanal porose area narrowly elongate oval, poorly visible.

*Legs*. All claws slightly barbed on dorsal side. Porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV present, but poorly visible. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–3–4–20) [1–2–2], II (1–5–2–4–15) [1–1–2], III (1–2–1–3[2]–15) [1–1–0], IV (0–2–2–2–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Famulus of tarsus I short, stick-like, slightly swollen and blunt-ended api-

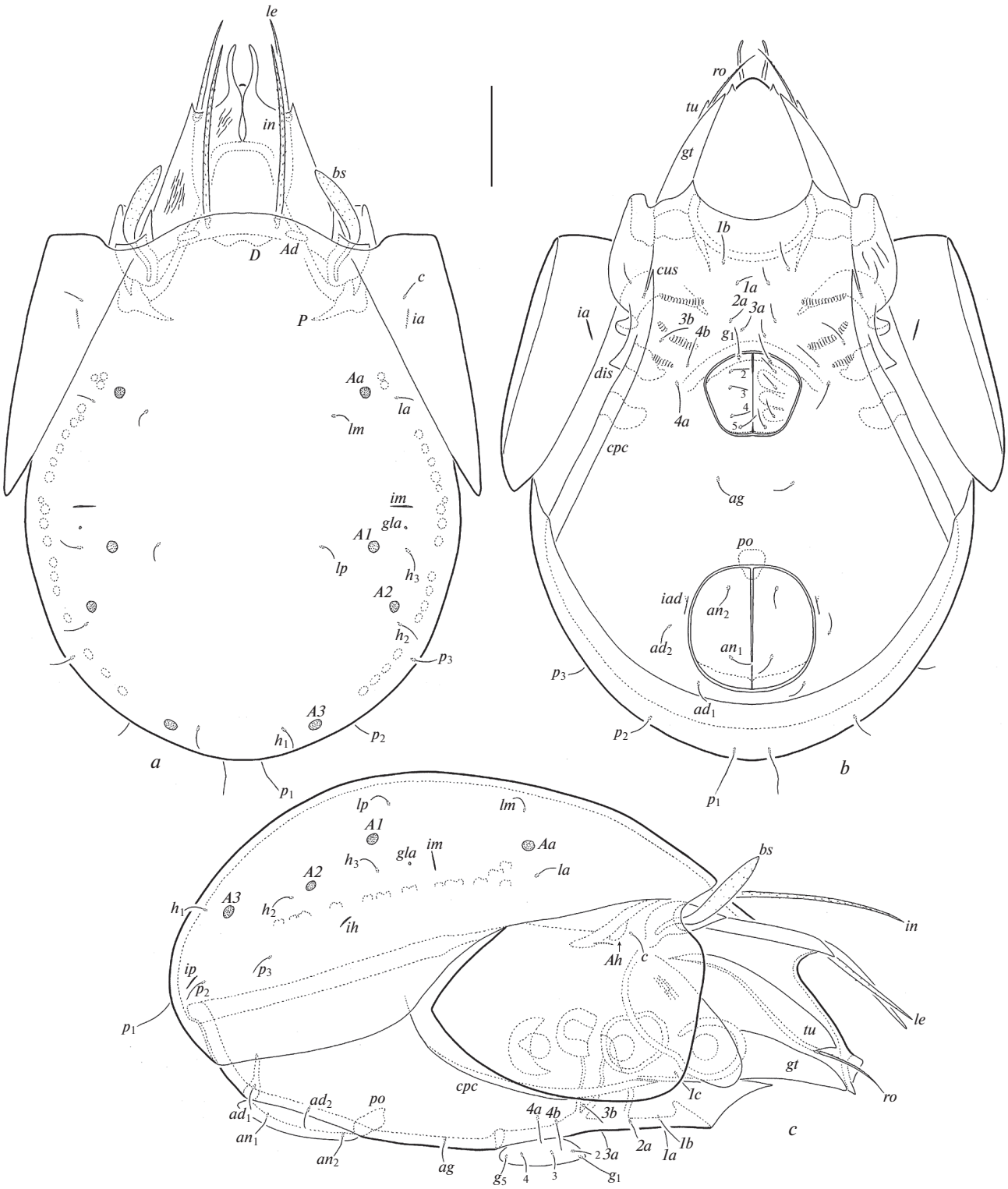


**Fig. 1.** *Arcozetes longicornutus* sp. n., adult: *a* – dorsal view, *b* – ventral view (gnathosoma and legs not shown), *c* – lateral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 50 μm.

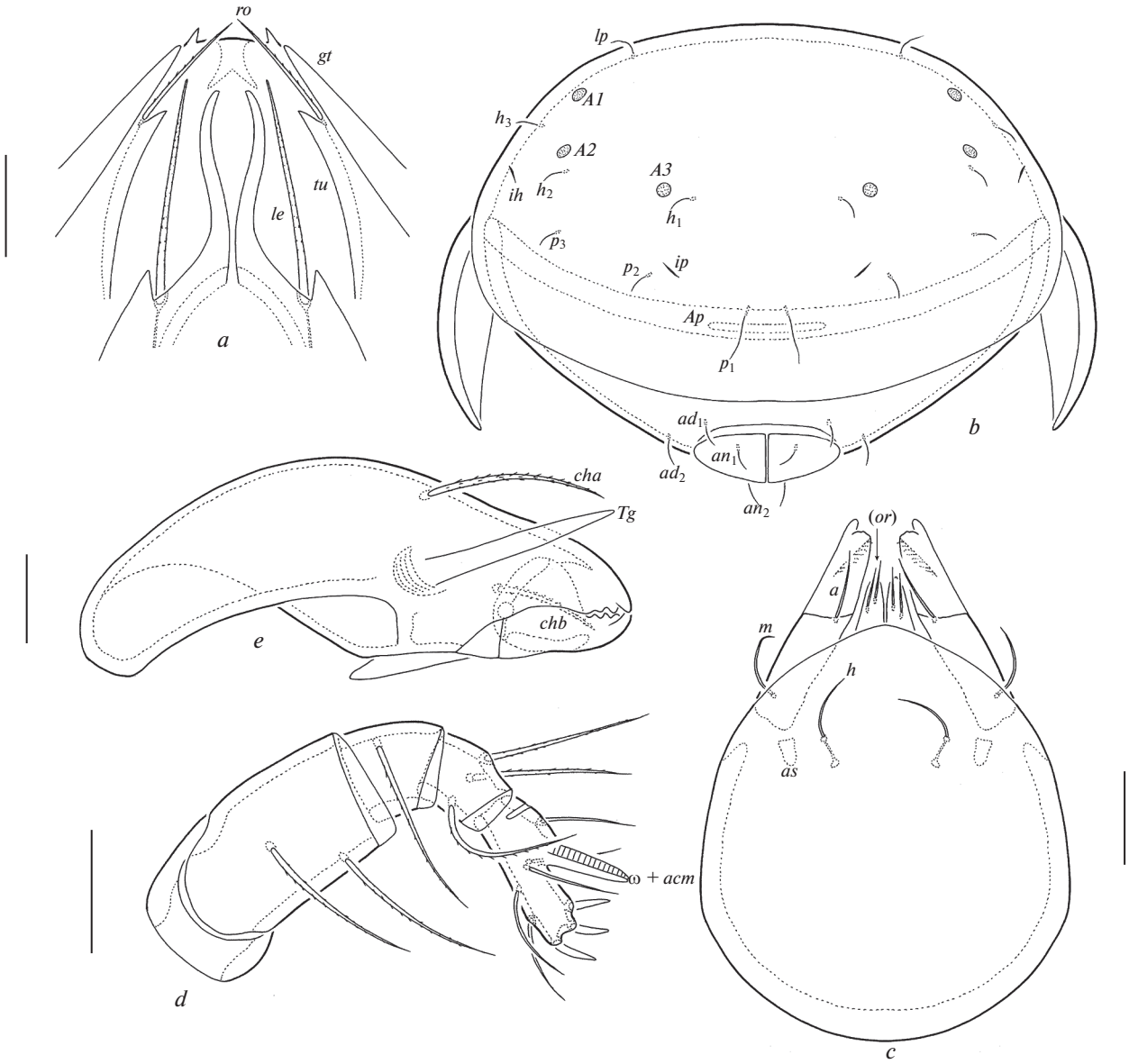


**Fig. 2.** *Arcozetes longicornutus* sp. n., adult: *a* — anterior part of prodorsum, dorsoanterior view; *b* — posterior view; *c* — subcapitulum, ventral view; *d* — palp, right, antiaxial view; *e* — chelicera, left, paraxial view. Scale bar (μm): *a* — 20; *b* — 50; *c*–*e* — 10.

cally, inserted between solenidia $\omega_1$ and $\omega_2$. Seta *s* of tarsus I eupathidial, located before setae *a*. Seta *l*'' on tibia II thorn-like. Solenidia $\omega_1$, $\omega_2$ on tarsus II and σ on genu III thickened, distally rounded; other solenidia setiform.

R e m a r k s. *Arcozetes longicornutus* sp. n. differs from the other members of *Arcozetes* in the morphology of the following characters: lamellar cusp, head of bothridial seta and setae *le* and *in*. The new species also differs from the other members of the genus in the length of its body and in the length of its notogastral setae (Table 2).

E t y m o l o g y. The specific name refers to the long inner tooth of the lamellar cusp.

## DISTRIBUTION OF *ARCOZETES*

The species of *Arcozetes* are known only from the Neotropical region (Subías, 2004, online version 2021). The type species, *A. bicuspidatus* was described from Argentina in slightly moist liverworts, on a slope leading down to a deep dry arroyo, shaded by shrubs, at Quebrada de Gallinato, near Salta (Hammer, 1958). Later, it was recorded from Bolivia: 1) in moss

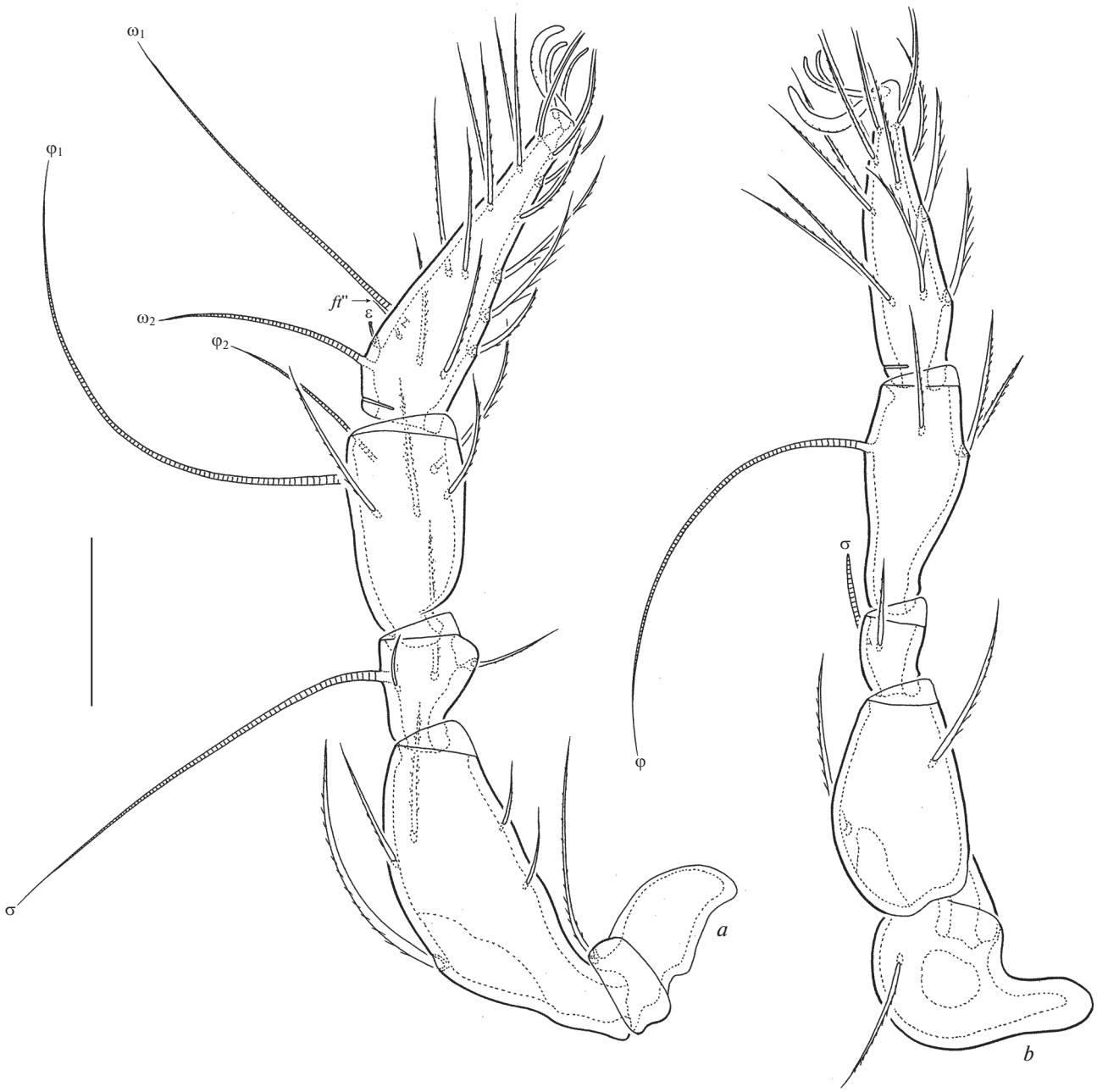


**Fig. 3.** *Arcozetes longicornutus* sp. n., adult: *a* – leg I, right, antiaxial view; *b* – leg III, left, antiaxial view. Scale bar 20 μm.

growing in a steep rocky declivity, shaded by vegetation, between Alcoche and Puerto Linares, Alto Beni region, and 2) in moss growing on a roadside cliff, 25 km from Alcoche, Alto Beni region (Balogh, Mahunka, 1969). This species was also recorded from Peru (Hammer, 1961): 1) in low green moss on the vertical side of a water drain, located along the road, below a tall *Eucalyptus* tree, at the site of Cajamarca; 2) in a one-centimeter-high luxurious moss, in oozing water, below shrubs, at Tambomachay; 3) in moist moss and liverworts growing on walls, in wet moss growing in oozing water on a cliff, and it was very common in thin moist moss on the ground – all at Machu Picchu. *A. bicuspidatus* was also recorded from Ecuador: 1) in moss growing on shrubs and tree branches, about 10 m above the Alamo River, 6 km from Nono; 2) in litter and soil, as well as in the debris and moss cover associated with a decomposing tree stump, in a forest patch located on the way to San Francisco de las Pampas, Guayas Province (Balogh, 1988); 3) in a moist vegetation zone, on the Galapagos archipelago (Schatz, 1998).

**Fig. 4.** *Arcozetes longicornutus* sp. n., adult: *a* – leg II, right, antiaxial view; *b* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar 20 μm.

**Table 1.** Leg setation and solenidia of adult *Arcozetes longicornutus* sp. n.

| Leg | Tr | Fe | Ge | Ti | Ta |
|---|---|---|---|---|---|
| I | *v*' | *d*, (*l*), *bv*", *v*" | (*l*), *v*', σ | (*l*), (*v*), $\varphi_1$, $\varphi_2$ | (*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*), *v*', (*pl*), *l*", ε, $\omega_1$, $\omega_2$ |
| II | *v*' | *d*, (*l*), *bv*", *v*" | (*l*), σ | (*l*), (*v*), φ | (*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*), $\omega_1$, $\omega_2$ |
| III | *l*' | *d*, *ev*' | *l*', σ | *l*', (*v*), φ | (*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*) |
| IV | – | *d*, *ev*' | *d*, *l*' | (*v*), φ | *ft*", (*tc*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*) |

Notes. Roman letters refer to normal setae, Greek letters – to solenidia (except ε = famulus). Single prime (') marks setae on the anterior and double prime (") – setae on the posterior side of a given leg segment. Parentheses refer to a pair of setae.

**Table 2.** Distinctive morphological characters of *Arcozetes* spp.

| Character | *A. bicuspidatus* | *A. rotundatus* | *A. longicornutus* |
|---|---|---|---|
| Inner teeth of lamellar cusps | Medium size, straight, parallel | Medium size, straight, parallel | Long, slightly bent in median part |
| Head of bothridial seta | Elongate fusiform, distally with short setiform tip | Elongate clavate, distally rounded | Elongate fusiform, distally narrowed |
| Setae *le* and *in* | Setiform | Setiform | Slightly thickened |
| Body length | 270 | 240–255 | 215–249 |
| Notogastral setae | Similar in length | Similar in length | $p_1$ longer than others |

*Arcozetes rotundatus* was described from Venezuela: "in and around a forest stream litter and soil" located in a seasonal rain forest at Parque Nacional Henri Pittier (Mahunka, 2006). Also, it was recorded by us from Peru (first record of this species in this country) in the upper soil and leaf litter, in the primary evergreen lowland rainforest, Churubamba District, Huánuco Province.

The new species, *A. longicornutus* was sampled from Peru: in the upper soil and leaf litter, in the primary evergreen lowland rainforest located in Panguana (Área de Conservación Privada), near Rio Yuyapichis, Yuyapichis District, Puerto Inca Province.

Additionally, one unknown species of *Arcozetes* was recorded from Panama: in moss and ferns, in the tropical wet forest, Cerro Gaital Mountains, near El Valle de Antón, Cordillera Central (Schatz, 2006).

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Stefan Friedrich (SNSB-Bavarian State Collection of Zoology, Munich, Germany) who provided the Peruvian species of *Arcozetes* for our study; Dr. Juliane Diller and Erich Diller for kindly inviting S. Friedrich to Panguana; Franz Wachtel (Grünwald, Germany) and David Hauth (Fürstenfeldbruck and Marburg, Germany) for expertise and assistance in the field; Dr. Gerardo Lamas Müller and Dr. Diana Silva Dávila (both Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru) for cooperation; Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing; and the Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR) for issuing a collecting permit (# 007-2014-SERFOR-DGGSPFFS) and an export permit (# 003052-SERFOR). This research was partially supported by the cooperative agreement No. FEWZ-2021-0004 from the Russian Ministry of Science and Higher Education.

## REFERENCES

*Balogh J., Balogh P.*, 1988. The family Ceratokalummidae Balogh, 1970 (Acari, Oribatei) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 34. № 2–3. P. 191–201.

*Balogh J., Mahunka S.*, 1969. The zoological results of the Hungarian soil zoological expeditions to South America. 11. Acari: oribatids from the material of the second expedition, II // Opuscula Zoologica Budapest. V. 9. № 1. P. 31–69.

*Balogh P.*, 1988. Oribatid mites from Ecuador (Acari) // Acta Zoologica Hungarica. V. 34. № 4. P. 321–338.

*Hammer M.*, 1958. Investigations on the oribatid fauna of the Andes Mountains. I. The Argentine and Bolivia // Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter. V. 10. № 1. P. 1–129.

*Hammer M.*, 1961. Investigations on the oribatid fauna of the Andes Mountains. II. Peru // Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter. V. 13. № 1. P. 1–157.

*Mahunka S.*, 2006. Oribatid mites (Acari, Oribatida) from Venezuela. II. New or rare species from montane forests // Acta Zoologica Hungarica. V. 52. № 3. P. 271–286.

*Norton R.A.*, 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // In: *Dindal D.L.*, editor. Biology of oribatid mites. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.

*Norton R.A., Behan-Pelletier V.M.*, 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.

*Schatz H.*, 1998. Oribatid mites of the Galápagos Islands – faunistics, ecology and speciation // Experimental and Applied Acarology. V. 22. P. 373–409.

*Schatz H.*, 2006. Catalogue of known oribatid mite species (Acari Oribatida) from the Central American landbridge (First part) // Tropical Zoology. V. 19. V. 209–288.

*Subías L.S.*, 2004. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes, Ori-

batida) del mundo (1758–2002) // Graellsia. № 60. P. 3–305.

*Subías L.S.*, 2021. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). 16[a] actualización. Online version accessed in March 2021. 532 p. http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf

*Travé J., Vachon M.*, 1975. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // Acarologia. V. 17. № 1. P. 1–19.

# К ИЗУЧЕНИЮ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ РОДА *ARCOZETES* HAMMER 1958 (ACARI, ORIBATIDA, CERATOKALUMMIDAE) С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА ИЗ ПЕРУ

**С. Г. Ермилов[1, *], Л. С. Субиас[2, **], У. Я. Штанчаева[2, ***]**

*[1]Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия*

*[2]Университет Комплутенсе, Мадрид, 28040 Испания*

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

***e-mail: subias@bio.ucm.es*

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

Представлено описание нового вида рода *Arcozetes* (Ceratokalummidae) из Перу. Суммированы родовые признаки, а также данные о распространении и биотопическом предпочтении известных видов *Arcozetes*.

*Ключевые слова:* панцирные клещи, таксономия, морфология, диагноз, распространение, Неотропическая область

**EDN:** QPHZVJ
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1115–1119*

*УДК 57.084(597.55)*

# СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ФИЗИЧЕСКИХ СПОСОБНОСТЕЙ ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* (PERCIFORMES, PERCIDAE) И ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE)

**© 2022 г. Ю. А. Шустов[a], *, В. В. Горбач[a]**

[a] *Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, 185910 Россия*
**e-mail: shustov@petrsu.ru*

Поступила в редакцию 13.12.2021 г.
После доработки 05.01.2022 г.
Принята к публикации 08.01.2022 г.

В эксперименте по оценке физических способностей рыб показано, что по тяговой силе окунь превосходит плотву почти в два раза. На ранних стадиях межвидовые различия выражены слабо, но с увеличением размерно-весовых показателей дифференциация существенно возрастает. Быстрый рост бросковой скорости окуня обеспечивает возможность питания более подвижными объектами. С возрастом пищевые рационы рыб в значительной мере дивергируют: плотва питается в основном малоподвижными животными и растительной пищей, а окунь почти полностью переходит на питание рыбами и донными беспозвоночными. Это может снижать конкурентную напряженность при совместном обитании видов.

*Ключевые слова:* речной окунь, обыкновенная плотва, анодная реакция, тяговая сила, бросковая скорость, пищевые рационы

**DOI:** 10.31857/S0044513422100117

Речной окунь (*Perca fluviatilis* (Linnaeus 1758)) и обыкновенная плотва (*Rutilus rutilus* (Linnaeus 1758)) широко распространены и многочисленны в пресных водоемах Европы и Азии. Оба вида традиционно относят к эврифагам, но плотва питается в основном малоподвижными животными и растительной пищей, а окунь предпочитает рыб и донных беспозвоночных. Специфика пищевых предпочтений в условиях совместного обитания способствует разделению экологических ниш, снижая конкурентную напряженность (Shustov, Lesonen, 2020). Успешность пищевых адаптаций обычно связывают со строением челюстного аппарата и пищеварительной системы, но дивергенции подвергаются и качества, напрямую не связанные с питанием, например, форма тела и гидродинамические характеристики (Алеев, 1963; Дгебуадзе, 2001). Обычно виды, потребляющие подвижные объекты, обладают бóльшими физическими способностями. Для окуня и плотвы показана, в том числе и экспериментально, внутривидовая дифференциация экологических групп в пределах одного водоема (Столбунов, 2005; Stolbunov, Pavlov, 2006; Столбунов, Герасимов, 2008; Герасимов и др., 2015, 2015а), но насколько сильно различаются физические способности окуня и плотвы и каким образом наблюдаемая дивергенция связана с ростом рыб, неизвестно.

Цель настоящего исследования – оценить межвидовые различия физических способностей окуня и плотвы. Следуя общей логике, мы предположили, что (1) плотва, питающаяся менее подвижными организмами, в целом имеет более низкую бросковую скорость по сравнению с окунем и (2) межвидовая дифференциация по мере роста особей увеличивается, поскольку видовая специфичность в выборе объектов питания становится очевидной только у взрослых рыб.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эксперимент проводили в полевых условиях на оз. Ангозере (Республика Карелия, Кондопожский р-н, 62.054° N, 34.051° E) летом 2020 г. Тяговую силу рыб измеряли в экспериментальной установке, состоящей из пластикового лотка размером 50 × 15 × 10 см, электродов (катода и анода), аккумуляторной батареи, регулятора для поддержания напряженности электрического поля 0.5 В/см, легкого сачка и рыболовной лески, соединяющей сачок с динамометром (Шустов и др., 1994; Чистяков и др., 2020). Окуней и плотву отлавливали удочкой и помещали в наполненный водой лоток между сачком и катодом головой к аноду. При пропускании электрического тока рыба устремлялась к аноду, толкая перед собой

**Таблица 1.** Характеристики окуня и плотвы

| Показатели | Окунь | | $p^*$ | Плотва, 2020 ($n$ = 50) | $p^{**}$ |
|---|---|---|---|---|---|
| | 2015 ($n$ = 36) | 2020 ($n$ = 55) | | | |
| Длина тела, см ($L$) | | | | | |
| lim | 9.0–19.5 | 9.0–16.0 | 0.249 | 10.5–16.0 | 0.150 |
| $M$ | 12.1 (11.4–12.9) | 12.2 (11.7–12.7) | 0.814 | 12. 6 (12.2–13.0) | 0.326 |
| $S$ | 2.4 (1.6–3.0) | 1.9 (1.6–2.1) | 0.780 | 1.4 (1.1–1.7) | 0.072 |
| $Me$ | 11.6 (10.8–12.5) | 12.0 (11.0–13.0) | 0.600 | 12.5 (12.0–13.0) | 0.512 |
| Масса тела, г ($W$) | | | | | |
| lim | | 8.0–43.0 | | 9.0–39.0 | 0.099 |
| $M$ | Нет данных | 19.2 (17.0–21.5) | – | 16.7 (15.1–18.7) | 0.389 |
| $S$ | | 8.7 (7.0–10.0) | | 6.6 (4.7–8.1) | 0.077 |
| $Me$ | | 16.0 (13.5–23.0) | | 15.5 (12.8–17.0) | 0.821 |
| Тяговая сила, г ($We$) | | | | | |
| lim | 10.0–120.0 | 10.0–100.0 | 0.609 | 5.0–50.0 | **<0.001** |
| $M$ | 32.4 (26.7–39.7) | 34.4 (28.9–40.0) | 0.641 | 18.2 (15.7–20.8) | **0.002** |
| $S$ | 19.5 (10.2–28.6) | 20.4 (13.0–25.4) | 0.662 | 9.7 (7.5–12.5) | 0.086 |
| $Me$ | 30.0 (20.0–32.5) | 30.0 (20.0–40.0) | 0.999 | 20.0 (12.5–20.0) | **0.042** |

Примечания. $n$ – число рыб, lim – диапазон варьирования признака, $M$ – средняя арифметическая, $S$ – стандартное отклонение, $Me$ – медиана, доверительные интервалы оценок получены бутстреп–методом, $p^*$ – значимость различий показателей у окуней в 2015 и 2020 гг. (MCR–тест), в строках lim указана значимость различий распределений (MCR–тест по критерию λ Колмогорова–Смирнова), $p^{**}$ – то же для окуня и плотвы в 2020 г. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные различия между показателями.

сачок с определенным усилием, максимальную величину которого (тяговую силу) фиксировали с помощью динамометра. Затем особь извлекали из лотка, измеряли длину и массу тела и выпускали в озеро. Повторяемость результатов оценивали по выборке окуней, полученной в тех же условиях летом 2015 г. Использовали установку с иным способом фиксации рыбы – посредством зажима, прикрепляемого заднему спинному плавнику (Шустов и др., 2018). Используемое в эксперименте напряжение электрического поля не вызывало у рыб состояния электронаркоза.

Сопряженность связи тяговой силы рыб ($We$) с их длиной ($L$) и массой тела ($W$) моделировали степенными зависимостями $We = bL^a$ и $We = bW^a$. Коэффициент $a$ в уравнениях является мерой скорости роста силы, равенство условий старта процесса в сравниваемых выборках обеспечивали назначением коэффициента $b$ константой. Диапазоны варьирования показателей оценивали простым непараметрическим бутстрепом с числом испытаний B = 1000. Доверительные интервалы устанавливали методом процентилей. Показатели сравнивали с помощью рандомизационного теста (MCR – Monte Carlo Randomization) с тем же числом итераций B. Значимость отличий $p$ при таком подходе представляет собой скорректированную долю нуль-модельных комбинаций (эмпирическая разность не больше рандомизированной, $|d_{obs}| \leq |d_{ran}|$) от общего числа испытаний B. Распределения частот сравнивали по формуле Колмогорова–Смирнова (критерий λ) с нуль-моделью $\lambda_{obs} \leq \lambda_{ran}$. Критической величиной для $p$ принято стандартное значение $\alpha = 0.05$ (Шитиков, Розенберг, 2013).

Данные обрабатывали в среде MS Excel и R 4.0.1 (R Core Team, 2020) с использованием базовых функций.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Тяговую силу измерили у 105 рыб (табл. 1). Наблюдаемые различия основных параметров распределения размерно-весовых показателей не существенны (табл. 1). Сравнение выборок окуней указывает на хорошую воспроизводимость измерений – в 2015 и 2020 гг. они показали сходные физические способности, тяговая сила плотвы была значимо ниже. Линии трендов регрессионных моделей (рис. 1) иллюстрируют степенной рост тяговой силы у рыб с увеличением их размера. Рост массы тела близок к линейному. Сравнение скоростей $a$ (табл. 2, MCR-тест: $p$ <0.001) поддерживает предположение о межвидовой дифференциации физических способностей. У окуней по мере их роста физическая сила увеличивается быстрее, чем у плотвы.

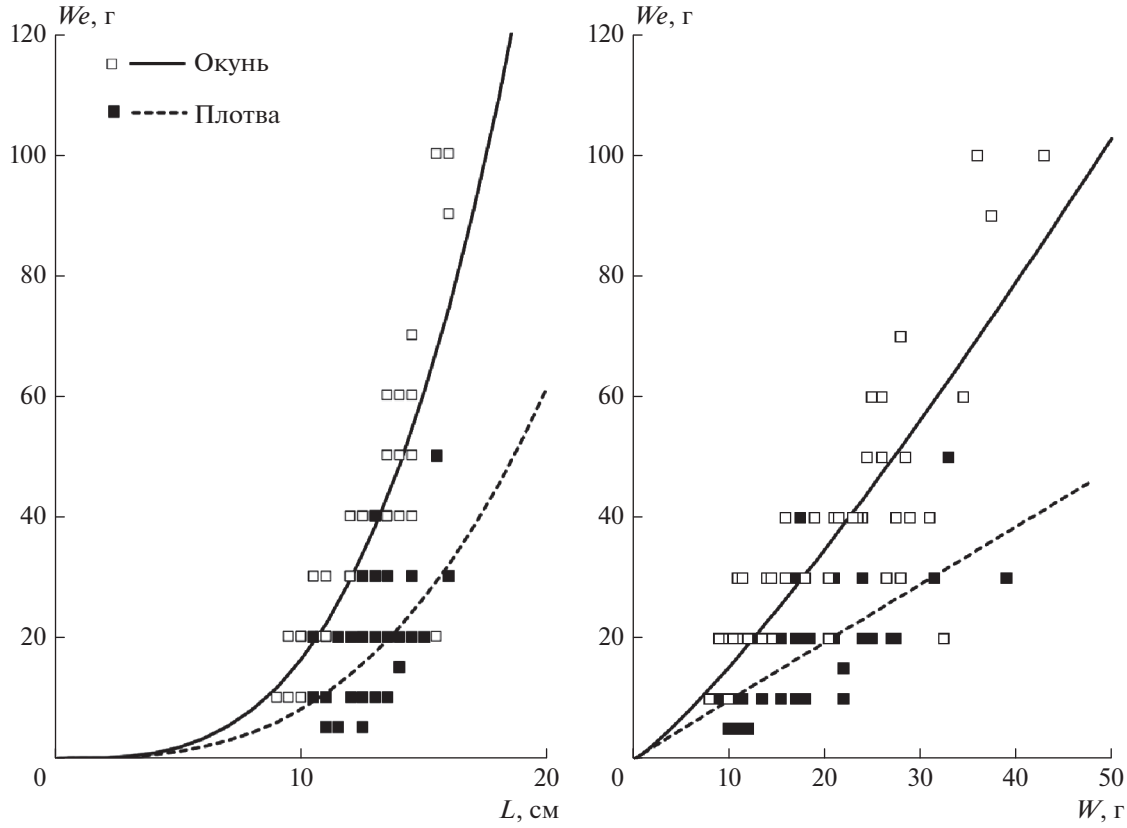


**Рис. 1.** Ординация особей и линии трендов моделей зависимости тяговой силы (*We*) от длины (*L*) и массы тела (*W*) рыбы. Параметры моделей даны в табл. 2.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Плавательную способность рыб традиционно оценивают по времени сопротивления особей току воды (Green, 1964; Brett, 1967; Alsop, Wood, 1997; Wolter, Arlinghaus, 2003; Thorarensen, Farrell, 2006; Fu et al., 2013; Смирнов, Смирнова, 2020 и др.). Экспериментальные установки, основанные на этом принципе, в силу объективных причин используют для изучения плавательных характеристик молоди рыб (Stolbunov, Pavlov, 2006; Столбунов, Герасимов, 2008; Смирнова, 2010 и др.). В основу работы нашего прибора положен принцип влияния электрического поля на двигательную активность рыб (Протасов, 1972) и идея использования динамометра для фиксации максимальных усилий особи (Nachimoto, 1980). Напряжение электрического поля подобрано опытным путем для измерения бросковой скорости,

**Таблица 2.** Параметры моделей зависимости тяговой силы от длины и массы тела рыбы

| Модель | $a$ | $t$ | df | $p$ | $R^2$ | lim $a$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $We = 0.01L^a$ | | | | | | |
| Окунь, 2015 | 3.21 | 124.5 | 35 | <0.001 | 0.408 | 3.16–3.26 |
| 2020 | 3.22 | 208.3 | 54 | <0.001 | 0.711 | 3.19–3.25 |
| Плотва, 2020 | 2.91 | 105.8 | 49 | <0.001 | 0.350 | 2.86–2.97 |
| $We = W^a$ | | | | | | |
| Окунь, 2020 | 1.18 | 84.55 | 54 | <0.001 | 0.680 | 1.15–1.21 |
| Плотва, 2020 | 0.99 | 40.10 | 49 | <0.001 | 0.361 | 0.95–1.04 |

Примечание. *We* – тяговая сила (г), *L* – длина (см) и *W* – масса тела (г), *a* – скорость роста, *t* – критерий Стьюдента, df – число степеней свободы, *p* – значимость отличий коэффициента a от нуля, $R^2$ – коэффициент детерминации, lim *a* – доверительные интервалы коэффициента *a* получены бутстреп-методом.

которую рыба развивает в погоне за пищевым объектом либо в экстремальных ситуациях.

Метод многократно апробирован (Шустов, Тыркин, 2019), в том числе и для практических целей – оценки качества заводской молоди лососевых рыб, предназначенной для выпуска в водоемы и для производства товарной рыбы в садках, и позволяет оценивать тяговую силу у более крупных рыб с длиной тела до 20 см и более при увеличении размера лотка. Первоначальный способ фиксации рыбы с помощью зажима спинного плавника (Шустов и др., 1994), показавший хорошие результаты с лососевыми рыбами и окунем, оказался непригодным для более чувствительным к такой манипуляции видам, в том числе и плотве, поэтому в используемой модели прибора зажим был заменен на легкий сачок, который рыба, двигаясь к аноду, толкает головой (Чистяков и др., 2020).

Экспериментальные выборки окуней и плотвы однородны по размерно-весовым характеристикам, в том числе и по распределению частот. В ходе эксперимента все рыбы независимо от их размера активно совершали бросок в направлении анода. У окуня тяговая сила в среднем была почти в два раза больше, чем у плотвы, что дает преимущество в питании подвижными объектами. Физические качества, и прежде всего бросковая скорость, играют важнейшую роль в пищевой адаптации рыб. Так, ранее, изучая жизнестойкость дикой и заводской молоди атлантического лосося (*Salmo salar* (Linnaeus 1758)) на европейском севере России, мы установили, что заводские рыбы, которых выращивали в бассейнах без течения, значительно уступали по физической силе дикой молоди (Shustov, Shchurov, 1988) и вследствие этого были не в состоянии активно питаться дрифтом донных беспозвоночных сразу после выпуска на пороги и перекаты лососевых рек. Период адаптации заводских рыб обычно растягивался на несколько недель (Шустов и др., 1980).

Показанный степенной характер зависимости бросковой скорости от длины тела согласуется с результатами изучения плавательных способностей лососевых, карповых и других рыб длиной до 6 см (Wolter, Arlinghaus, 2003). Так же как и у этих рыб, в нашем эксперименте бросковая скорость молоди окуня и плотвы различается слабо, но с увеличением размерно-весовых показателей дифференциация существенно возрастает, подобно тому, как изменяется весь комплекс признаков и качеств в ходе онтогенеза (Kopf et al., 2014; Abramiuk, Afanasyev, 2017). Основной причиной межвидовой дивергенции, по-видимому, является усиление пищевой специализации. Молодь питается в основном планктоном, с возрастом в рационе плотвы начинает преобладать водная растительность, а у окуня – крупные, подвижные бентосные беспозвоночные и рыба, сходство содержимого желудков меняется от 88% в младших возрастных группах до 10% в старших (Shustov, Lesonen, 2020). Длина тела является более надежным признаком для оценки физических способностей рыб, чем масса тела, поскольку меньше зависит от случайных причин, например наполненности желудка у особи в момент эксперимента.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При работе с рыбами руководствовались правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР № 12000-496 от 02.04.1980 и приказом Минвуза СССР № 22 от 13.09.1984.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алеев Ю.Г.*, 1963. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: Издательство АН СССР. 247 с.

*Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Столбунов И.А., Павлов Д.Д.*, 2015. Окунь // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ред. Герасимов Ю.В. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань. С. 331–348.

*Герасимов Ю.В., Столбунов И.А., Лёвин Б.А., Лёвина М.А., Комова Н.И., Касьянов Н.А., Изюмов Ю.Г.*, 2015а. Плотва // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ред. Герасимов Ю.В. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань. С. 263–294.

*Дгебуадзе Ю.Ю.*, 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука. 276 с.

*Протасов В.Р.*, 1972. Биоэлектрические поля в жизни рыб. М.: Центральный научно-исследовательский институт информации и технико-экономических исследований рыбного хозяйства. 228 с.

*Смирнов А.К., Смирнова Е.К.*, 2020. Влияние температуры на двигательную активность и плавательную способность молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 219–228.

*Смирнова Е.С.*, 2010. Влияние условий выращивания на поведение молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Биология внутренних вод. № 3. С. 75–81.

*Столбунов И.А.*, 2005. Морфологическая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. № 4. С. 67–71.

*Столбунов И.А., Герасимов Ю.В.*, 2008. Морфологическая и поведенческая изменчивость молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) из разных биотопов Рыбинского водохранилища // Вопросы ихтиологии. Т. 48. № 2. С. 255–265.

*Чистяков А.Б., Шустов Ю.А., Онищенко Н.А.*, 2020. Устройство для оценки физической силы рыбы // Патент № 196960 от 23.03.2020.

*Шитиков В.К., Розенберг Г.С.*, 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра. 314 с.

*Шустов Ю.А., Горбач В.В., Тыркин И.А.*, 2018. Сезонные особенности физических способностей речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. С. 51–58.

*Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Смирнов Ю.А.*, 1980. О сроках адаптации заводской молоди семги *Salmo salar* L. к речным условиям // Вопросы ихтиологии. Т. 20. № 4. С. 758–761.

*Шустов Ю.А., Щуров И.Л., Шемякин А.П.*, 1994. Способ определения жизнестойкости молоди лососевых рыб // Авторское свидетельство СССР № 1264881. Бюллетень № 6.

*Шустов Ю.А., Тыркин И.А.*, 2019. Оценка физической силы рыб (итоги исследований, перспективы) // Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск. № 12. С. 102–108.

*Abramiuk I.I., Afanasyev S.A.*, 2017. Swimming performance of some freshwater fishes as index of transition to nekton mode of life // Hydrobiological Journal. V. 53. № 1. P. 37–44.

*Alsop D.H., Wood C.M.*, 1997. The interactive effects of feeding and exercise on oxygen consumption, swimming performance and protein usage in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Journal of Experimental Biology. V. 200. P. 2337–2346.

*Brett I.R.*, 1967. Swimming performance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to fatigue time and temperature // Journal of the Fisheries Research Board Canada. V. 24. № 8. P. 1731–1741.

*Green D.M.J.*, 1964. A comparison of stamina of brook trout from wild and domestic parents // Transactions of the American Fisheries Society. V. 93. № 1. P. 96–100.

*Fu C., Cao Z.–D., Fu S.–J.*, 2013. The effects of caudal fin loss and regeneration on the swimming performance of three cyprinid fish species with different swimming capacities // Journal of Experimental Biology. V. 216. P. 3164–3174.

*Kopf S.M., Humphries P., Watt R.J.*, 2014. Ontogeny of critical prolonged swimming performance for the six Australian freshwater fish species // Journal of Fish Biology. V. 84. № 6. P. 1820–1841.

*Nashimoto K.*, 1980. The maximum swimming force of rainbow trout // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. V. 46. № 8. P. 949–954.

R Core Team, 2020. R: a language and environment for statistical computing. R version 4.0.1. (2020–06–06). Vienna: R Foundation for Statistical Computing. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.r–project.org/. Дата обновления: 14.05.2021.

*Shustov Yu.A., Lesonen M.A.*, 2020. Food competition of roach and perch in the water bodies of the republic of Karelia // Hydrobiological Journal. V. 56. № 1. P. 17–26.

*Shustov Yu.A., Shchurov I.L.*, 1988. Quantitative estimation of stamina of wild and hatchery – reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Aquaculture. V. 71. № 1. P. 81–87.

*Stolbunov I.A., Pavlov D.D.,* 2006. Behavioral differences of various ecological groups of roach *Rutilus rutilus* and perch *Perca fluviatilis* // Journal of Ichthyology. V. 46. Suppl. 2. P. 213–219.

*Thorarensen H., Farrell A.P.*, 2006. Postprandial Intestinal Blood Flow, Metabolic Rates, and Exercise in Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Physiological and Biochemical Zoology. V. 79. № 4. P. 688–694.

*Wolter C., Arlinghaus R.*, 2003. Navigation impacts on freshwater fish assemblages, the ecological relevance of swimming performance // Reviews in Fish Biology and Fisheries. V. 13. № 1. P. 63–89.

# COMPARATIVE ESTIMATION OF THE STAMINA OF THE PERCH, *PERCA FLUVIATILIS* (PERCIDAE), AND THE ROACH, *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIDAE)

**Yu. A. Shustov[1, *], V. V. Gorbach[1]**

[1]*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, 185910 Russia*

**e-mail: shustov@petrsu.ru*

An experimental assessment of the stamina of fish shows the Perch to be almost twice as strong as the Roach in terms of swimming power. In the early stages, interspecific differences are weakly expressed, but, with an increase in body size and weight, differentiation increases significantly. The rapid growth rate of burst swimming speed of the Perch provides the ability to feed on more mobile objects. With age, the diet of fish is diverged to a large extent, roach feeding mainly on sedentary animals and plant food, *vs* perch almost completely switching to feeding on fish and benthic invertebrates. This allows for the potential competitive tensions in the cohabiting species to be reduced.

*Keywords:* river perch, common roach, anodic reaction, swimming force, burst swimming speed, diet

**EDN:** CPKDKL
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1120–1126*

*УДК 597.556.35:591.543.43*

# НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О СРОКАХ НЕРЕСТА И ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ЖЕЛТОБРЮХОЙ КАМБАЛЫ (*PLEURONECTES QUADRITUBERCULATUS*, PLEURONECTIDAE) СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

**© 2022 г. Р. Р. Юсупов[a], *, Рус. Р. Юсупов[a]**

[a] *Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия*

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

Поступила в редакцию 14.10.2021 г.
После доработки 04.11.2021 г.
Принята к публикации 09.11.2021 г.

Представлены результаты исследования морфометрических показателей икринок и предличинок желтобрюхой камбалы (*Pleuronectes quadrituberculatus*) северной части Охотского моря. Проведена инкубация икринок, собранных в природе 4 июня 2021 г. от нерестящихся особей. Диаметр икринок 1.60–1.93 мм (в среднем 1.75 мм). Результаты наших исследований в северной части Охотского моря кратко дополняют имеющиеся в литературе сведения по параметрам икры и морфологии предличинок желтобрюхой камбалы. Полная длина (*TL*) только что вылупившихся предличинок составляет 6.48 мм при колебаниях 5.70–7.25 мм. Общая морфология эмбрионов и предличинок совпадают с описаниями, имеющимися в литературе. Вместе с тем, у описанных нами эмбрионов и предличинок, наряду с пигментацией тела черными меланофорами, отмечена пигментация и желтыми клетками. Предличинки желтобрюхой камбалы исследуемого района отличаются от особей того же возраста других районов крупными размерами и дифференцированным пищеварительным трактом. В работе впервые представлены фото эмбрионов и предличинок в прижизненном состоянии. Анализ этапов и стадий развития икринок дает основание полагать, что в северной части Охотского моря массовый нерест желтобрюхой камбалы происходит в апреле–начале мая.

*Ключевые слова:* желтобрюхая камбала, *Pleuronectes quadrituberculatus*, размножение, эмбрион, предличинка, северная часть Охотского моря

**DOI:** 10.31857/S0044513422080128

Желтобрюхая (четырехбугорчатая) камбала (*Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas [1814]) – один из самых распространенных видов тихоокеанских камбал. По азиатскому побережью ареал вида охватывает, с севера на юг, акватории от бухты Провидения Чукотского моря до залива Петра Великого Японского моря. Вдоль американского побережья встречается от юго-восточной части Чукотского моря на юг до залива Аляска (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971, 1986, 1987, 2005; Федоров и др., 2003; Mecklenburg et al., 2002; NPFMC, 2015).

Имеющиеся в литературе данные достаточно подробно освещают особенности популяционной биологии и промыслово-биологических показателей желтобрюхой камбалы по ареалу (Моисеев, 1953; Фадеев, 1965, 1971, 1987, 2005; Токранов, Заварина, 1991; Kramer et al., 1995; Борец, 1997; Датский, Андронов, 2007; Matta, 2012; Дьяков, 2014, 2015, 2017; Орлов, Токранов, 2014).

Сведения по эмбриональному развитию и морфологии только что вылупившихся предличинок этой камбалы в литературе крайне скудны. По этой теме имеются данные Перцевой-Остроумовой (1955, 1961), которые в той или иной мере заимствованы другими исследователями (Matarese et al., 1989; Григорьев, 2007). При сравнении наших материалов по желтобрюхой камбале с соответствующими литературными данными обнаружились различия в морфологии эмбрионов и предличинок.

Цель данной работы – определение сроков размножения и описание морфологии эмбрионов и вылупившихся предличинок желтобрюхой камбалы северной части Охотского моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала провели 4 июня 2021 г. на периферии Тауйской губы у северо-западного побе-

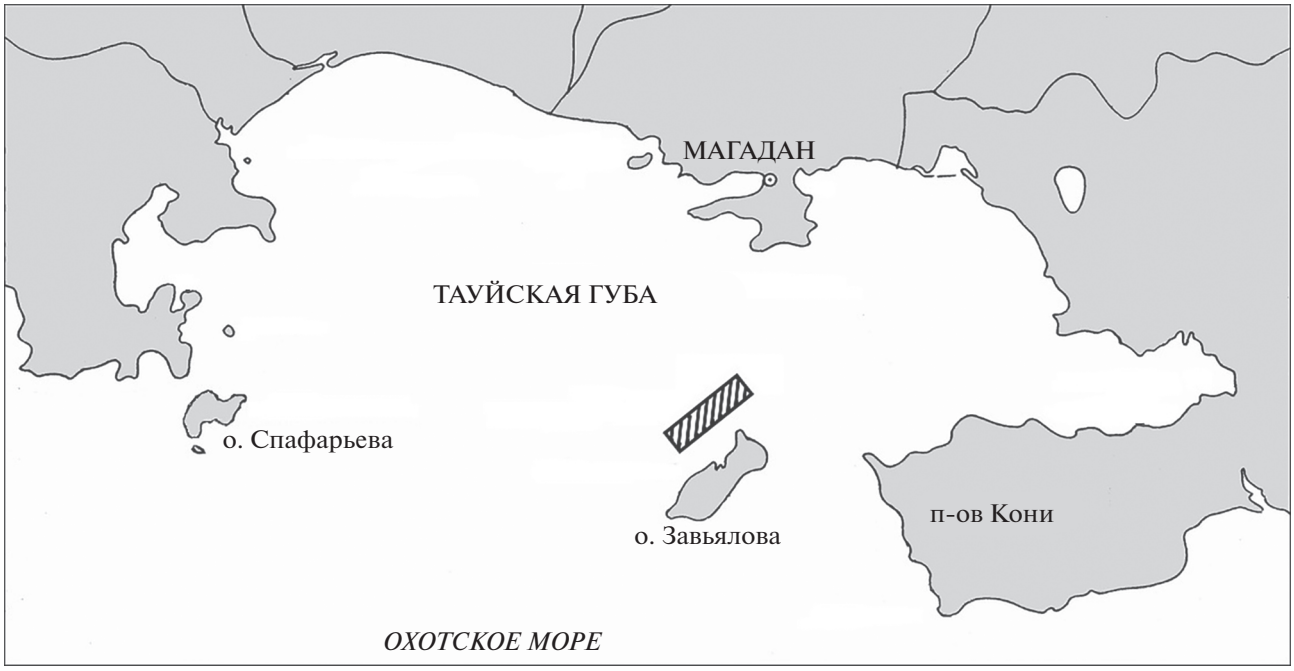


**Рис. 1.** Карта-схема района проведения работ. Заштрихованной областью отмечен участок ихтиопланктонной съемки.

режья о-ва Завьялова с помощью планктонной сети Джеди на разных горизонтах от поверхности до глубины 60 м (рис. 1).

Отловленную икру содержали в пластиковых емкостях 500 мл с хорошо аэрируемой водой. Один раз в сутки проводили полную замену воды. Для предотвращения обрастания икринок использовали фильтрованную воду. По мере общего прогрева атмосферы среднесуточная температура воды в инкубационных емкостях постепенно повышалась с 5.6 до 7.4°С и за весь период исследований составила в среднем 6.5°С.

Развитие икры наблюдали на живом материале под микроскопом МБС-10 в вертикальной камере Черняева (1962). Параметры икринок измеряли в делениях мерной сетки окуляр-микрометра с последующим пересчетом в миллиметры. Для этой цели использовали выборку из 209 икринок, остававшихся в полости тела отнерестившейся самки с последующим их оплодотворением семенной жидкостью самца. Измерения проводили на этапе формирования плазменного бугорка. У вылупившихся предличинок измеряли полную длину – *TL*. Иллюстративный материал представлен по результатам микросъемки с помощью цифровой фотокамеры “Rekam Presto 40M” через микроскоп МБС-10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Несмотря на широкий диапазон облова, все икринки желтобрюхой камбалы были обнаружены при использовании ихтиопланктонной сети на изобатах глубже 50 м.

По результатам измерений диаметр икринок 1.60–1.93 мм, в среднем 1.75 ± 0.01 мм; диаметр желтка 1.43–1.72 мм, в среднем 1.64 ± 0.01 мм соответственно.

На момент наблюдений все эмбрионы желтобрюхой камбалы находились на этапе формирования хвостового отдела, т.е. начала его выхода за пределы сферы желтка (Махотин, 2016). Одновременно с этим процессом, вдоль дорсальной и вентральной сторон тела эмбрионов развилась тонкая полоска плавниковой каймы (рис. 2*A*, 2*B*). С развитием крупного энцефаломера произошло разделение общего нервального тяжа на головной и спинной мозг. В сформированных глазных бокалах начинают формироваться хрусталики. Слуховые капсулы хорошо развиты, но еще без отолитов. На нижней стороне головы просматривается сформировавшаяся, но еще не функционирующая сердечная трубка.

На поверхности тела эмбрионов развиваются первые пигментные клетки. В проходящем свете хорошо видны черные меланофоры, покрывающие дорсальную и, более разреженно, брюшную стороны тела. При изучении икринок в падающем свете на темном фоне обнаружено, что наряду с черными меланофорами, на поверхности тела эмбрионов развиваются многочисленные желтые и светло-желтые пигментные клетки. Наиболее густо они покрывают заднюю часть тела (включая еще несегментированный хвостовой

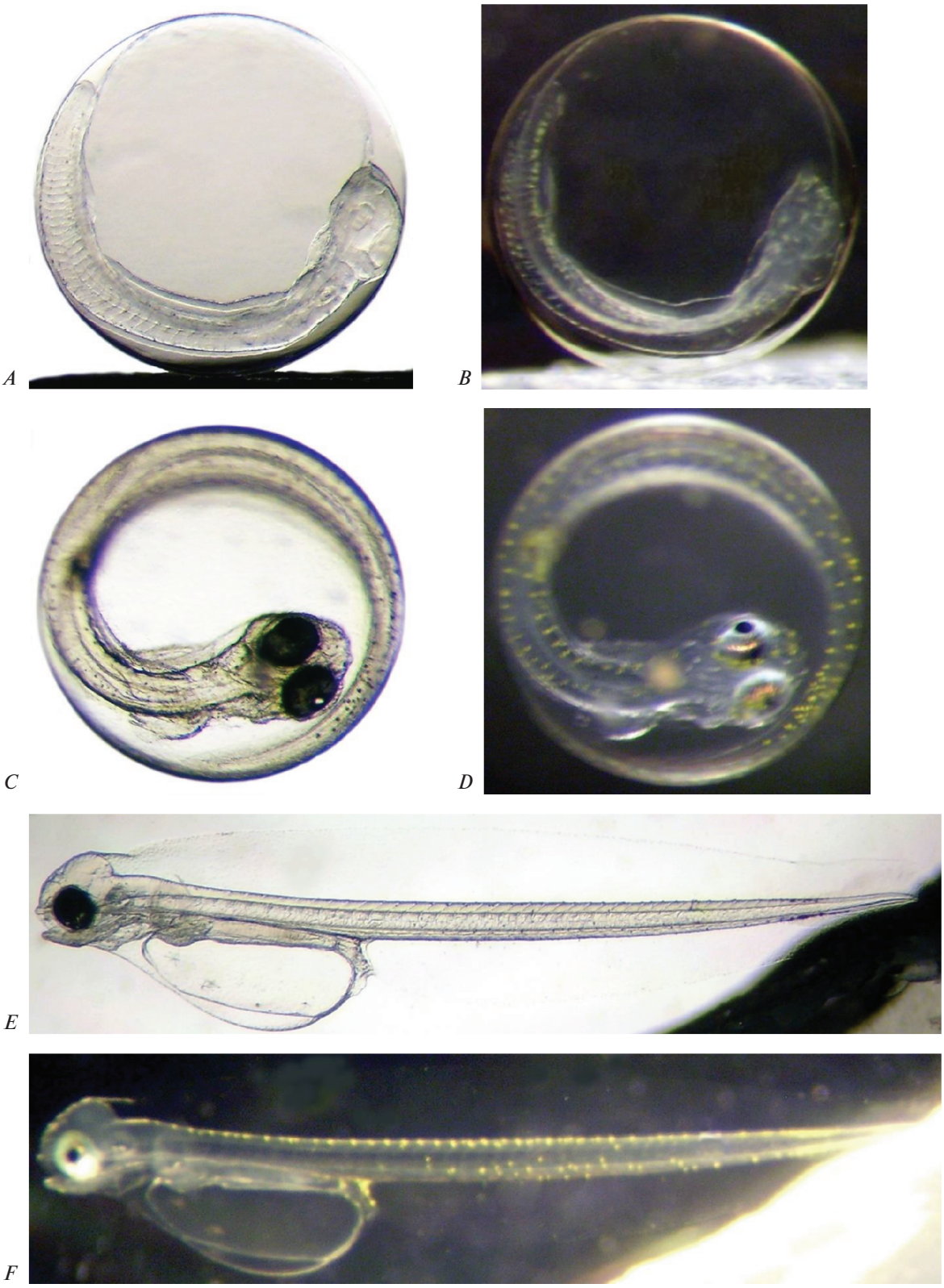


**Рис. 2.** Эмбриональное развитие желтобрюхой камбалы северной части Охотского моря: *A*, *B* – образование хвостового отдела; *C*, *D* – начало пульсации сердца и двигательной активности эмбриона; *E*, *F* – только что вылупившаяся предличинка. *B*, *D*, *F* – вид объектов в падающем свете на темном фоне.

отдел). Головной отдел пигментирован такими клетками до области зачатков грудных плавников. На поверхности каждого глазного бокала, еще не начавшего окрашиваться в темный цвет, так же развивается несколько крупных желтых пигментных клеток.

Через 6 дней инкубации (10 июня 2021 г.) у эмбрионов начинает функционировать сердце, сокращающееся с частотой 34 раз в минуту (рис. 2*C*, 2*D*). Тело эмбрионов полностью охватывает желточный мешок, конец хвостового отдела достигает заднего края грудных плавников, которые сместились вперед до уровня слуховых капсул с развитыми отолитами. Основание грудных плавников близко к вертикальному положению. Характер и интенсивность пигментации черными меланофорами остались прежними, в то же время интенсивность пигментации желтыми клетками усилилась. Глазные бокалы плотно пигментированы черными меланофорами. На поверхности радужной оболочки глаз развиваются иридоциты, придающие глазным бокалам золотистый металлический блеск.

Через 8 дней инкубации началось вылупление первых предличинок, которое завершилось через 2 сут. Размеры вылупившихся особей варьировали от 5.70 до 7.25 мм, составив в среднем 6.48 мм (рис. 2*E*, 2*F*). На фото в проходящем свете хорошо видно, что у предличинок завершается развитие не только нижней челюсти, но и верхней. Пищеварительный тракт дифференцирован на пищевод, желудок, кишечник, которые различаются структурой мышечной ткани. За исключением заднего отдела кишечника, во всех отделах пищеварительного тракта произошло расслоение внутренних стенок с образованием полости. В полости развивающегося желудка хорошо выражена складчатость слизистой оболочки. Вдоль дорсальной стороны тела по обе стороны плавниковой каймы желтые пигментные клетки образуют парный ряд. Менее упорядоченно они окрашивают вентральную сторону хвостового отдела. На участке тела между 28–32 миомерами сверху и снизу имеются небольшие продольные уплотнения пигментных рядов. Сгущение пигментации наблюдается в области ануса. По нескольку желтых пигментных клеток располагаются на поверхности нижней челюсти, области сердца, желудка и желточного мешка.

## ОБСУЖДЕНИЕ

По немногочисленным литературным сведениям, нерест желтобрюхой камбалы происходит весной–в начале лета. В разных районах восточной части Берингова моря нерест наблюдался в марте–апреле (NPFMC, 2015) или в апреле–июне (Zhang et al., 1998). Мусиенко (1970) сообщает, что в Беринговом море нерест этого вида в целом длится около 3 мес., не превышая в разных районах 2–2.5 мес. В зависимости от географического положения нерестилищ и гидрологических условий сроки нереста этого вида варьируют и сдвигаются с севера на юг на более ранние сроки. Нерест начинается в ранневесенний период, в начале биологической весны, сразу же после распаления льда (с начала мая), и продолжается до середины июня (Перцева-Остроумова, 1960 цит. по: Мусиенко, 1970).

В районе Северных Курильских о-вов единичные икринки желтобрюхой камбалы были отмечены Перцевой-Остроумовой (1961) к юго-востоку от о-ва Парамушир в апреле. По мнению автора, время этих находок совпало с началом нереста. Икринки находились на I стадии развития и были недавно выметаны. В мае икра этого вида широко распространена в этом районе, как с тихоокеанской, так и с охотоморской стороны. По сообщению автора, в северной части Японского моря (южная часть Татарского пролива) начало нереста этой камбалы приходится на конец марта, а разгар нереста происходит в апреле. В районе западнокамчатского побережья Охотского моря нерестовые самки массово встречались в начале апреля (Четвергов, 2002).

Сведения о нересте четырехбугорчатой камбалы в северной части Охотского моря приводятся в работе Микулич (1959). Автор сообщает, что собранная в заливе Шелихова во второй половине мая икра находилась на завершающей стадии развития. Черешнев с соавторами (2001) указывают на более продолжительный нерест, который происходит с апреля по июнь.

Предпринятые нами в течение нескольких лет попытки обнаружить готовых к нересту производителей желтобрюхой камбалы в начале июня или позже результатов не дали. В это время все без исключения взрослые самки имели половые продукты в постнерестовом состоянии зрелости VI–II. Ихтиопланктонная съемка в начале июня 2021 г. позволила обнаружить икру. Все отловленные икринки находились на этапе отчленения хвостового отдела от желточного мешка. Поэтому можно полагать, что массовый нерест желтобрюхой камбалы в северной части Охотского моря, вероятно, происходит в апреле, а завершается воспроизводство в начале мая.

По литературным данным, размеры икринок желтобрюхой камбалы в исследованной части ареала варьируют незначительно (табл. 1). Разница между минимальными и максимальными показателями не превышают 0.54 мм. Наиболее крупные икринки этой камбалы (1.91–2.00 мм) зарегистрированы Перцевой-Остроумовой (1961) в Олюторском заливе юго-западной части Берингова моря.

**Таблица 1.** Размеры икринок желтобрюхой камбалы в разных районах

| Район | Размеры, мм | | Автор |
|---|---|---|---|
| | колебания | средние | |
| Восток Берингова моря | 1.90–2.05 | – | Zhang et al., 2017 |
| Северо-восток Тихого океана | 1.67–2.21 | 1.70–1.90 | Matarese et al., 1989 |
| Район о-ва Святого Лаврентия | 1.84–1.92 | – | Перцева-Остроумова, 1961 |
| Анадырский залив | 1.73–2.02 | 1.80–1.94 | » |
| Олюторский залив | 1.76–2.21 | 1.91–2.00 | » |
| Восточное побережье Камчатки | 1.68–2.12 | 1.83–2.01 | » |
| Западное побережье Камчатки | 1.75–2.00 | 1.81–1.93 | » |
| Побережье Камчатки | 1.35–2.10 | 1.70–1.88 | Полутов, Трипольская, 1954 |
| Северная часть Охотского моря | 1.60–1.93 | 1.75 | Наши данные |
| Татарский пролив | 1.73–2.00 | 1.80–1.93 | Перцева-Остроумова, 1961 |
| Залив Петра Великого | 1.67–2.60 | – | Перцева-Остроумова, 1955 |

Несмотря на разницу в размерах икринок этой камбалы в северной части Охотского моря и на Западной Камчатке, запас питательных веществ в икринках обеих популяций примерно сходный. У особей из Охотского моря объем желтка в икринках варьирует от 1.53 до 2.66 мм$^3$ (в среднем 2.31 ± 0.03 мм$^3$), у особей с Западной Камчатки (рассчитан нами по данным Перцевой-Остроумовой, 1961) – 1.20–2.71 мм$^3$. Примерно одинаковой для особей из обеих популяций оказалась и сумма тепла, необходимая для прохождения этапов и стадий от развития хвостового отдела до завершения эмбриогенеза. В нашем эксперименте эта величина составила 1248 град/ч, в опытах Перцевой-Остроумовой (1961) – 1224 град/ч.

Литературных сведений о морфологии только что вылупившихся предличинок желтобрюхой камбалы немного. Имеется описание, выполненное Перцевой-Остроумовой (1961). Автором в 1951 г. у берегов Западной Камчатки было проведено искусственное оплодотворение и инкубирование икры этого вида. Кроме того, было проанализировано большое количество икринок, предличинок и личинок, собранных на местах нереста в Татарском проливе, Беринговом и Охотском морях. Длина только что вылупившихся предличинок в опытах равнялась 5.6 (5.85) мм. Пойманные в июне 1952–1953 гг. у мыса Наварин, в Олюторском и Кроноцком заливах предличинки желтобрюхой камбалы с большими запасами желтка имели длину от 6.04 до 6.95 (5.77–6.60) мм. По сведениям Матарезе с соавторами (Matarese et al., 1989), в северо-восточной части Тихого океана вылупившиеся предличинки имели длину около 5.85 мм.

Предличинки желтобрюхой камбалы северной части Охотского моря выходят из оболочки сравнительно крупными и более развитыми, по сравнению с предличинками, использованными в опытах Перцевой-Остроумовой (1961). У только что вылупившихся в нашем эксперименте предличинок желтобрюхой камбалы исследуемого района завершается развитие не только нижней челюсти, но и верхней. Пищеварительный тракт особей этого возраста уже дифференцирован на отделы, различающиеся структурой мышечной ткани. Почти на всем протяжении кишечника произошло расслоение внутренних стенок с образованием полости. В полости желудка хорошо проявляется складчатость эпителия.

В проходящем свете характер пигментации черными меланофорами тела предличинок желтобрюхой камбалы северной части Охотского моря сходен с характером пигментации, описанным у представителей вида других районов (Перцева-Остроумова, 1961; Matarese et al., 1989; Григорьев, 2017). Отличие морфологии только что вылупившихся предличинок желтобрюхой камбалы сероохотоморской популяции проявляется в развитии на теле не только черных меланофоров, но и желтых пигментных клеток.

Выявленные особенности морфологии икры и предличинок желтобрюхой камбалы исследуемого района могут рассматриваться в качестве важных диагностических признаков, позволяющих в комплексе с другими признаками надежно дифференцировать эту камбалу из общей массы уловов при проведении икорной и ихтиопланктонной съемок в северной части Охотского моря.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Борец Л.А.,* 1997. Донные ихтиоцены Российского шельфа Дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение // Монография. Владивосток: ТИНРО-центр. 217 с.

*Григорьев С.С.,* 2017. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоемы): атлас-определитель. Владивосток: Дальневост. отд. РАН, Тихоокеанский ин-т географии, Камч. филиал. 331 с.

*Датский А.В., Андронов П.Ю.,* 2007. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря. Магадан: Северо-Восточный Научный Центр ДВО РАН. 261 с.

*Дьяков Ю.П.,* 2014. Размерно-половая и половозрастная структура популяций дальневосточных камбал (Pleuronectidae) // Известия Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 177. С. 77–113.

*Дьяков Ю.П.,* 2015. Половое созревание дальневосточных камбалообразных рыб (Pleuronectidae) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого Океана. Вып. 39. С. 5–69.

*Дьяков Ю.П.,* 2017. Общая характеристика плодовитости камбалообразных рыб северной части Тихого Океана // Известия Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 188. С. 54–88.

*Махотин В.В.,* 2016. Эмбриональное и раннее личиночное развитие беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* (Gadidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 56. № 2. С. 177–199.

*Микулич Л.В.,* 1959., Икринки и личинки рыб из северной части Охотского моря // Известия Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 47. С. 193–195.

*Моисеев П.А.,* 1953. Треска и камбала дальневосточных морей // Известия Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 40. 288 с.

*Мусиенко Л.Н.,* 1970. Размножение и развитие рыб Берингова моря // Известия Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 72. С. 166–224.

*Орлов А.М., Токранов А.М.,* 2014. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов желтоперой, четырехбугорчатой, сахалинской и колючей камбал в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вестник Астраханского государственного технического Университета. Серия: рыбное хозяйство. № 3. С. 29–51.

*Токранов А.М., Заварина С.В.,* 1991. Динамика размерно-возрастной структуры желтобрюхой морской камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas на западнокамчатском шельфе // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана. Тезисы докладов Всесоюз. конф. Владивосток: ТИНРО. С. 142–144.

*Перцева-Остроумова Т.А.,* 1955. Определительные таблицы пелагической икры рыб для зал. Петра Великого // Известия Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 43. 135 с.

*Перцева-Остроумова Т.А.,* 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал // Монография. М.: Изд-во АН СССР. 486 с.

*Фадеев Н.С.,* 1965. Сравнительный очерк биологии камбал юго-восточной части Берингова моря и состояние их запасов // Труды ВНИРО – Известия Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 58, 53. С. 121–138.

*Фадеев Н.С.,* 1971. Биология и промысел тихоокеанских камбал. Владивосток: Дальиздат. 98 с.

*Фадеев Н.С.,* 1986. Палтусы и камбалы // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 187–201.

*Фадеев Н.С.,* 1987. Северотихоокеанские камбалы. М.: Агропромиздат. 175 с.

*Фадеев Н.С.,* 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с.

*Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин А.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В.,* 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 204 с.

*Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В.,* 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 197 с.

*Черняев Ж.А.,* 1962. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 2. Вып. 3. С. 457–462.

*Четвергов А.В.,* 2002. Половое созревание западнокамчатских камбал. // Известия Тихоокеанского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 130. С. 940–953.

*Четвергов А.В., Архандеев М.В., Ильинский Е.Н.,* 2000. Состав, распределение и состояние запасов донных рыб у Западной Камчатки в 2000 г. // Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Вып. IV. С. 227–257.

*Matta M.E.,* 2012. Alaska plaice (*Pleuronectes quadrituberculatus*) // Resource Ecology and Fisheries Management Division, Alaska Fisheries Science Center, Seattle. 5 p.

*Matarese A.C., Kendall A.W., Jr., Blood D.M., Vinter B.M.,* 1989. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific fishes. NOAA Tech. Rep. NMFS 80. 652 p.

*Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.,* 2002. Fishes of Alaska // American Fisheries Society. Bethesda, Maryland. 1037 p.

NPFMC, 2015. Groundfish Species Profiles // NPFMC under NOAA Award. Anchorage. 60 p.

*Kramer D.E. Barss W.H., Paust B.C., Bracken B.E.,* 1995. Guide to northeast Pacific flatfishes // Marine Advisory Bulletin. № 47. 104 p.

*Zhang C., Wilderbuer T.K., Walter G.E.,* 1998. Biological Characteristics and Fishery Assessment of Alaska Plaice, *Pleuronectes quadrituberculatus*, in the Eastern Bering Sea // Marine Fisheries Review. V. 60 (4). P. 16–27.

# SOME DATA ON THE TIMING OF SPAWNING AND EMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE ALASKA PLAICE, *PLEURONECTES QUADRITUBERCULATUS* (PLEURONECTIDAE), IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

**Ravil R. Yusupov[1, *], Ruslan R. Yusupov[1]**

[1]*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Portovaya st., 18, Magadan, 685000 Russia*

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

Results of a study of the morphometric parameters of the eggs and pre-larvae of the Alaska plaice, *Pleuronectes quadrituberculatus*, in the northern part of the Sea of Okhotsk are presented. Incubation of eggs of the species from natural spawning collected in June 2021 was carried out. The diameter of yellow-bellied flounder eggs ranges from 1.60 to 1.93 mm (on average, 1.75 mm). The results of our research in the northern part of the Sea of Okhotsk briefly supplement the information available in the literature on the parameters of caviar and the morphology of Alaska plaice pre-larvae. The total length (*TL*) of newly hatched *P. quadrituberculatus* pre-larvae is equal to 6.48 mm with fluctuations of 5.70–7.25 mm. The general morphology of embryos and pre-larvae of the Alaska plaice coincide with the descriptions available in the literature. At the same time, in those described by us, along with the pigmentation of the body with black melanophores, yellow pigment cells are developed. The pre-larvae of the Alaska plaice in the studied area differ from their peers in other areas by their large size and a differentiated digestive tract. First live pictures of embryos and pre-larvae of *P. quadrituberculatus* are given. An analysis of the development of Alaska plaice eggs suggests that, in the northern part of the Sea of Okhotsk, mass spawning of the species occurs in April to early May.

*Keywords:* reproduction, embryo, *Pleuronectes quadrituberculatus*, pre-larva, northwestern Pacific

**EDN:** FXNMRC
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1127–1135*

*УДК 591.53:597.6*

# ГРЕБЕНЧАТЫЙ ТРИТОН (*TRITURUS CRISTATUS* LAURENTI 1768, CAUDATA, SALAMANDRIDAE) У ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

**© 2022 г. Д. Л. Берзин[a], *, В. Л. Вершинин[a, b]**

[a] *Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144 Россия*

[b] *Уральский федеральный университет имени Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, 620002 Россия*

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

Поступила в редакцию 10.11.2021 г.
После доработки 12.03.2022 г.
Принята к публикации 06.04.2022 г.

Приведены анализ информации о распространении *Triturus cristatus* на восточном макросклоне Урала (Южный и Средний Урал) и актуальные сведения по исследованным популяциям. На основании мечения с повторными отловами впервые оценены численность репродуктивного ядра, соотношение полов, также изучена морфологическая специфика. С позиций оценки физико-химических особенностей среды местообитаний обсуждаются возможные лимитирующие факторы (термо- и влагообеспеченность, геохимические особенности, континентальность, наличие карстовых полостей, расселение инвазивных видов), оказывающие влияние на распространение и численность гребенчатого тритона на северо-восточной границе ареала.

*Ключевые слова:* распространение, численность, Красная книга, гидрохимия, морфологическая специфика

**DOI:** 10.31857/S0044513422080037

Гребенчатый тритон – преимущественно европейский вид. На территории России распространен в центральных областях европейской части (где проходит северная граница его ареала). Восточный предел его распространения включает западный макросклон Уральских гор. В Пермском крае встречается в основном в средней и южной частях (Чащин, Соловьева, 1969), самая северная находка сделана в окрестностях г. Соликамск (Хазиева, Болотников, 1972). Несмотря на то, что *T. cristatus* имеет в Международной Красной книге статус LC – вид, вызывающий наименьшее опасение с точки зрения снижения численности популяций (Arntzen et al., 2009), он внесен в Красные книги Латвии, Литвы, Эстонии. На границе ареала вид находится под угрозой исчезновения и, безусловно, заслуживает охраны (Terhivuo, Mannerkoski, 2010). Установлено, что численность гребенчатого тритона в Европе повсеместно снижается (Denoël, 2012). В России включен в региональные Красные книги: Архангельской, Брянской, Вологодской, Ивановской, Курской, Ленинградской, Липецкой, Московской, Тамбовской, Тверской, Ульяновской, Челябинской, Свердловской и Курганской областей, города Москвы и Санкт-Петербурга, Республик Башкортостан, Карелии, Татарстана, Чувашии. Считается, что на восточном склоне Урала граница ареала проходит в Южном Зауралье через Челябинскую и Курганскую области, где он очень редок (Кузьмин, 2012). Отрицательное влияние на распространение гребенчатого тритона оказывают уничтожение лесов, урбанизация, загрязнение пестицидами, расчистка прудов (Шарыгин, Ушаков, 1979; Мантейфель, Бастаков, 1989; Лада, Соколов, 1995; Кузьмин, 2012). При антропогенной трансформации местообитаний вымирает быстрее других видов синтопичных амфибий, в связи с высокой чувствительностью к качеству гидрохимических параметров (Кузьмин, 2012). Наличие рыб в нерестовых прудах и нарушение обмена между отдельными метапопуляциями гребенчатого тритона могут представлять опасность для воспроизводства вида (Vuorio et al., 2016). Значительное влияние на распространение и численность *T. cristatus* оказывает появление такого инвазивного вида как ротан (*Perccottus glenii* (Dybowski 1877)) (Решетников, 2003).

В 1996 г. *T. cristatus* был внесен в Красную книгу Среднего Урала – III категория. Редкий, малочисленный вид на периферии ареала. В Красной книге Свердловской области (Вершинин, Берзин, 2018) статус гребенчатого тритона – II категория.

Информация о наличии *T. cristatus* за пределами европейской части ареала нуждается в широкой ревизии. Исследования по уточнению статуса и распространения гребенчатого тритона показали, что наличие вида в Полевском и Сысертском районах Свердловской обл. (Топоркова, 1973), также как информация по ряду местонахождений в Челябинской обл. (Лагунов и др., 2006; Перепелкин, 2016; Вандышев, 2019; Гашек, Красуцкий, 2020), к сожалению, не получили фактического подтверждения. Не исключены ошибки в ряде сообщений (Перепелкин, 2016), возможно также, что с момента проведения наблюдений *T. cristatus* в этих районах, произошли изменения ареала. Вместе с тем имеются отдельные публикации о находках, подтверждающих существование ряда популяций гребенчатого тритона на территории Красноуфимского р-на Свердловской обл. (Ищенко, 2018; Поляков и др., 2018). Для сохранения вида и уточнения статуса *T. cristatus* на территориях, где он обладает охранным статусом, а также на границе ареала необходимы данные о численности и популяционной структуре. Настоящее исследование выполнено с целью изучить специфику популяций и получить представление о статусе гребенчатого тритона на восточной границе его распространения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на восточной периферии ареала гребенчатого тритона в местообитаниях, расположенных на территории северо-западной части Нязепетровского р-на, с. Шемаха Челябинской обл. (56°15′2.58″ с.ш., 59°16′36.18″ в.д.; $h$ = = 257 м), а также в юго-западной части Красноуфимского р-на Свердловской обл., дер. Большое Кошаево (56°50′26.33″ с.ш., 57°33′13.68″ в.д.; $h$ = = 239 м) и дер. Верхняя Ирга (56°48′13″ с.ш., 57°34′57.30″ в.д.; $h$ = 245 м). Сбор материала проведен в весенне-летний период 2016–2021 гг. Общее число изученных животных 383 экз. (взрослых 253, неполовозрелых 23, сеголетков 13, личинок 94). Весенние тотальные отловы животных выполнены с помощью водного сачка “слепым тралением”, в летний период сеголеток отлавливали вручную.

Проведены основные стандартные для хвостатых земноводных промеров тела (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977). Морфометрия произведена с помощью цифрового штангенциркуля Kraftool (Германия) с ценой деления 0.01 мм. Также отмечали стадию развития, пол и наличие внешних морфологических аномалий, которые определены в соответствии с современными классификациями (Вершинин, 2015; Henle et al., 2017). Сравнение частот аномалий выполнено с использованием критерия $\chi^2$ (с поправкой Йейтса).

Учеты численности взрослых особей гребенчатого тритона (2018 и 2019 гг.) проводились с применением массовой метки (ампутация одного пальца целиком или частично) с повторными отловами в весенний период в водную фазу жизненного цикла. У хвостатых земноводных данная метка отчетливо заметна в течение 2–3 мес. (регенерация после мечения длится более 6 мес.) (Griffith, 1984). После мечения животных выпускали в местообитании, где они были отловлены. Численность половозрелых особей рассчитывали с помощью формулы Петерсена–Линкольна (Petersen, 1896) в модификации Бейли (Bailey, 1951):

$$N = r(n+1)/(m+1),$$

где $r$ – число животных, пойманных, помеченных и выпущенных в первый день; $n$ – число животных, пойманных во второй день; $m$ – общее число меченых животных, пойманных во второй день.

Для корректной оценки численности использовали формулу стандартной ошибки по Бэйли:

$$SE = [r^2(n+1)(n-m)/((m+1)^2(m+2))]^{1/2}.$$

Изучение химического состава нерестовых водоемов гребенчатого тритона выполнены в лаборатории инженерно-экологических испытаний ООО “АкваСолум”. Для оценки состояния водоемов использовали следующие показатели: общая минерализация, pH, химическое потребление кислорода (ХПК).

Статистическая обработка проведена с использованием прикладных статистических пакетов Microsoft Excel и Statistica for Windows 7.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проверка сведений по распространению гребенчатого тритона на Среднем Урале показала, что вид присутствует на западном макросклоне в Красноуфимском р-не Свердловской обл., где он отмечен в двух местообитаниях, а также в Челябинской обл. у границы со Свердловской обл. (рис. 1).

Анализ литературы показал, что за последние 20 лет, вследствие перекрестного цитирования старых источников, год от года тиражировалось значительное число непроверенных, ошибочных и неактуализированных сведений о распространении гребенчатого тритона на Восточном мак-

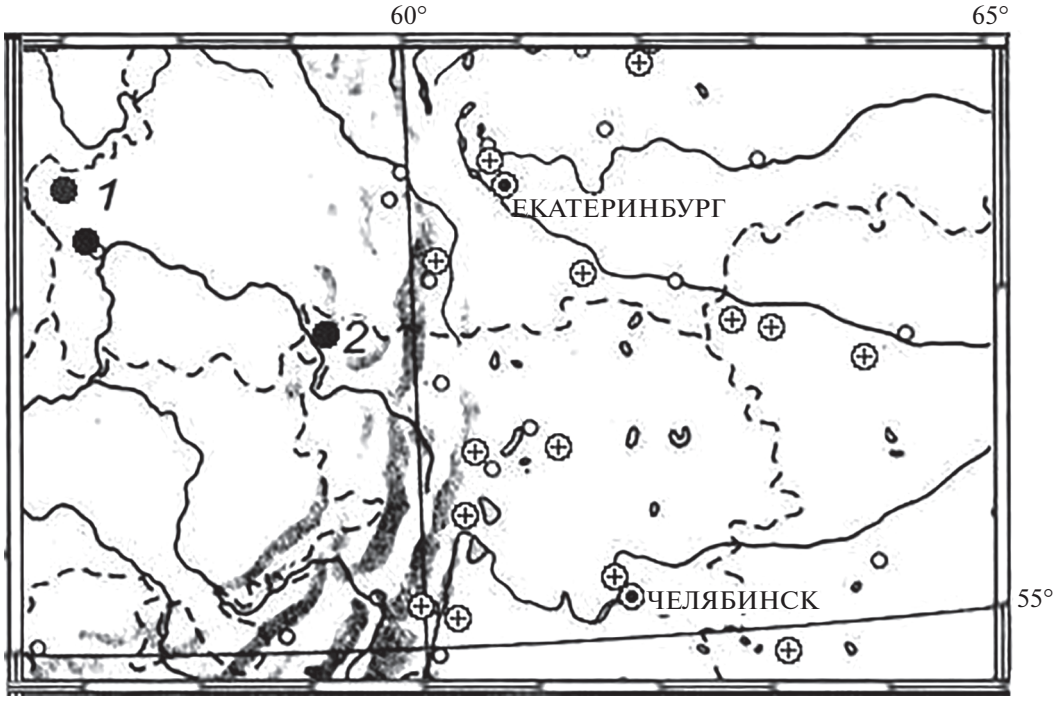


**Рис. 1.** Распространение гребенчатого тритона на северо-восточной границе ареала: *1* – Свердловская обл., Красноуфимский р-н, дер. Большое Кошаево; *2* – Челябинская обл., Нязепетровский р-н, с. Шемаха. Темные кружки – места находок, актуализированные фактическими данными (коллекционными материалами); светлые кружки с крестом – не подтвержденные фактическим материалом точки, указанные в литературных источниках.

росклоне Урала. Использование опросных данных о распространении *T. cristatus* – еще одна причина появления недостоверной информации из-за ошибочного определения вида респондентами, принимающими самцов обыкновенного тритона за самцов гребенчатого. К настоящему времени сведения обо всех точках, расположенных восточнее 57°–59° в.д., не подтверждены никакими фактическими материальными свидетельствами (коллекционные сборы личинок, сеголетков, половозрелых особей или их фотографии) и не могут быть рассмотрены как актуальные современные данные (рис. 1). Так, ряд местообитаний, приводимых со ссылкой на данные из публикации Сабанеева (1874), не представляют иной ценности, кроме исторической. В целом, из 16 приводимых рядом авторов (Кузьмин, 2012; Чибилев, 2003, 2005; Вершинин, 2007; Литвинчук, Боркин, 2009) точек подтверждены фактическим материалом по половозрелым особям лишь две из них (район Нижне-Иргинской дубравы – 114 экз., г. Красноуфимск – 1 экз.). Также обнаружена одна новая точка на северо-западе Челябинской обл. (139 экз.).

Нерестовые водоемы в Свердловской обл. расположены в лесостепной зоне на окраинах деревень Большое Кошаево и Верхняя Ирга, вдоль русла р. Иргина. Из других позвоночных в водоемах присутствуют серебряный карась (*Carassius gibelio* (Bloch 1782)), травяная лягушка (*Rana temporaria* (L. 1758)), остромордая лягушка (*Rana arvalis* (Nilsson 1842)) и обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris* (L. 1758)). Местообитание представляет собой серию карстовых воронок, часть из которых заселена рыбами – *P. glenii* и *C. gibelio*. Все пруды умеренно заросли водной растительностью. В Свердловской обл. гребенчатый тритон встречается в водоемах со слабощелочным pH и умеренной минерализацией (табл. 1).

В Челябинской обл. *T. cristatus* обитает в пруду склонового типа (водоем, который сооружают в балках и верховьях долин, характеризуется большой глубиной) (Житин, Парахневич, 2003) техногенного происхождения, который располагается в 5 м от проселочной дороги в пойме р. Шемаха. Из других амфибий встречается *R. arvalis*. Почва в водоеме глинистая, торфяная. Воды эвтрофные, довольно минерализованные со слабощелочным pH (табл. 1). Не исключено загрязнение бытовыми отходами, поскольку пруд примыкает к малоэтажной застройке и часто посещается сельскохозяйственными животными. Водоем заполнен обильной водной растительностью, среди которой встречаются ряска трехдольная (*Lemna trisulca* (L. 1753)), ряска малая (*Lemna minor* (L. 1753)), пузырчатка (*Utricularia vulgaris* (L. 1753)).

**Таблица 1.** Физические и гидрохимические параметры нерестовых водоемов

| Область | $t°$, С | pH | ХПК, мг/л | Минерализация, мг/л | Макс. глубина, м | Площадь водного зеркала, м$^2$ | Происхождение |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Челябинская ($n$ = 5) | 18.6 ± 1.2<br>15.0–22.0 | 7.3 ± 0.2<br>7.0–7.8 | 22.3 ± 3.8<br>13.2–34.8 | 375.6 ± 148.3<br>132.0–960.0 | 1.8 | 1522.0 | Техногенное |
| Свердловская ($n$ = 5) | 16.0 ± 1.1<br>13.0–18.0 | 7.6 ± 0.2<br>7.1–7.9 | 13.2 ± 4.4<br>5.6–25.2 | 186.3 ± 50.9<br>90.0–330.0 | 4.0 | 472.0 | Карстовое |

Примечания. $n$ – количество проб, ХПК – химическое потребление кислорода. Для характеристик водной среды: верхняя строка – среднее ± ошибка среднего, нижняя строка – пределы.

**Таблица 2.** Численность *T. cristatus* в исследуемых популяциях

| Область | Взрослые, шт. | Личинки, шт. | Наличие других позвоночных |
|---|---|---|---|
| Челябинская (Водоем 1) | 187 ± 103<br>(2018 г.) | 873 ± 292<br>(2017 г.) | *R. arvalis* |
| Свердловская (Водоем 1) | 42 ± 21<br>(2019 г.) | Нет данных | *C. gibelio*,<br>*P. glenii*,<br>*R. temporaria*,<br>*L. vulgaris*,<br>*R. arvalis* |
| Свердловская (Водоем 2) | 49 ± 19<br>(2019 г.) | Нет данных | *R. temporaria*,<br>*R. arvalis*,<br>*L. vulgaris* |

По берегам и на поверхности воды встречаются куртины сфагнума (*Sphagnum* sp.).

Рядом находится обширный заболоченный участок (протяженностью свыше 1000 м), где также был отмечен гребенчатый тритон.

Во многих частях ареала распространение гребенчатого тритона носит мозаичный характер. Так, в Челябинской обл. из 10 обследованных водоемов, расположенных на прилегающих к месту находки территориях, *T. cristatus* обнаружен в одном, а в Свердловской обл. – в четырех водоемах из 25 обследованных. Для двух из исследованных нерестовых прудов впервые для Уральского региона получены данные по численности репродуктивного ядра популяций (табл. 2).

Установлено, что в обследованном местообитании в Челябинской обл. численность гребенчатого тритона в 3.5 раза выше, чем в Свердловской. Отмеченные различия могут быть обусловлены как физическими (различия в температурном режиме), так и биотическими (кормообеспеченность, наличие хищных рыб) причинами.

На распространение и численность *T. cristatus* значительное влияние оказывает наличие ротана, негативно воздействующего на численность, в первую очередь, хвостатых амфибий (Решетников, 2003). Согласно информации, полученной от жителей дер. Большое Кошаево, с 1992 по 2019 гг. произошло расселение ротана по 20 близлежащим водоемам, которое привело к исчезновению гребенчатого тритона из данных местообитаний. Проведенные годом позже отловы показали элиминацию гребенчатого и обыкновенного тритонов в результате инвазии ротана при слиянии карстовых воронок в период весеннего паводка 2021 г.

Вода в техногенном пруду Челябинской обл. хорошо прогревается. Высокая минерализация воды способствует развитию водной растительности и большого числа водных беспозвоночных как потенциальных пищевых объектов (табл. 1). Эти факторы обусловливают успешное обитание и воспроизводство *T. cristatus* в условиях резко-континентального климата Среднего Урала.

Установлено, что соотношение полов в репродуктивном ядре популяции незначительно сдвинуто в сторону преобладания самок (в Свердловской обл. – 58%, в Челябинской – 51%). Анализ основных морфологических признаков гребенчатого тритона на восточной границе распространения (табл. 3, рис. 2) показал, что в целом самки в сравнении с самцами имеют значимо бóльшую длину тела (более чем на 5 мм) ($F_{(1, 250)}$ = 44.294, $p$ = 0.00001), абсолютный размер головы ($F_{(1, 250)}$ =

**Таблица 3.** Морфологические признаки *T. cristatus*

| Область | L, мм<br>lim | Lc, мм<br>lim | Lcd, мм<br>lim | L-Lc/Lc<br>Lim | L/Lcd<br>lim | Pa/Pp<br>lim | Пол | *N* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Челябинская | 63.9 ± 0.7<br>49.8–73.9 | 13.1 ± 0.1<br>11.2–15.2 | 55.4 ± 0.7<br>43.2–61.9 | 3.9 ± 0.04<br>2.8–4.6 | 1.2 ± 0.01<br>0.9–1.4 | 1.0 ± 0.2<br>0.8–1.2 | Самцы | 67 |
| | 68.3 ± 0.7<br>56.1–81.3 | 13.5 ± 0.1<br>11.4–15.8 | 62.3 ± 0.7<br>40.0–83.0 | 4.1 ± 0.04<br>3.1–4.8 | 1.1 ± 0.01<br>0.8–1.4 | 1.0 ± 0.1<br>0.8–1.3 | Самки | 72 |
| | 30.3 ± 0.5<br>28.1–33.1 | 8.2 ± 0.1<br>7.8–8.9 | 23.5 ± 0.4<br>21.7–25.9 | 2.7 ± 0.0<br>2.6–2.9 | 1.3 ± 0.0<br>1.2–1.4 | 1 ± 0.0<br>0.9–1.1 | Сеголетки | 10 |
| | 45.8 ± 1.1<br>43.4–55.5 | 11.0 ± 0.1<br>9.9–11.6 | 41.6 ± 0.9<br>37.0–49.7 | 3.2 ± 0.1<br>2.9–3.8 | 1.1 ± 0.0<br>1.0–1.2 | 1.0 ± 0.0<br>0.8–1.1 | Субад. | 16 |
| Свердловская | 61.7 ± 0.9<br>49.1–73.2 | 12.9 ± 0.1<br>11.3–15.1 | 52.8 ± 0.9<br>44.5–60.1 | 3.8 ± 0.05<br>3.0–4.3 | 1.2 ± 0.01<br>1.0–1.3 | 1.4 ± 0.2<br>0.9–1.0 | Самцы | 47 |
| | 67.5 ± 0.7<br>48.0–86.1 | 13.6 ± 0.1<br>11.4–18.8 | 58.9 ± 0.7<br>41.5–77.0 | 4.0 ± 0.04<br>2.2–4.6 | 1.2 ± 0.01<br>1.0–1.5 | 1.0 ± 0.2<br>0.8–1.1 | Самки | 67 |
| | 34.7 ± 0.1<br>34.5–34.9 | 9.1 ± 0.1<br>9.0–9.2 | 31.5 ± 2.1<br>28.6–34.6 | 2.8 ± 0.0<br>2.8–2.9 | 1.1 ± 0.1<br>1.0–1.2 | 1.1 ± 0.1<br>1.0–1.2 | Сеголетки | 3 |
| | 37.9 ± 1.7<br>33.0–42.4 | 9.9 ± 0.4<br>8.8–11.0 | 34.0 ± 1.8<br>28.5–39.6 | 2.8 ± 0.1<br>2.5–3.1 | 1.1 ± 0.0<br>1.0–1.2 | 1.0 ± 0.0<br>0.9–1.1 | Субад. | 7 |

Примечания. Для каждого показателя: верхняя строка – среднее ± ошибка среднего, нижняя строка – пределы.

= 16.476, $p$ = 0.00007) и длину хвоста (на 6 мм больше) ($F_{(1, 249)}$ = 69.923, $p$ = 0.00001). Соответственно, отмечены межполовые различия по относительному размеру головы ($F_{(1, 250)}$ = 20.831, $p$ = 0.00001) и относительной дине хвоста ($F_{(1, 249)}$ = = 7.9432, $p$ = 0.05).

Длина тела сеголетков значимо ($F_{(1, 11)}$ = 28.312, $p$ = 0.00024) больше в Свердловской обл. Также больше длина головы ($F_{(1, 11)}$ = 20.558, $p$ = 0.00085), хвоста ($F_{(1, 11)}$ = 48.016, $p$ = 0.00002) и относительная длина хвоста ($F_{(1, 11)}$ = 19.492, $p$ = 0.00104).

Неполовозрелые животные существенно ($F_{(1, 21)}$ = = 16.028, $p$ = 0.00064) крупнее в популяции из Челябинской обл. – на 8 мм. Соответственно, больше ($F_{(1, 21)}$ = 17.931, $p$ = 0.0004) абсолютная длина хвоста, головы ($F_{(1, 21)}$ = 12.817, $p$ = 0.002), но не их соответствующие индексы.

Абсолютные размеры животных исследованных популяций (и пределы их изменчивости) в целом сходны с таковыми в других частях ареала вида (табл. 4). Как правило, длина тела самок *T. cristatus* превышает длину тела самцов. Крупные размеры тела самок положительно связаны с плодовитостью, что характерно для большинства видов земноводных. Установленные различия в пропорциях тела самцов и самок следует связывать с их идентификационным значением для половозрелых животных в период размножения (табл. 3, рис. 2). Межпопуляционных различий по основным морфометрическим показателям взрослых животных не выявлено.

Необычными для изученных популяций оказались высокая частота и широкий спектр морфологических отклонений, которые отличаются от сведений для северо-запада России (7.5% ($n$ = 40) и три варианта аномалий у половозрелых животных) (Литвинчук, 2014). Встречаемость аномалий выше в популяции Свердловской обл. по сравнению с Челябинской, как у сеголетков – 66.7 против 38.5%, так и у взрослых – 43.2 против 16.3% ($\chi^2$ = 9.42, $p$ = 0.002) соответственно. Причем, если в Челябинской обл. частота аномалий у самцов (15.3%) и самок (13.4%) значимо не различается ($\chi^2$ = 0.00, $p$ = 0.945), то в Свердловской обл. встречаемость аномалий у самцов (46.8%) существенно ($\chi^2$ = 5.54, $p$ = 0.02) выше, чем у самок (23.9%). У взрослых животных в целом спектр включает 11 вариантов отклонений: эктродактилия, синдактилия, схизодактилия, олигодактилия, полидактилия, эктромелия, анофтальмия, пигментные отклонения, новообразования, утолщения костей конечностей, аномалии плавательной складки (10 вариантов в Челябинской обл. и 11 – в Свердловской). Преобладают аномалии дистальных частей конечностей: эктро-, схизо- и синдактилия. Возможно, значительная доля отклонений связана с тем, что исследованные популяции являются пределом распространения гребенчатого тритона на северо-востоке, где условия

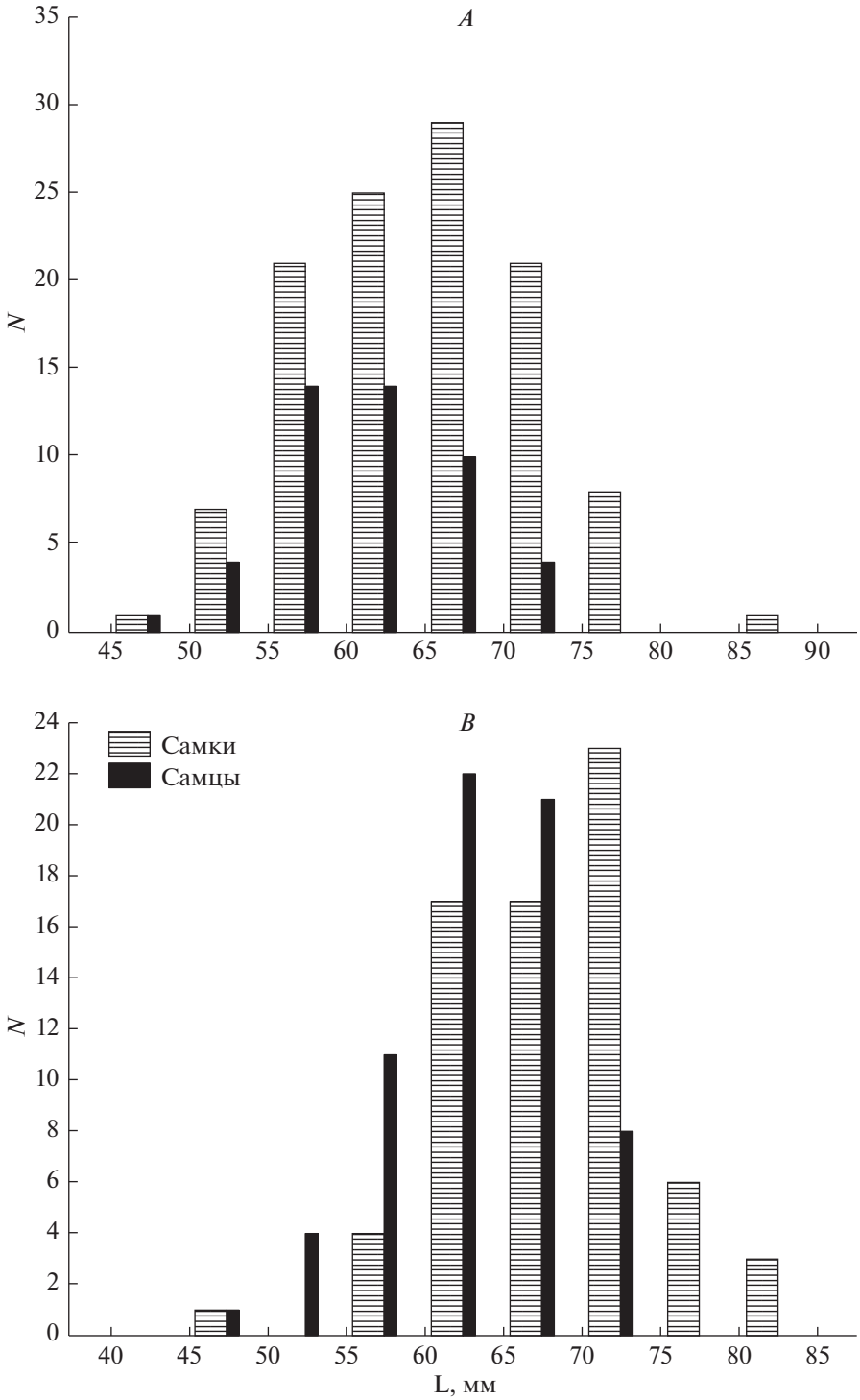


**Рис. 2.** Распределение по длине тела половозрелых особей: *A* – Свердловская обл., *B* – Челябинская обл.

обитания далеки от оптимальных для этого центральноевропейского вида. Более высокая частота отклонений в популяции Свердловской обл., вероятно, объясняется ее более северным положением, а также синтопическим обитанием тритонов с рыбами (Литвинчук, 2014) в период размножения.

В условиях Уральской горной страны с запада на восток происходит нарастание континентальности климата, выражающееся в снижении термо- и влагообеспеченности. Так, восточный макросклон Урала имеет низкий гидротермический коэффициент – 1.26 против 1.5–1.6 на западном (Дьяченко, 1997).

**Таблица 4.** Морфологические показатели *T. cristatus* для других частей ареала

| Место исследований | Пол | L, мм | Lcd, мм | L/Lcd, мм | Pa/Pp | Автор |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Западные Балканы | Самцы | Нет данных | Нет данных | Нет данных | Нет данных | Furtula et al., 2008 |
| | Самки | 60.1–80.7 | | | | |
| Франция | Самцы | 64.8<br>62.3–67.0 | Нет данных | Нет данных | Нет данных | Arntzen, 2000 |
| | Самки | 73.9<br>71.2–76.5 | | | | |
| Норвегия | Самцы | 67.3<br>64.8–69.8 | Нет данных | Нет данных | Нет данных | Arntzen, 2000 |
| | Самки | 59.3<br>56.8–61.7 | | | | |
| Россия и сопредельные страны | Самцы | 59.8 ± 5.6<br>47.0–77.0 | 50.4 ± 4.6<br>37.0–67.0 | 1.19 ± 0.08<br>0.97–1.56 | 0.96 ± 0.07<br>0.73–1.26 | Литвинчук, Боркин, 2009 |
| | Самки | 65.1 ± 6.7<br>50.0–89.8 | 57.0 ± 5.5<br>43.2–80.0 | 1.14 ± 0.06<br>0.96–1.44 | 0.98 ± 0.06<br>0.82–1.26 | |

Распространение гребенчатого тритона на восточной границе ареала зависит от сочетания комплекса благоприятствующих и лимитирующих факторов. К благоприятным факторам можно отнести наличие достаточно глубоких (более 2 м) приемлемых для нереста водоемов, щелочное pH среды, наличие водной растительности, мест для зимовки в виде карстовых полостей с устойчивыми положительными зимними температурами. Лимитирующими факторами являются: континентальность климата, присутствие в нерестовых водоемах хищных рыб, в первую очередь ротана, антропогенная трансформация местообитаний (Петровский, 2021).

*T. cristatus* на Среднем Урале редок и исходно распространен мозаично (Литвинчук, Боркин, 2009; Вершинин, Берзин, 2018) в связи с физико-географическими особенностями территории. В настоящее время наблюдается сокращение ареала *T. cristatus*, связанное с расселением инвазивного вида – *P. glehni*, а также нарастающей деградацией состояния среды.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000082-0, а также частично поддержана программой 211 Правительства Российской Федерации, соглашение № 02.A03.21.0006.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г.,* 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 414 с.

*Вандышев Д.И.*, 2019. Хвостатые амфибии водоемов города Челябинска: исследование сокращения их численности // Проба пера. Сборник тезисов докл. школьников – участников XXVI Междунар. науч. конф. “Ломоносов – 2019”. Севастополь. С. 27–30.

*Вершинин В.Л.*, 2007. Амфибии и рептилии Урала. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН. 170 с.

*Вершинин В.Л.,* 2015. Основы методологии и методы исследования аномалий и патологий амфибий. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 80 с.

*Вершинин В.Л., Берзин Д.Л.,* 2018. Гребенчатый тритон *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) // Красная книга Свердловской области: Животные. Растения. Грибы. Екатеринбург; Воронеж: Мир. С. 100.

*Гашек В.А., Красуцкий Б.В.,* 2020. Регистрации редких видов амфибий и рептилий в Челябинской области // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 48–50.

*Дьяченко А.П.,* 1997. Флора листостебельных мхов Урала. Ч. 1. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. ун-та. 264 с.

*Житин Ю.Е., Парахневич Т.М.*, 2003. Ландшафтоведение: Учебное пособие. Воронеж: Воронежский государственный аграрный университет. 218 с.

*Ищенко В.Г.,* 2018. К распространению земноводных и пресмыкающихся в Свердловской области // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 72–74.

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

*Лагунов А.В., Вейсберг Е.И., Захаров В.Д., Куликов П.В., Чичков Б.М.*, 2006. Особо охраняемые природные территории лесостепной зоны Челябинской области // Степи и лесостепи Зауралья: Материалы к исследованиям. Челябинск: Изд-во "Крокус". С. 97–131.

*Лада Г.А., Соколов А.С.,* 1995. Редкие земноводные Центрального Черноземья // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. Материалы Рос.-Укр. науч. конф. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 231–232.

*Литвинчук С.Н.,* 2014. Аномалии у двух видов тритонов на северо-западе России: сравнительный анализ // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды. Материалы междунар. школы-конф. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. С. 127–135.

*Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я.,* 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. Спб.: Европейский Дом. 592 с.

*Мантейфель Ю.Б., Бастаков В.А.,* 1989. Земноводные заказника "Глубокое озеро": численность и особенности поведения // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М. С. 70–80.

*Перепелкин О.Н.,* 2016. Находки гребенчатого тритона и сибирского углозуба в Кусинском районе Челябинской области // Актуальные вопросы современного естествознания Южного Урала. Челябинск. С. 152–156.

*Петровский А.Б.,* 2021. Современное состояние амфибий на территории "старой" Москвы // Вопросы герпетологии. Прогр. и тез. докл. VIII съезда Герпетол. общества им. А.Н. Никольского "Современные герпетологические исследования Евразии". М. С. 22–23.

*Поляков В.Е., Гурин А.Е., Ерёменко И.Н.,* 2018. Новые регистрации охраняемых видов амфибий и рептилий в Свердловской области // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 75–77.

*Решетников А.Н.*, 2003. Влияние ротана *Perccottus glenii* на амфибий в малых водоемах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.

*Сабанеев Л.П.,* 1874. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М. 183 с.

*Терентьев П.В., Чернов С.А.,* 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.

*Топоркова Л.Я.,* 1973. Амфибии и рептилии Урала // Фауна европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск. С. 84–117.

*Хазиева С.М., Болотников А.М.,* 1972. Земноводные Пермской области // Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Т. 107. С. 54–61.

*Чащин С.П., Соловьева Н.С.,* 1969. Пресмыкающиеся, земноводные и рыбы Пермской области // Календарь-справочник Пермской области на 1970 г. Пермь. С. 176–180.

*Чибилев Е.А.,* 2003. Батрахо- и герпетофауна города Челябинска и окрестностей // Животные в антропогенном ландшафте. Материалы 1 Междунар. науч.-практ. конф. Астрахань: Изд-во Астраханского гос. ун-та. С. 73–76.

*Чибилев Е.А.,* 2005. Данные по герпетофауне Челябинской области с учетом находок сезона 2005 года (с картами распространения). http://www.steppe.ru/article-topic-3.html

*Шарыгин С.А., Ушаков В.А.,* 1979. Амфибии и рептилии в крупных городах // Эколого-фаунистические исследования в нечерноземной зоне РСФСР. Саранск. Вып. 2. С. 83–96.

*Arntzen J.W.,* 2000. A Growth Curve for the Newt *Triturus Cristatus* // Journal of Herpetology. V. 34. № 2. P. 227–232.

*Arntzen J.W., Kuzmin S., Jehle R., Beebee T., Tarkhnishvili D., Ishchenko V., Ananjeva N., Orlov N., Tuniyev B., Denoël M., Nyström P., Anthony B., Schmidt B., Ogrodowczyk A.,* 2009. *Triturus cristatus* // IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. – Short citation: Jan Willem Arntzen et al.: e.T22212A9365894. Дата обновления: 07.12.2021. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T22212A9365894

*Bailey N.T.J.,* 1951. On estimating the size of mobile populations from recapture data // Biometrika. V. 38. P. 293–306.

*Denoël M.,* 2012. Newt decline in Western Europe: highlights from relative distribution changes within guilds // Biodiversity and Conservation. V. 21. № 11. P. 2887–2898.

*Furtula. M., Ivanović. A., Džukić. G., Kalezić. M. L.*, 2008. Egg size variation in crested newts from the western Balkans (Caudata, Salamandridae, *Triturus cristatus* superspecies) // Zoological Studies. V. 47. № 5. P. 585–590.

*Griffith R.A.,* 1984. Seasonal behaviour and intrahabitat movements in an urban population of a Smooth newts, *Triturus vulgaris* (Amphibia: Salamandridae) // Journal of Zoology. V. 5. № 2. P. 241–251.

*Henle K., Dubois A., Vershinin V.,* 2017. Commented glossary, terminology, and synonymies of anomalies in natural populations of amphibians // Mertensiella. V. 25. P. 9–48.

*Petersen C.G.J.,* 1896. The yearly immigration of young plaice into Limfjord from the German sea // Report Biological station. V. 6. P. 1–48.

*Terhivuo J., Mannerkoski I.,* 2010. Reptiles and amphibians // The 2010 Red List of Finnish Species / Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A. & Mannerkoski I. (eds). Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki. P. 332–335.

*Vuorio V., Reunanen P., Tikkanen O.P.,* 2016. Spatial Context of Breeding Ponds and Forest Management Affect the Distribution and Population Dynamics of the Great Crested Newt // Annales Zoologici Fennici. V. 53. № 1/2. P. 19–34.

# THE GREAT CRESTED NEWT, *TRITURUS CRISTATUS* LAURENTI 1768 (CAUDATA, SALAMANDRIDAE), NEAR THE EASTERN LIMIT OF ITS DISTIBUTION AREA IN THE MIDDLE URALS

**D. L. Berzin[1, *], V. L. Vershinin[1, 2]**

[1]*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia*
[2]*Ural Federal University, Yekaterinburg, 620026 Russia*
**e-mail: berzin_dl@ipae.uran.ru*

Updated information on the distribution and studied populations of *T. cristatus* on the eastern macro-slope of the Urals (Middle and South Urals) is provides. Based on tagging with recapture, the numbers of the reproductive part of the populations, the sex ratio, and the morphological specificity are estimated for the first time. From the standpoint of assessing the physicochemical features of the habitat environment, possible limiting factors (thermal and moisture availability, geochemical characteristics, climate continentality, the presence of natural enemies and invasive species) that affect the distribution and abundance of the Great crested newt near the northeastern range limit are discussed.

*Keywords:* distribution, numbers, Red Data Book, water chemistry, morphological specificity

**EDN:** ZWTPXO
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1136–1139*

*УДК 112.23:591.16*

# РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ПЕРСИДСКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*IRANOLACERTA BRANDTII*, REPTILIA, LACERTIDAE) В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

**© 2022 г. А. А. Кидов[a], *, А. А. Иванов[a], В. О. Ерашкин[a], Т. Э. Кондратова[a]**

[a] *Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, 127550 Россия*

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

Поступила в редакцию 01.11.2021 г.
После доработки 09.12.2021 г.
Принята к публикации 22.12.2021 г.

Персидская ящерица, или ящерица Брандта (*Iranolacerta brandtii*), – узкоареальный малоизученный вид. Сведения о размножении этих ящериц в природе базируются только на результатах вскрытия животных. В статье приведены новые данные о репродуктивной биологии *I. brandtii*, полученные в лабораторных условиях. Шесть взрослых ящериц (три самца и три самки) содержали группой в террариуме. Самки откладывали яйца с 11 марта по 15 января. За этот период самки делали одну кладку (одна самка), две (одна самка) и три (одна самка) кладки яиц, но не более двух кладок за календарный год. Одна кладка содержала от 2 до 4 яиц. Масса кладки составляла 18.0–45.6% от массы тела самки. Яйца имели длину 14.6–17.3 мм, ширину 8.1–10.0 мм, массу 0.59–0.81 г. Инкубация яиц при 27–29°C длилась 67–89 сут. У новорожденных ящериц длина тела 35.2–30.8 мм, длина хвоста 55.1–61.8 мм, масса 0.98–1.10 г. Авторы отмечают, что при небольших размерах взрослых самок у *I. brandtii*, как и у зеленых ящериц из рода *Lacerta*, яйца и новорожденная молодь крупные. При этом плодовитость у этого вида низкая, как у некоторых скальных ящериц из рода *Darevskia*.

*Ключевые слова:* настоящие ящерицы, Передняя Азия, лабораторное размножение, плодовитость

**DOI:** 10.31857/S0044513422100075

Иранские ящерицы (*Iranolacerta* Arnold, Arribas et Carranza 2007) – включающий в себя только 2 вида род узкоареальных переднеазиатских лацертид (Arnold et al., 2007). Персидская ящерица, или ящерица Брандта (*Iranolacerta brandtii* (De Filippi 1863)), – типовой вид рода; имеет дизъюнктивное распространение, представленное двумя фрагментами, – на юге Иранского нагорья (*I. b. brandtii* – северо-восточная Турция, северо-западный Иран, крайний юго-восток Азербайджана) и в Загросе (*I. b. esfahanica* (Nilson, Rastegar-Pouyani, Rastegar-Pouyani et Andrén 2003) – иранская провинция Исфахан) (Nilson et al., 2003). Длительное время персидская ящерица оставалась одним из самых малоизученных представителей семейства (Банников и др., 1977; Bosch, 1996), однако в последние десятилетия были опубликованы новые данные по филогении и филогеографии (Nilson et al., 2003; Arnold et al., 2007; Ahmadzadeh et al., 2013; Rato et al., 2015), кариологии (Olmo et al., 2001), распространению (Šmíd et al., 2014; Avcı et al., 2015; Кидов, 2019), возрастной структуре и росту (Gül et al., 2017) у этого вида. При этом сведения о размножении *I. brandtii* ограничены лишь результатами вскрытия 11 самок, отловленных в провинции Ардебиль (Иран) (Rezazadeh et al., 2010).

В настоящем сообщении представлены новые данные по репродуктивной биологии персидской ящерицы, основанные на материалах лабораторных исследований.

Взрослых иранских ящериц отловили 16 мая 2019 г. в юго-восточной части Армянского нагорья в провинции Восточный Азербайджан, Иран: 3 самца и 3 самки в окрестностях селения Винд-Кальхоран (38°06′ с.ш., 48°06′ в.д., 1500 м над ур. м.), 1 самец – в окрестностях селения Черлу у автотрассы Бостанабад – Сераб (37°56′ с.ш., 47°24′ в.д., 1750 м над ур. м.). После поимки животных передали на кафедру зоологии РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева (Москва) для дальнейшего содержания. Ящериц группой помещали в стеклянный террариум размером 50 × 30 × 30.5 см. В качестве субстрата на дно укладывали смесь речного песка и торфа слоем 1.5 см. Для донного локального обогрева применяли нагревательный кабель Repti Zoo RS7050 (KHP) мощностью 50 W, а для освещения и ультрафиолетового освещения –

**Таблица 1.** Репродуктивные показатели персидской ящерицы в лабораторных условиях

| Показатель | | *n* | min–max |
|---|---|---|---|
| Размеры самок | Длина тела, мм | 3 | 63.5–67.3 |
| | Длина хвоста, мм | 3 | 92.8–112.0 |
| | Масса, г | 3 | 6.01–6.20 |
| Число яиц в кладке | | 6 | 2–4 |
| Масса всех яиц в кладке от массы самки после откладки, % | | 6 | 18.0–45.7 |
| Размеры яиц | Длина, мм | 8 | 14.6–17.3 |
| | Ширина, мм | 8 | 8.1–10.0 |
| | Масса, г | 8 | 0.59–0.81 |
| Длительность инкубации, сут | | 8 | 67–89 |
| Размеры молоди | Длина тела, мм | 8 | 30.8–35.2 |
| | Длина хвоста, мм | 8 | 55.1–61.8 |
| | Масса, г | 8 | 0.98–1.10 |

лампы марки Sylvania Reptistar T8 (Германия) мощностью 20 W. Фотопериод все время наблюдений составлял 12 ч (с 9:00 до 21:00). Температуру воздуха с мая по сентябрь поддерживали в пределах 20–25°C, а в остальной период снижали, приоткрывая окна, до 14–20°C. Для поения ящериц использовали наполненные водой чашки Петри с уложенными в них кусками поролона, препятствовавшими гибели кормовых насекомых. Также через день террариум опрыскивали теплой водой из пульверизатора.

Кормом служили нимфы двупятнистого (*Gryllus bimaculatus* De Geer 1773) и домового (*Acheta domesticus* (Linnaeus 1758)) сверчков, туркестанского таракана (*Blatta lateralis* Walker 1868), а также личинки большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* Linnaeus 1758) лабораторного разведения. Живых кормовых насекомых, присыпанных смесью кормового мела и витаминно-минеральной добавки “Рябушка” (производитель – Агровит, Россия), предлагали ящерицам в избытке трижды в неделю.

Самок со следами спаривания на бедрах и крестце отсаживали в контейнеры, где содержали поодиночке при тех же условиях до откладки яиц. После обнаружения кладки яиц самку взвешивали, по стандартным методикам (Банников и др., 1977) штангенциркулем измеряли длину туловища (L) и хвоста (lcd). У отложенных яиц определяли наибольшую длину, ширину и массу. В неразвивающихся кладках учитывали только число яиц.

Инкубацию яиц осуществляли в пластиковых контейнерах, наполненных увлажненным торфом, в инкубационном аппарате “Herp Nursery II” (производитель – Lucky Reptile, KHP) при температуре 27–29°C. У вылупляющихся молодых ящериц измеряли длину тела, хвоста и массу.

Рожденную в лаборатории молодь также содержали группой в террариуме размером 30.5 × × 20 × 18.5 см по методике, идентичной содержанию взрослых ящериц.

Все три самки откладывали яйца в лабораторных условиях с 11 марта 2020 г. по 15 января 2021 г., что свидетельствует о смещении репродуктивного сезона за пределы периода активности в природе. За этот период самки делали одну кладку (одна самка), две (одна самка) и три (одна самка) кладки, но не более двух кладок за календарный год (у двух самок – одна кладка, у одной – две). Минимальный отрезок времени между датами откладки яиц у одной самки в пределах одного календарного года составил 35 сут, однако в этом случае развивались яйца только в одной кладке. В двух других случаях между кладками проходило 263 и 301 сут, что превышает продолжительность периода активности в природе.

Всего было получено шесть кладок (18 яиц), однако молодые ящерицы вылупились только из трех (восемь яиц) (табл. 1).

Первые кладки яиц от рожденных в лаборатории молодых ящериц были отмечены, начиная с 221 сут (около 7 мес.) после их вылупления при длине тела самок ($n$ = 2) 56.0–56.9 мм и массе 4.55–5.42 г.

Учитывая полученные данные, можно предположить, что для ящериц этого вида характерна одна кладка за сезон. Размеры размножающихся самок и их плодовитость в неволе находились в пределах изменчивости, отмеченной по этим показателям в природе (Rezazadeh et al., 2010; Yıldız, İğci, 2015; Gül et al., 2017). Относительная масса кладки (18.0–45.6% от массы самки) была соотносимой с другими изученными по этому показателю лацертидами (например, у *Darevskia derjugini* (Nikolsky 1898) 14.3–37.8% (Кидов и др., 2014), у *D. saxicola* (Eversmann 1834) 12.9–72.7% (Кидов, 2020)).

Однако *I. brandtii* демонстрирует высокое своеобразие по большинству других анализируемых признаков. Несмотря на относительно небольшую длину тела взрослых самок (56.78–68.50 мм) (Rezazadeh et al., 2010; Yıldız, İğci, 2015; Gül et al., 2017), сопоставимую с ящерицами из родов *Darevskia* Arribas 1997 и *Ophisops* Ménétries 1832, размеры яиц и молоди у персидской ящерицы схожи с аналогичными показателями у крупных представителей семейства из рода зеленые ящерицы (*Lacerta* Linnaeus 1758) (Банников и др., 1977; Кидов и др., 2014, 2014а; Кидов, Коврина, 2015; Hojati et al., 2016; Кидов, Матушкина, 2017). При этом мелкие размеры тела и, как следствие, небольшой объем брюшной полости, не позволяют формировать большие по числу яиц кладки:

плодовитость *I. brandtii* соответствует наименее плодовитым из *Darevskia* (Банников и др., 1977; Туниев, Туниев, 2006; Кидов, 2020). Другой характерной особенностью персидской ящерицы, по сравнению с другими изученными в лабораторных условиях лацертидами (Кидов и др., 2011, 2014, 2015, 2018, 2019; Кидов, 2018, 2020), является очень длительный период инкубации: 2–3 мес. против 1.5–2 мес. соответственно.

Сроки откладки яиц и период вылупления молодых у *I. brandtii* в природе остаются неизвестными. Ранее отмечалось, что вскрытые самки весной (без указания даты поимки) содержали крупные яйца (Rezazadeh et al., 2010), а самки, отловленные в конце марта–начале апреля и во второй половине мая, в последующем не откладывали яйца (Кидов, 2019). Таким образом, репродуктивный период у персидской ящерицы продолжается, по-видимому, с начала апреля по середину мая. Если считать, что в природе откладка яиц происходит в апреле – мае, а длительность инкубации составляет 2–3 мес. (в естественных условиях, вероятно, еще дольше), то молодь должна вылупляться не ранее июня – июля, а более вероятно – в августе.

Учитывая длительность сезона активности в природе, можно утверждать, что молодые ящерицы не приступают к размножению после первой в их жизни зимовки, а созревают перед наступлением второй. Это косвенно подтверждает предположение Гюля с соавторами (Gül et al., 2017) о достижении половой зрелости ящерицами этого вида в возрасте двух–трех лет.

Таким образом, для *I. brandtii* характерна оригинальная репродуктивная стратегия, не отмеченная для других представителей семейства: ящерицы один раз за сезон откладывают небольшое количество очень крупных яиц. Вероятно, для выживания популяций этого вида важным обстоятельством является не высокая плодовитость самок, а молодь большого размера и, как следствие, их низкая смертность на ранних этапах развития и высокая индивидуальная приспособленность. Учитывая вышесказанное, персидскую ящерицу, в сравнении с другими лацертидами, можно считать K-стратегом (Pianka, 1970).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность И.И. Фатуллаеву за содействие в сборе материала в природе.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н.,* 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.

*Кидов А.А.*, 2018. К репродуктивной биологии гирканской луговой ящерицы, *Darevskia praticola hyrcanica* (Lacertidae, Reptilia) // Современная герпетология. Т. 18. № 3–4. С. 118–124. https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-118-124

*Кидов А.А.*, 2019. Весенний аспект герпетофауны Иранского Талыша // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (25). С. 50–60. https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-6

*Кидов А.А.*, 2020. К изучению репродуктивной биологии скальной ящерицы (*Darevskia saxicola*, Reptilia, Lacertidae) // Зоологический журнал. Т. 99. № 11. С. 1293–1297. https://doi.org/10.31857/S004451342008005X

*Кидов А.А., Иванов А.А., Кондратова Т.Э., Столярова Е.А., Немыко Е.А.*, 2019. О повторной откладке яиц у зеленобрюхих ящериц комплекса *Darevskia* (*chlorogaster*) (Reptilia, Lacertidae) // Современная герпетология. Т. 19. № 2–3. С. 153–159. https://doi.org/10.18500/1814-6090-2019-19-3-4-153-159

*Кидов А.А., Коврина Е.Г.*, 2015. Размножение ящерицы Бёме *Lacerta boemica* Suchow, 1929, на западной периферии ареала // Вестник Бурятского государственного университета. № 4-1. С. 67–74.

*Кидов А.А., Коврина Е.Г., Тимошина А.Л., Бакшеева А.А., Матушкина К.А., Блинова С.А., Африн К.А.*, 2014. Размножение лесной артвинской ящерицы, *Darevskia derjugini sylvatica* (Bartenjev et Rjesnikowa, 1931), в долине р. Малая Лаба (Северо-Западный Кавказ) // Современная герпетология. Т. 14. № 3–4. С. 103–109.

*Кидов А.А., Коврина Е.Г., Тимошина А.Л., Матушкина К.А., Блинова С.А., Африн К.А.*, 2015. Репродуктивная стратегия понтийской ящерицы (*Darevskia pontica* (Lantz et Cyren, 1919)) на Северо-Западном Кавказе // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. № 6. С. 47–57.

*Кидов А.А., Коврина Е.Г., Тимошина А.Л., Хайрутдинов И.З., Матушкина К.А., Пыхов С.Г.*, 2014. Возраст размножающихся самок и изменчивость репродуктивных характеристик прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 в Кумо-Манычской впадине: опыт применения скелетохронологического анализа // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. № 6. С. 81–89.

*Кидов А.А., Матушкина К.А.*, 2017. Размножение прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) на Ставропольской возвышенности // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. № 4. С. 56–69.

*Кидов А.А., Немыко Е.А., Иванов А.А., Пыхов С.Г.*, 2018. О случаях позднего размножения у понтийской ящерицы, *Darevskia pontica* (Lantz et Cyren, 1919) на Северо-Западном Кавказе // Вестник Чувашского государственного педагогического университета имени И.Я. Яковлева. № 2 (98). С. 44–49.

*Кидов А.А., Тимошина А.Л., Матушкина К.А., Пыхов С.Г., Ливадина Л.В., Жиримес В.Г.*, 2011. Материалы к изучению репродуктивной биологии настоящих ящериц (Reptilia, Sauria, Squamata: Lacertidae) Кавказа // Научные исследования в зоологических парках. № 27. С. 100–113.

*Кидов А.А., Тимошина А.Л., Хайрутдинов И.З., Коврина Е.Г., Матушкина К.А.*, 2014а. Возраст, рост и размножение ящерицы Бёме, *Lacerta agilis boemica* Suchow, 1929 (Reptilia: Lacertilia: Lacertidae) в предгорьях Северной Осетии // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. № 4-2. С. 49–52.

*Туниев Б.С., Туниев С.Б.*, 2006. Редкие виды земноводных и пресмыкающихся Сочинского национального парка // Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, созологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. М.: Престиж. С. 205–225.

*Ahmadzadeh F., Carretero M.A., Rödder D., Harris D.J., Freitas S.N., Perera A., Böhme W.,* 2013. Inferring the effects of past climate fluctuations on the distribution pattern of *Iranolacerta* (Reptilia, Lacertidae): Evidence from mitochondrial DNA and species distribution models // Zoologischer Anzeiger. V. 252. № 2. P. 141–148.

*Arnold E.N., Arribas O., Carranza S.,* 2007. Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera // Zootaxa. V. 1430. P. 1–86.

*Avcı A., Ilgaz Ç., Bozkurt E., Üzüm N., Olgun K.*, 2015. A new record of *Iranolacerta brandtii* (De Filippi, 1863) (Sauria: Lacertidae) in Eastern Anatolia, Turkey // Russian Journal of Herpetology. V. 22. № 1. P. 68–74.

*Bosch, H.A.J.,* 1996. Op zoek naar de Perzische hagedis (*Lacerta brandtii*) // Lacerta. V. 54. № 4. P. 121–128.

*Gül S., Ilgaz C., Kumlutas Y., Candan K., Alshammari A.M., Busais S.M., Ibrahim A.A.*, 2017. Age structure and growth pattern in an east Anatolian high altitude population of *Iranolacerta brandtii* (De Filippi, 1863) (Squamata: Sauria: Lacertidae) // Herpetozoa. V. 30. № 1–2. P. 3–7.

*Hojati V., Keshavarz S.M., Behniafar R., Shiravi A.*, 2016. The reproductive biology of the Caspian green lizard, *Lacerta strigata* (Sauria: Lacertidae) in Iran // International Journal of Morphology. V. 34. № 2. P. 443–450.

*Nilson G., Rastegar-Pouyani N., Rastegar-Pouyani E., Andrén C.*, 2003. Lacertas of south and central Zagros mountains, Iran, with description of two new taxa // Russian Journal of Herpetology. V. 10. № 1. P. 11–24.

*Olmo E., Odierna G., Capriglione T., Den Bosch H.*, 2001. The karyology of *Lacerta brandtii* (Reptillia, Lacertiae) // Folia Zoologica. V. 50. P. 193–196.

*Pianka E.R.*, 1970. On r- and K-selection // The American Naturalist. V. 104. № 940. P. 592–597.

*Rato C., Yıldız M.Z., İğci N., Olgun K., Ilgaz Ç., Avcı A., Ahmadzadeh F., Carretero M.A.*, 2015. Phylogenetic relationships of the populations of *Iranolacerta brandtii* (de Filippi, 1863) (Squamata: Lacertidae) recently found in Eastern Anatolia, Turkey // Zoology in the Middle East. V. 61. № 4. P. 324–331.

*Rezazadeh E., Kiabi B.H., Ahmadzadeh F.*, 2010. Contribution to the knowledge of *Iranolacerta brandtii* De Filippi 1863 (Sauria: Lacertidae) from the northwest of Iran // Russian Journal of Herpetology. V. 17. № 3. P. 223–230.

*Šmíd J., Moravec J., Kodym P., Kratochvíl L., Hosseinian Yousefkhani S.S., Rastegar-Pouyani E., Frynta D.*, 2014. Annotated checklist and distribution of the lizards of Iran // Zootaxa. V. 3855. № 1. P. 1–97.

*Yıldız M.Z., İğci N.*, 2015. On the occurrence of the Persian lizard, *Iranolacerta brandtii* (De Filippi, 1863) (Squamata: Sauria: Lacertidae) in Eastern Anatolia, Turkey // Biharean Biologist. V. 9. № 1. P. 66–71.

# REPRODUCTIVE BIOLOGY OF THE PERSIAN LIZARD (*IRANOLACERTA BRANDTII*, REPTILIA, LACERTIDAE) IN LABORATORY CONDITIONS

**A. A. Kidov[1, *], A. A. Ivanov[1], V. O. Erashkin[1], T. E. Kondratova[1]**

[1]*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, 127550 Russia*

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

The Persian lizard, or Brandt's lizard (*Iranolacerta brandtii*), is a narrowly distributed and poorly studied species. Information concerning the reproduction of these lizards in nature is based only on the results of autopsies of animals. New data are presented on the reproductive biology of *I. brandtii* obtained in laboratory conditions. Six adult lizards (three males and three females) were kept in a group in a terrarium. Females laid eggs from March 11 to January 15. During this period, females brought one (one female), two (one female) or three (one female) egg clutches, but not more than two clutches per calendar year. One clutch contained from 2 to 4 eggs. The mass of the entire egg clutch amounted to 18.0–45.6% of the female's body weight. The eggs were 14.6–17.3 mm long, 8.1–10.0 mm wide, and weighed 0.59–0.81 g. Incubation of eggs at 27–29°C lasted 67–89 days. Newborn lizards had a body length of 35.2–30.8 mm, tail length 55.1–61.8 mm, weight 0.98–1.10 g. Small adult females of *I. brandtii* were noted to have relatively very large eggs and newborn juveniles, like do green lizards from the genus *Lacerta*. At the same time, the fertility of this species is low, as in some rock lizards from the genus *Darevskia*.

*Keywords:* true lizards, western Asia, captive breeding, fertility

**EDN:** JINGQC
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1140–1154*

*УДК 598.115.33:591.3(470.324)*

# ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ОНТОГЕНЕЗЕ ЧЕРНОЙ ЛЕСОСТЕПНОЙ ГАДЮКИ (*PELIAS BERUS NIKOLSKII* (VEDMEDERJA, GRUBANT ET RUDAEVA 1986), SERPENTES, VIPERIDAE) ИЗ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ НА ОСНОВЕ ТРАДИЦИОННЫХ ИЗМЕРЕНИЙ

**© 2022 г. М. В. Ушаков[a], *, Е. Н. Фролова[b], ****

[a] *Воронежский государственный университет, заповедник "Галичья гора", п/о Донское, Задонский район, Липецкая область, 399240 Россия*

[b] *Воронежский государственный университет, Воронеж, 394018 Россия*

**e-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru*

***e-mail: katerina199128@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.09.2021 г.
После доработки 03.12.2021 г.
Принята к публикации 14.12.2021 г.

Самцы и самки черной лесостепной гадюки (*Pelias berus nikolskii*), населяющей Воронежскую область, показывают внешнее сходство. Исследованы различия в онтогенезе 118 самцов и самок, отловленных в 2008–2017 годах в семи местах Воронежской области. Для анализа использованы семь традиционных признаков размеров тела и один рассчитанный признак общего размера головы. По нашим данным, при рождении змея имеет относительно более крупную голову, чем в более позднем возрасте. Размеры головы по отношению к длине тела уменьшаются с возрастом. При рождении самки были крупнее самцов по следующим признакам: относительной ширине головы на уровне глаз, относительной длине пилеуса, относительной длине морды и общему размеру головы. Во взрослом состоянии более высокие значения этих признаков проявляются у самцов. Самцы имеют более длинные хвосты. Различия в длине хвостов появляются при рождении и сохраняются на протяжении роста. Половые различия в ростовых изменениях изучаемых признаков, за исключением различий в длине головы, наибольшей ширине головы и длине хвоста, имеют неаллометрический характер и помимо дородового (т.е. в пренатальный период) расхождения вызваны большей скоростью роста у самцов. Рост хвоста у обоих полов носит, по-видимому, изометрический характер. Правило Ренча предсказывает, что половой диморфизм в размере (SSD) будет положительно коррелировать с размером у таксонов, у которых самцы являются более крупным полом, и отрицательно – у таксонов, у которых более крупным полом являются самки. Изучение аллометрии SSD показало, что с этим правилом согласуются только ширина головы на уровне глаз, длина пилеуса, длина морды и общий размер головы. Поэтому предполагается, что более крупная голова у самцов сформировалась под действием полового отбора. Это может быть связано с необходимостью их участия в поединках за доступ к самке во время брачного сезона.

*Ключевые слова:* гадюка Никольского, рост, аллометрия, экология

**DOI:** 10.31857/S0044513422080116

В некоторых изданиях (например, Дунаев, Орлова, 2012) говорится, что самки гадюк достигают более крупных размеров, чем самцы. При этом Фейрберн (Fairbairn, 1997) указывает на более крупные размеры у самцов гадюковых змей. Однако в таких публикациях возраст змей не приводится. Поэтому неясно, чем вызваны различия в размерах у особей разного пола.

Половой диморфизм, будучи следствием разграничения репродуктивной роли полов, проявляется в их морфологических различиях. Различия в органах и структурах, влияющих на успешность спаривания, нашли свое выражение в правиле Ренча, или Ренша (Rensch's rule). Ренч утверждал, что половой диморфизм усиливается с увеличением размеров организма (Rensch, 1950). Несмотря на широкое подтверждение правила (например, Blanckenhorn et al., 2007; Ceballos et al., 2013; Liao, Chen, 2012; Székely et al., 2004), его распространенность ставится под сомнение (например, Abouheif, Fairbairn, 1997; Fairbairn, 1997; Webb, Freckleton, 2007).

Правило Ренча связано с аллометрическим отношением между размерами двух полов (рис. 1;

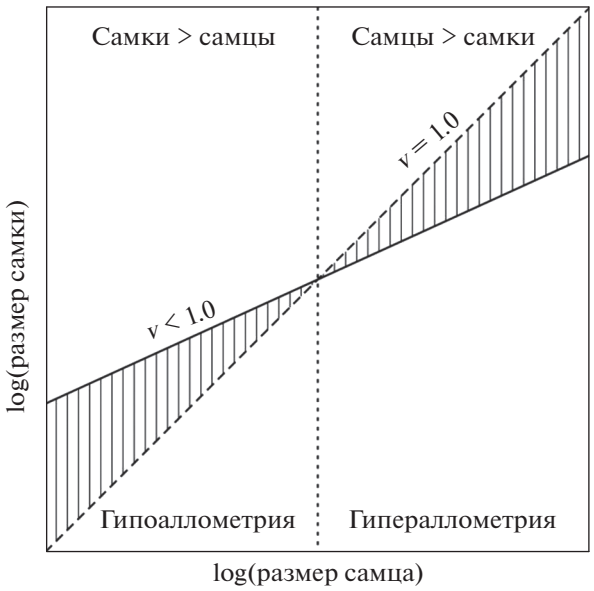


**Рис. 1.** Количественное представление правила Ренча (по: Fairbairn, Preziosi, 1994 и Fairbairn, 1997). Общей моделью аллометрии для SSD является размер самки = = $b$(размер самца)$^v$ (Leutenegger, 1978; LaBarbera, 1989). Аллометрический показатель степени $v$ представляет собой наклон регрессии log(размер самки) от log(размер самца). Прерывистая линия с наклоном равным 1.0 определяет соотношение размеров 1 : 1. Сплошная линия показывает $v < 1.0$, а вертикальная штриховка – степень SSD. Если самки крупнее самцов и $v < 1.0$, то SSD уменьшается по мере увеличения в размере (гипоаллометрия). Если самцы крупнее самок, то $v < 1.0$ дает положительную корреляцию между размером и SSD (гипераллометрия). По всему диапазону размеров самцов и самок изменения в размере самцов больше изменений в размере самок. Регрессия log(размер самца) от log(размер самки) дает такое же заключение, но $v$ будет > 1. Если $v > 1.0$ (пунктирно-точечная линия), то аллометрия для SSD носит обратный характер и не согласуется с правилом Ренча. В этом случае размер самки изменяется больше, чем размер самца.

Fairbairn, 1997; Fairbairn, Preziosi, 1994). Оно предсказывает, что половой диморфизм в размерах (sexual size dimorphism, SSD) будет положительно коррелировать с размером тела (гипераллометрия) у таксонов, у которых самцы являются более крупным полом, и отрицательно коррелировать с размером тела (гипоаллометрия) у таксонов, у которых более крупным полом являются самки (рис. 1). В этом случае наблюдается бóльшая изменчивость самцов, чем самок. Однако если SSD положительно коррелирует с размером тела у таксонов, у которых более крупным полом являются самки, то характер аллометрии будет обратным и не будет соответствовать правилу Ренча. В этом случае более изменчивыми являются самки.

Посредством анализа аллометрии исследуется изменение формы (измерения, не являющегося размером организма) в ответ на изменение размера организма. Можно выделить три типа аллометрии. Эволюционная аллометрия (evolutionary allometry) описывает изменение формы на одной возрастной стадии между родственными таксонами. Она устанавливает тенденции изменения формы в ходе эволюции. Для анализа SSD в основном используются средние размеры взрослых организмов. Для организмов с конечным ростом (например, птицы, млекопитающие) здесь нет проблемы. Но организмы с продолжающимся ростом (например, рыбы, пресмыкающиеся) нужно сравнивать при одинаковом возрасте, т.к. выборка взрослой стадии может состоять из животных разного возраста и соответственно разного размера и поэтому может давать неправильные представления о половом диморфизме. Например, в приводимом выше исследовании (Fairbairn, 1997) не указывается, для какого возраста установлены половые различия в размерах гадюковых змей.

Онтогенетическая аллометрия (ontogenetic allometry), или аллометрия роста (growth allometry), описывает изменение формы с изменением размера организма[1]. В контексте статьи она описывает формирование половых различий в ходе развития. Статическая аллометрия (static allometry) описывает изменение формы между особями одной возрастной стадии. Считается, что статическая аллометрия отражает действие полового отбора в формировании полового диморфизма (Clutton-Brock et al., 1977; Fairbairn, Preziosi, 1994; Leutenegger, 1978; Smith, 1977; Webster, 1992). Однако такая точка зрения оспаривается (Bonduriansky, 2007).

Линия онтогенетической аллометрии представляет собой траекторию онтогенеза. Онтогенетическая аллометрия является частью гетерохронии, которая помимо осей формы и размера имеет еще и ось возраста (Alberch et al., 1979). К аллометрическим исследованиям часто прибегают из-за отсутствия информации о возрасте. Однако прямая линия в пространстве “размер–форма” в пространстве “размер–форма–возраст” в силу нелинейности связи между размером и возрастом приобретает форму кривой. Трехмерное пространство охватывает разные варианты онтогенеза, но изменения в сравниваемых траекториях являются гетерохронными и аллометрическими лишь тогда, когда траектории совпадают в положениях и направлениях.

Объектом наших исследований является черная лесостепная гадюка, или гадюка Никольского (*Pelias berus nikolskii* (Vedmederja, Grubant et Rudaeva 1986)), – одна из двух видов гадюк, встречающихся в Воронежской обл. (Ушаков и др., 2006;

[1] Онтогенез особи включает два основных процесса: рост и развитие. Рост характеризует количественные, а развитие – качественные изменения в индивидуальном развитии.

**Таблица 1.** Статистические сведения о собранных измерениях *Pelias berus nikolskii* из Воронежской области

| Признак, мм | Пол | Число особей | Наименьшее значение | Наибольшее значение |
|---|---|---|---|---|
| L. | Самцы | 77 | 244 | 652 |
| | Самки | 24 | 178 | 665 |
| L.cd. | Самцы | 77 | 40 | 109 |
| | Самки | 23 | 26 | 88 |
| L.cm. | Самцы | 76 | 12.7 | 23.8 |
| | Самки | 24 | 11.9 | 24.2 |
| L.at.cm. | Самцы | 77 | 7.6 | 14.5 |
| | Самки | 22 | 6.9 | 14.8 |
| L.at.m. | Самцы | 77 | 5.0 | 10.7 |
| | Самки | 23 | 5.5 | 10.0 |
| L.pil. | Самцы | 72 | 9.7 | 17.9 |
| | Самки | 24 | 8.0 | 17.5 |
| L.m. | Самцы | 77 | 3.8 | 8.5 |
| | Самки | 24 | 3.4 | 7.5 |

Ушаков, Зиненко, 2013). Черная лесостепная гадюка населяет главным образом пойменные леса. Внешние половые различия, за исключением в длине хвоста, не заметны. В Воронежской обл. часть самок имеет красную радужку глаза. У самцов радужка глаза всегда черная. Самки также могут иметь красно-коричневые пятна на голове, главным образом на нижней челюсти; иногда встречаются взрослые особи, имеющие тело красно-коричневого цвета с неясным черным рисунком на спине. Однако подавляющая часть самок и все встреченные самцы имеют меланистическую окраску тела.

У нас нет информации о возрасте змей, но мы исходим из предположения, что в силу генетических корреляций возрастные изменения в росте самцов и самок *P. berus nikolskii* различаются слабо. Поэтому работа будет ограничена анализом аллометрии. Есть и другие доводы в пользу такого решения. Анализ аллометрии позволяет исследовать связь между формой и размером. Размер является не только заменителем хронологического (календарного) возраста[2], но и предоставляет информацию о биологическом (развитийном) возрасте[3] (Zelditch et al., 2012). Кроме того, математическая модель для аллометрии является решением разностного уравнения скорости роста в зависимости от времени, и для описания характера роста хронологическое время не имеет теоретического преимущества перед другими оценками биологического возраста, включая размер (Strauss, 1987).

Задачей работы является аллометрическое описание характера роста двух полов и полового диморфизма *P. berus nikolskii* из Воронежской обл.

## МАТЕРИАЛ

Черную лесостепную гадюку отлавливали с 2008 по 2017 годы на территории Воронежской обл. (рис. 2). За период исследований выборки были взяты из семи разных мест. Всего было отловлено 118 особей, из них 84 самца и 34 самки (табл. 1).

У отловленных змей были измерены: L. – длина туловища (от кончика морды до переднего края клоакального отверстия), L.cd. – длина хвоста (от переднего края клоакального отверстия до кончика хвоста), L.cm. – длина головы (от кончика морды до заднего края последнего верхнегубного щитка), L.at.cm. – наибольшая ширина головы, L.at.m. – ширина головы на уровне глаз (между внешними краями надглазничных щитков), L.pil. – длина пилеуса (от кончика морды до заднего края теменных щитков), L.m. – длина морды (от переднего края глаза до кончика морды) (рис. 3). Также рассчитывали общий размер головы, HeadSize, по методу геометрического среднего Мосиманна (Mosimann, 1970) путем вычисления корня в пятой степени из произведения пяти измерений головы. Измеренных рептилий возвращали в среду своего обитания.

[2] Хронологический возраст – время жизни организма, прошедшее от его рождения.

[3] Биологический возраст – степень морфологического и физиологического развития организма.

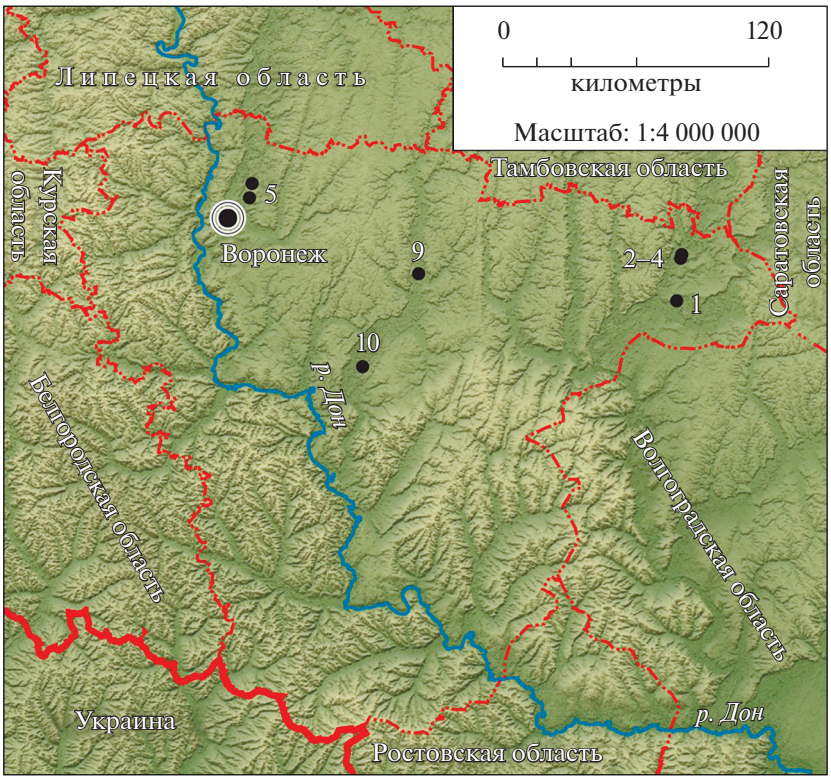


**Рис. 2.** Места взятия выборок *Pelias berus nikolskii* в Воронежской области: 1 – Борисоглебский городской округ, окр. пос. Мировой Октябрь, 51°19′56″ с.ш. и 42°09′44″ в.д., 2-4 – окр. с. Богана, 51°30′24″ с.ш. и 42°11′23″ в.д., 51°31′20″ с.ш. и 42°11′51″ в.д., 5 – Новоусманский район, окр. пос. Маклок, 51°48′45″ с.ш. и 39°24′13″ в.д., 9 – Аннинский район, окр. пос. Анна, 51°26′42″ с.ш. и 40°28′59″ в.д., 10 – Бобровский район, Хреновской бор, 51°04′05″ с.ш. и 40°07′00″ в.д. Координаты даны в проекции WGS 84 (World Geodetic System 1984).

## МЕТОДЫ

Аллометрическое изменение в размере поддерживает функциональную равнозначность по всему диапазону размеров для таких основных физических свойств, как отношение площади поверхности к объему (Zelditch et al., 2012). Оно связывает увеличение в размере одной части тела с изменением в размере другой и описывается моделью степенного закона $Y = bX^k$ (Huxley, 1932), где $k$ является скоростью роста части $Y$ по отношению к скорости роста размера $X$, а $b$ является размером $Y$ при единичном размере $X$. Для упрощения подгонки к данным модель представляют в линейном виде: $\log(Y) = \log(b) + k\log(X)$. Поэтому в статье используются размеры, преобразованные в результате взятия натурального логарифма (log) числа. Используемая для подгонки к данным простая линейная регрессия методом наименьших квадратов (Ordinary Least Squares [OLS] regression, модель I) во многих случаях изучения аллометрии является приемлемой. Но так как она может давать искаженные значения оцениваемых коэффициентов (McArdle, 1988; Sokal, Rohlf, 1995), что является существенным недостатком для применения к аллометрии SSD, то для подгонки к данным использовалась регрессия методом сокращенной главной оси (Reduced Major Axis [RMA] regression, модель II) (Ricker, 1984). Ее коэффициент вычисляется как отношение стандартных отклонений двух размеров и связан с коэффициентом регрессии OLS с помощью выражения $v = \frac{\sigma_Y}{\sigma_X} = \frac{k}{R}$, где $\sigma_Y$ и $\sigma_X$ – стандартные отклонения размеров $Y$ и $X$ соответственно, $k$ – коэффициент регрессии OLS, $R$ – коэффициент корреляции двух размеров. Свободный член регрессии вычисляется обычным способом: $b = \overline{Y} - v\overline{X}$, где $\overline{Y}$ и $\overline{X}$ являются средними значениями размеров $Y$ и $X$. Если коэффициент аллометрии $v > 1$, то рост является положительным аллометрическим (positively allometric); если $v < 1$, то рост является отрицательным аллометрическим (negatively allometric). Если $v = 1$, то аллометрия отсутствует и рост является изометрическим (isometric).

Для каждого из полов траектории онтогенетической аллометрии вычислялись отдельно. При этом рассчитывали два варианта: в первом варианте в качестве размера ($X$) была взята длина тела, log(L.), во втором варианте – общий размер голо-

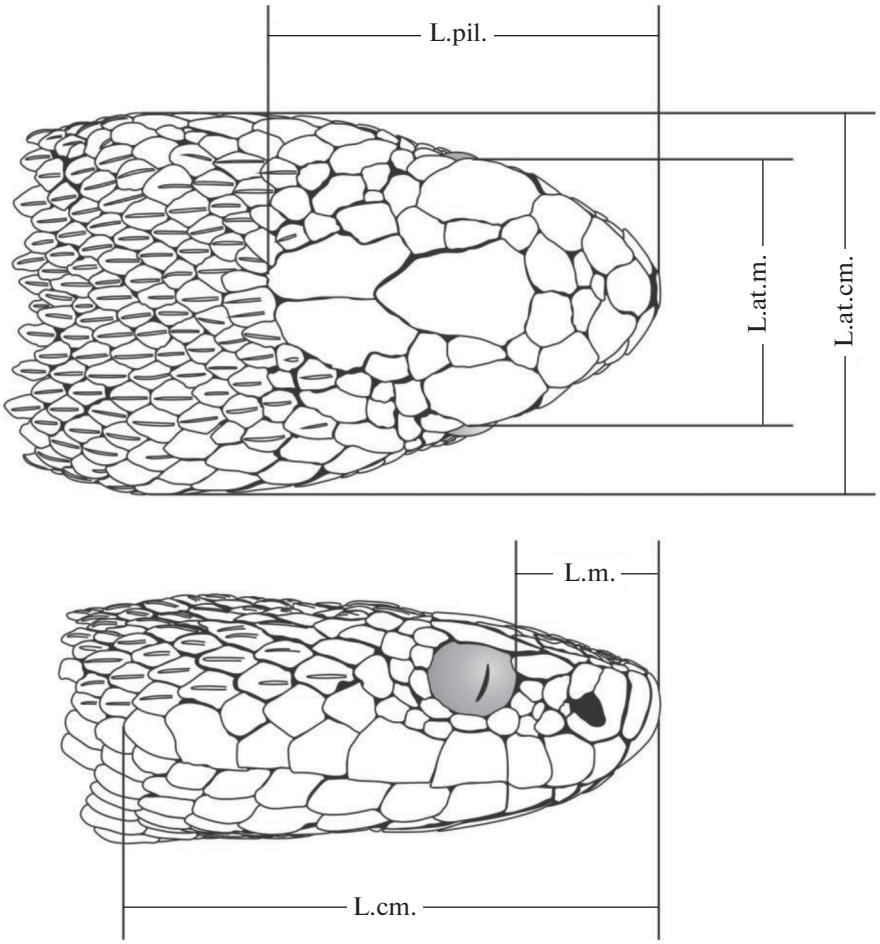


**Рис. 3.** Схема использованных в статье промеров головы на примере *Pelias renardi* (Christoph 1861): L.cm. – длина головы, L.at.cm. – наибольшая ширина головы, L.at.m. – ширина головы на уровне глаз, L.pil. – длина пилеуса, L.m. – длина морды.

вы, log(HeadSize). Формой ($Y$) в первом варианте были все измеренные признаки (кроме длины тела) плюс общий размер головы, во втором варианте – только пять признаков головы. Для проверки коэффициента на отличие от единицы вычислялись 95% доверительные интервалы $v \pm ts$, где $t$ – статистика Стьюдента для $\frac{\alpha = 0.05}{2}$ уровня значимости с $N - 1$ степенями свободы, а $s = \sqrt{\frac{v^2(1 - R^2)}{N - 2}}$, где $R$ – корреляция между формой и размером, $N$ – объем выборки (Ricker, 1984). Если доверительный интервал коэффициентов включал единицу, то рост рассматривался как возможный изометрический. Для вычисления угла между онтогенетическими траекториями двух полов сначала определялась разница коэффициентов (тангенс угла) двух регрессий $\kappa = \frac{|v_f - v_m|}{1 + v_m v_f}$, где m обозначает самцов, f – самок. Сам угол вычислялся по формуле: $\mathrm{arctg}(\kappa)\frac{180}{\pi}$. Корреляция между траекториями равна $\cos(\mathrm{arctg}(\kappa))$. Проверку значимости угла проводили с использованием бутстрэп-процедуры остатков (Zelditch et al., 2012). Для этого для формы для каждого пола вычислялись остатки от соответствующей регрессии RMA. Затем формировалась псевдовыборка путем случайного выбора остатка (с возвращением в исходный набор) и его добавления к предсказанному значению формы, и так для каждого значения размера. После этого для псевдовыборки вычислялась регрессия RMA от размера с последующим определением ее коэффициента. Эти действия повторялись отдельно для самцов и самок 1000 раз. В итоге для каждого пола было получено по 1000 бутстрэп-коэффициентов регрессий. Для них были определены 95% диапазоны. Угол между наклонами линий регрессий для каждого пола рассчитывался между пограничными значениями коэф-

фициентов диапазона. Угол между двумя онтогенетическими траекториями считался значимым на 5% уровне, если он превышал углы между наклонами линий регрессий у каждого пола.

Для сравнения величин признаков (форм) у змей при рождении к остаткам, полученным на предыдущем шаге, были добавлены предсказанные значения, рассчитанные для самых молодых змей, т.е. для длины тела, равной log(170 мм). Вычислялась наблюдаемая разница между средними значениями признаков двух полов. Далее к сравниваемым выборкам был применен перестановочный тест, когда обе выборки объединялись в одну, а затем объединенная выборка случайным образом разделялась на две псевдовыборки, имеющие размеры исходных выборок. Вычислялась разница между средними значениями псевдовыборок. Эта процедура повторялась 1000 раз. Затем подсчитывалось количество пар псевдовыборок $\varpi$, у которых разница между средними значениями была больше или равна наблюдаемой. Вероятность принятия нулевой гипотезы о том, что выборки взяты из одной совокупности, оценивалась по формуле $p = \frac{\varpi + 1}{B + 1}$, где $B = 1000$ – количество пар псевдовыборок (Davison, Hinkley, 1997; Шитиков, Розенберг, 2013).

Для количественного измерения полового диморфизма преимущественно применяется индекс полового диморфизма (sexual dimorphism index, SDI), предложенный Ловичем и Гиббонсом (Lovich, Gibbons, 1992). Однако мы использовали видоизмененный нами индекс Сторера (Storer, 1966). Наша модификация

$$\mathrm{SDI} = \frac{2(L_{\mathrm{m}} - L_{\mathrm{f}})}{L_{\mathrm{m}} + L_{\mathrm{f}}}$$

лучше подходит для автоматического вычисления и показывает различия между полами по отношению к их общим размерам; $L_{\mathrm{m}}$ и $L_{\mathrm{f}}$ – размеры самцов и самок, соответственно. Индекс является симметричным и изменяется от –1 до 1. При положительных его значениях более крупные размеры имеют самцы, при отрицательных – самки.

Также вычислялись траектории аллометрии SSD путем построения регрессии RMA размеров самок от размеров самцов.

Для вычисления и SDI и траекторий аллометрии SSD использовались остатки, полученные при вычислении траекторий онтогенетической аллометрии, к которым добавлялись предсказанные значения признаков и общего размера головы для логарифмически преобразованных длин тела в 200, 300, 400, 500, 600 и 700 мм, т.е. для 5.298, 5.704, 5.991, 6.215, 6.397 и 6.551. Полученные для обоих полов значения для шести наборов данных затем в каждом наборе усреднялись и использовались для вычисления индекса и построения аллометрической траектории. Значимостью отклонения линии аллометрии SSD от единицы являлась вычисленная ранее значимость угла между онтогенетическими траекториями двух полов.

Все расчеты производились в PTC Mathcad 6.0, для которого были написаны соответствующие алгоритмы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Рост длины хвоста, log(L.cd.), по отношению к росту тела, log(L.), у обоих полов видимо является изометрическим, т.е. величина формы вместе с размером изменяется пропорционально (табл. 2). Измерения головы и общий размер головы проявляют отрицательный аллометрический рост, т.е. с увеличением размера тела относительные размеры формы уменьшаются. По отношению к log(HeadSize) возможный изометрический рост у обоих полов показывают длина головы, log(L.cm.), и длина пилеуса, log(L.pil.) (табл. 3). Однако рост других признаков у самцов и самок различается. Рост у самцов наибольшей ширины головы, log(L.at.cm.), и длины морды, log(L.m.), показывает положительную аллометрию, а у самок видимо является изометрическим. Рост ширины головы на уровне глаз, log(L.at.m.), у самцов, по-видимому, является изометрическим, а у самок является отрицательно аллометрическим.

Сравнение онтогенетических траекторий (размером является длина тела, log(L.)) не выявило различий в их направлениях у обоих полов для длины хвоста, log(L.cd.), длины головы, log(L.cm.), и наибольшей ширины головы, log(L.at.cm.) (табл. 4, рис. 4). При этом траектории для длины хвоста у самцов и самок являются скорее параллельными, чем совпадающими, что характерно для аллометрии с переносом или транспозиционной аллометрии (transpositional allometry). Во всех других случаях направления онтогенетических траекторий между полами различаются. У самцов и самок, по-видимому, совпадают траектории, связанные с размерами головы (за исключением ширины головы на уровне глаз, log(L.at.m.)), когда размером выступает log(HeadSize) (табл. 5, рис. 5). Половые различия при наименьшем размере тела, т.е. при L. = 170 мм, отмечены для всех рассматриваемых признаков, за исключением длины морды, log(L.m.) (табл. 4). Во всех случаях онтогенетические траектории показывали высокую корреляцию между полами (табл. 4, 5).

На рис. 6 приводятся изменения индексов полового диморфизма (SDI) с увеличением размера тела, log(L.). На всем протяжении развития индекс показывает довольно устойчивые различия между полами в относительной длине хвоста, L.cd., с более крупными его размерами у самцов. Изменения в индексе для общего размера головы,

**Таблица 2.** Параметры онтогенетической аллометрии [регрессия RMA log(форма) от log(длина тела)] для самцов ($N = 71$) и самок ($N = 20$) *Pelias berus nikolskii* из Воронежской области

| Форма | Самцы | | | Самки | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | *v* | c.f. (*v*) | *b* | *v* | c.f. (*v*) | *b* |
| L.cd. | 1.035 | 0.947–1.122 | –2.051 | 0.991 | 0.893–1.088 | –2.009 |
| HeadSize | 0.640 | 0.593–0.688 | –1.552 | 0.556 | 0.475–0.637 | –1.065 |
| L.cm. | 0.632 | 0.577–0.686 | –0.949 | 0.575 | 0.472–0.678 | –0.628 |
| L.at.cm. | 0.708 | 0.633–0.783 | –1.902 | 0.657 | 0.504–0.811 | –1.610 |
| L.at.m. | 0.673 | 0.612–0.734 | –2.038 | 0.507 | 0.398–0.616 | –1.065 |
| L.pil. | 0.637 | 0.566–0.707 | –1.288 | 0.520 | 0.424–0.615 | –0.601 |
| L.m. | 0.752 | 0.655–0.850 | –2.817 | 0.672 | 0.523–0.821 | –2.377 |

Примечания. *v* – коэффициент аллометрии, c.f. (*v*) – 95% доверительный интервал для *v*, *b* – свободный член.

**Таблица 3.** Параметры онтогенетической аллометрии [регрессия RMA log(форма) от log(HeadSize)] для самцов ($N = 71$) и самок ($N = 20$) *Pelias berus nikolskii* из Воронежской области

| Форма | Самцы | | | Самки | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | *v* | c.f. (*v*) | *b* | *v* | c.f. (*v*) | *b* |
| L.cm. | 0.986 | 0.919–1.054 | 0.581 | 1.034 | 0.925–1.143 | 0.474 |
| L.at.cm. | 1.105 | 1.016–1.194 | –0.187 | 1.128 | 0.988–1.268 | –0.213 |
| L.at.m. | 1.051 | 0.967–1.134 | –0.407 | 0.873 | 0.759–0.988 | 0.001 |
| L.pil. | 0.994 | 0.917–1.071 | 0.255 | 1.042 | 0.915–1.168 | 0.133 |
| L.m. | 1.175 | 1.065–1.284 | –0.994 | 1.112 | 0.943–1.282 | –0.850 |

Примечания. *v* – коэффициент аллометрии, c.f. (*v*) – 95% доверительный интервал для *v*, *b* – свободный член.

HeadSize, отражают общие изменения в половых различиях признаков головы. Они состоят в том, что при наименьших размерах тела значения признаков головы являются бóльшими у самок, с увеличением размеров змей бóльшими значения становятся у самцов. Такой характер возрастных изменений находит отражение и в аллометрии SSD (табл. 6, рис. 7).

Из всех признаков аллометрические отношения между полами выявлены только для log(HeadSize), log(L.at.m.), log(L.pil.) и log(L.m.). Для них отмечена отрицательная аллометрия, характерная для правила Ренча.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение онтогенетических траекторий говорит о высокой коррелированности развития самцов и самок черной лесостепной гадюки, что может быть объяснено генетической корреляцией.

**Таблица 4.** Сравнение онтогенетических траекторий [регрессий RMA log(форма) от log(длина тела)] самцов ($N = 71$) и самок ($N = 20$) *Pelias berus nikolskii* из Воронежской области

| Форма | Межполовой угол между онтогенетическими траекториями, в градусах | Внутриполовой угол между онтогенетическими траекториями, в градусах | | Корреляция между полами | Значимость различий между полами при наименьшем размере тела |
|---|---|---|---|---|---|
| | | самцы | самки | | |
| L.cd. | 1.254 | 2.744 | 2.875 | 1.000 | 0.001 |
| HeadSize | 3.583 | 2.648 | 2.453 | 0.998 | 0.001 |
| L.cm. | 2.393 | 2.780 | 2.675 | 0.999 | 0.023 |
| L.at.cm. | 1.958 | 2.678 | 2.509 | 0.999 | 0.041 |
| L.at.m. | 7.074 | 2.535 | 2.293 | 0.992 | 0.001 |
| L.pil. | 5.025 | 2.722 | 2.561 | 0.996 | 0.001 |
| L.m. | 3.057 | 2.370 | 2.115 | 0.999 | 0.196 |

Примечание. Если межполовой угол превышает внутриполовые углы, тогда направления траекторий различаются.

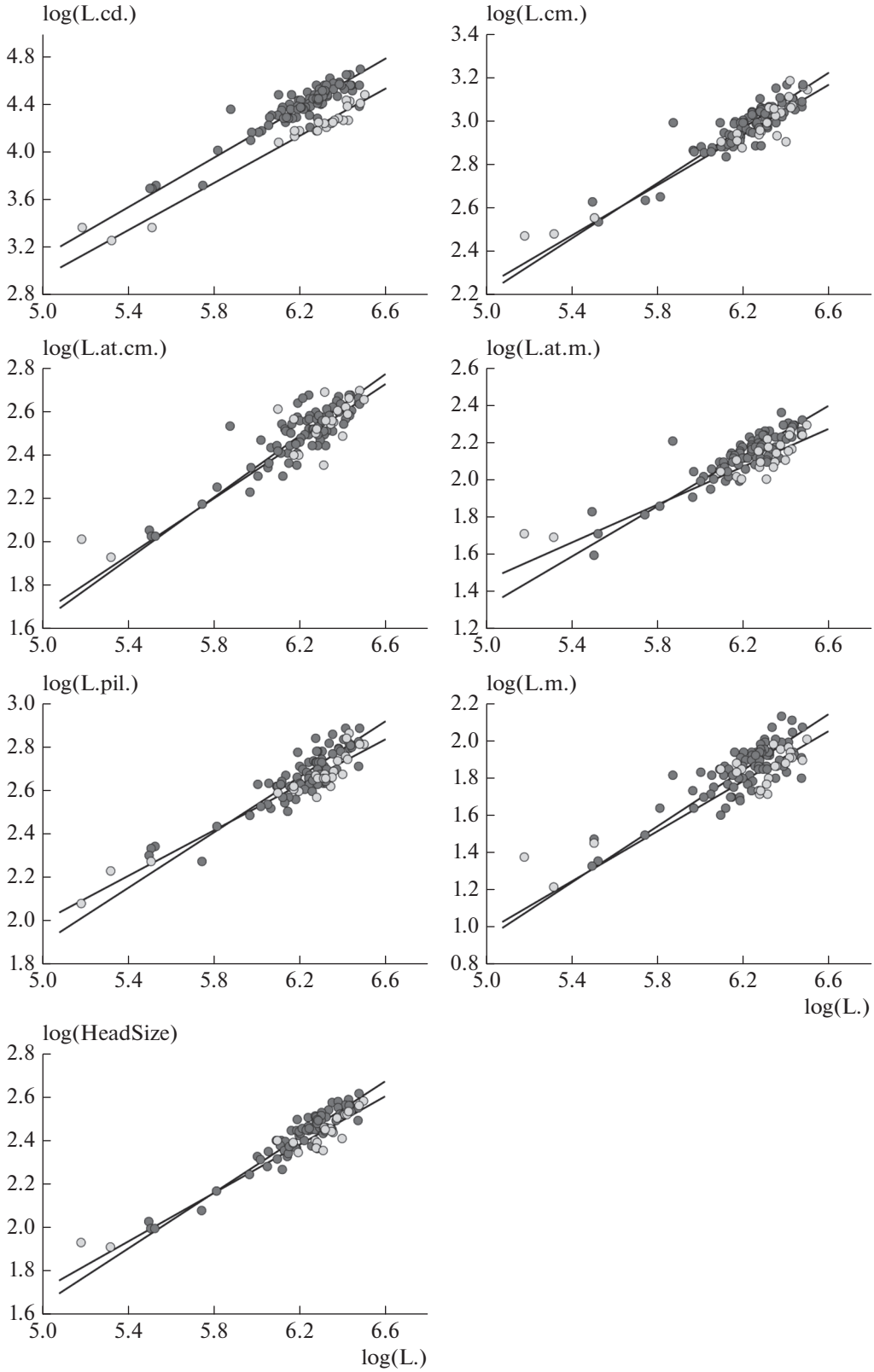


**Рис. 4.** Онтогенетические траектории самцов (темные кружки) и самок (светлые кружки) *P. berus nikolskii* для длины хвоста, L.cd., общего размера головы, HeadSize, и шести измерений головы из рис. 3. В качестве размера используется длина тела, L.

**Таблица 5.** Сравнение онтогенетических траекторий [регрессий RMA log(форма) от log(HeadSize)] самцов ($N = 71$) и самок ($N = 20$) *Pelias berus nikolskii* из Воронежской области

| Форма | Межполовой угол между онтогенетическими траекториями, в градусах | Внутриполовой угол между онтогенетическими траекториями, в градусах | | Корреляция между полами |
|---|---|---|---|---|
| | | самцы | самки | |
| L.cm. | 1.362 | 2.743 | 2.966 | 1.000 |
| L.at.cm. | 0.591 | 2.775 | 2.785 | 1.000 |
| L.at.m. | 5.293 | 2.798 | 2.681 | 0.996 |
| L.pil. | 1.344 | 2.736 | 2.774 | 1.000 |
| L.m. | 1.546 | 2.764 | 2.562 | 1.000 |

**Таблица 6.** Параметры аллометрии полового диморфизма в размере [регрессия RMA log(форма самки) от log(форма самца)] *Pelias berus nikolskii* из Воронежской области

| Форма | *v* | *b* |
|---|---|---|
| L.cd. | 0.958 | –0.048 |
| HeadSize | 0.867 | 0.283 |
| L.cm. | 0.910 | 0.236 |
| L.at.cm. | 0.930 | 0.155 |
| L.at.m. | 0.753 | 0.468 |
| L.pil. | 0.817 | 0.448 |
| L.m. | 0.867 | 0.283 |

Примечания. *v* – коэффициент аллометрии, *b* – свободный член. Если направления онтогенетических траекторий в табл. 4 не различаются, то коэффициент *v* не отличается от единицы.

Бóльшая длина хвоста у самцов по сравнению с самками змей является довольно распространенной чертой (Gregory, 2004; Lucchini et al., 2020; Silva et al., 2017; Tamagnini et al., 2018). Мы нашли, что характер роста хвоста у обоих полов *P. berus nikolskii*, по всей видимости, является случаем аллометрии с переносом. Устойчивые половые различия в его длине говорят о том, что самцы и самки рождаются с хвостами разной длины и расхождение в их размерах происходит в период дородового (пренатального) развития. После рождения хвосты змей разных полов растут практически с одинаковой скоростью. Кингом (King, 1989) было выдвинуто несколько объяснений для полового диморфизма у змей. Одним из объяснений более длинного хвоста у самцов считается необходимость вмещения гемипенисов и их втягивающих мышц. Но такое предположение нашло подтверждение лишь для короткохвостых видов, когда репродуктивные органы ограничивают наименьший размер хвоста. Лоуинг и др. (Lawing et al., 2012) связывают длину хвоста с подвижностью и маневренностью змей и для их оценивания использовали индекс L.cd./L. У американских полуроющих змей этот индекс был ниже 0.05 (род *Typhlops*), а у древесных – достигал почти 0.50 (роды *Leptophis* и *Uromacer*). Широкая изменчивость длин хвостов, очевидно связанная с их функциями, ограничивает применимость первого объяснения Кинга. Черная лесостепная гадюка является засадным охотником, добычу активно не преследует и не имеет относительно длинного хвоста; среднее значение индекса у самцов составило 0.16 ± 0.001 ($N = 77$), у самок – 0.13 ± 0.002 ($N = 23$). Другая предложенная Кингом (1989) гипотеза состояла в том, что более длинный хвост у самцов помогает в их ухаживании за самкой и таким образом способствует спариванию. Эта гипотеза Кингом подтверждена не была, но Шайн и др. (Shine et al., 1999) нашли практические свидетельства в ее пользу. Также длина хвоста может быть важна во время ритуальных боев между самцами в период спаривания. Однако, по-видимому, изометрический рост хвоста может указывать на отсутствие давления естественного отбора на размер органа в процессе онтогенеза. Третье объяснение, данное Кингом (1989), заключается в том, что у самок уменьшение в длине хвоста связано с увеличением их репродуктивной способности. Среди 56 проанализированных родов змей из семейства Colubridae он нашел отрицательную связь между половым диморфизмом в длине тела и половым диморфизмом в длине хвоста. Мы полагаем, что уменьшение длины хвоста у самок мо-

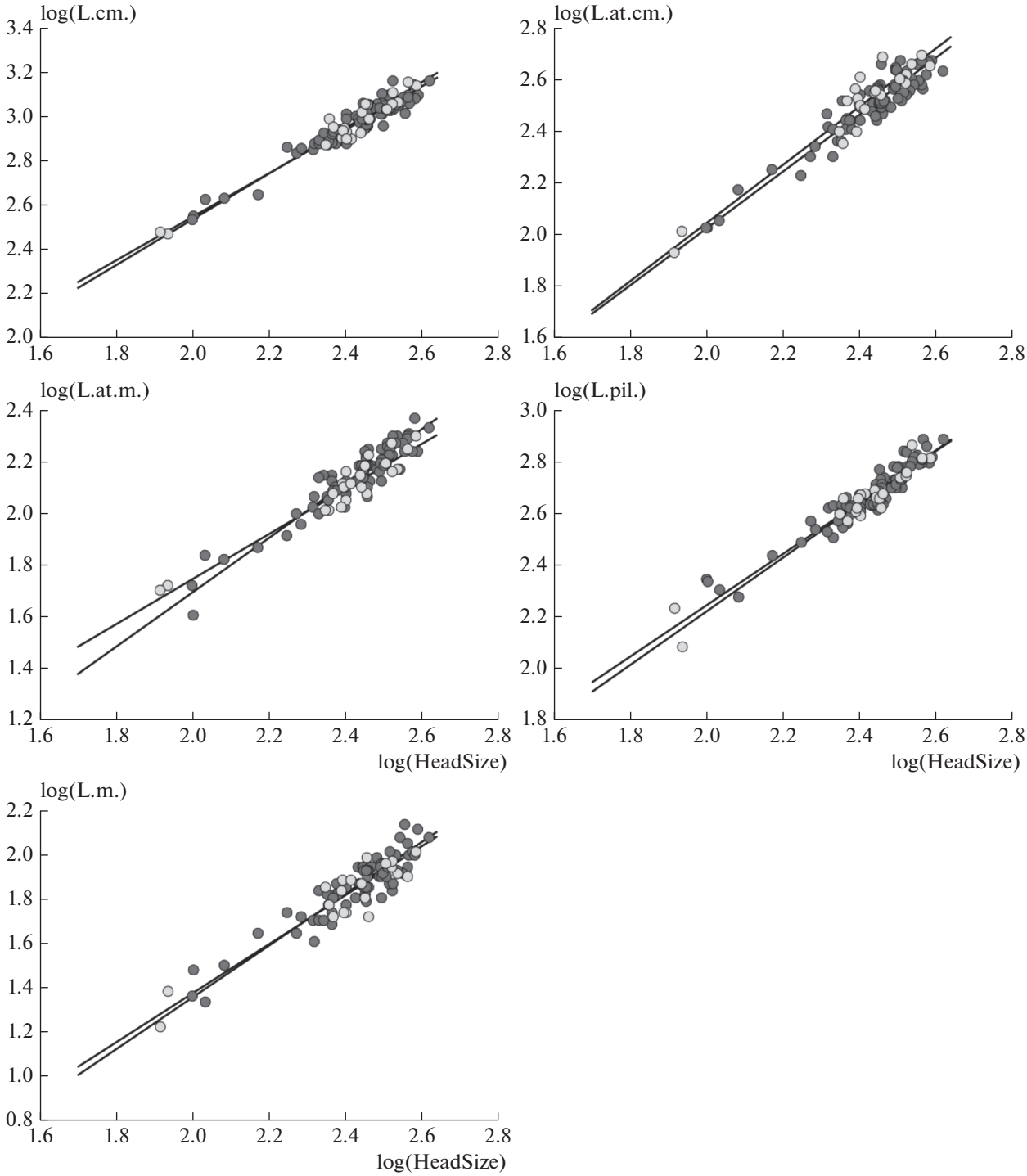


**Рис. 5.** Онтогенетические траектории самцов (темные кружки) и самок (светлые кружки) *P. berus nikolskii* для шести измерений головы из рис. 3. В качестве размера используется общий размер головы, HeadSize.

жет быть вызвано бóльшими, чем у самцов затратами на воспроизводство.

Все признаки головы, а также общий размер головы показывают отрицательную онтогенетическую аллометрию. Гадюки рождаются с относительно более крупными головами, и относительные размеры головы по мере роста уменьшаются. При этом изменения в общем размере головы сопряжены с изменениями всех ее измерений, за исключением ширины головы на уровне глаз. Длина головы и наибольшая ширина головы у обоих полов растут с одинаковой скоро-

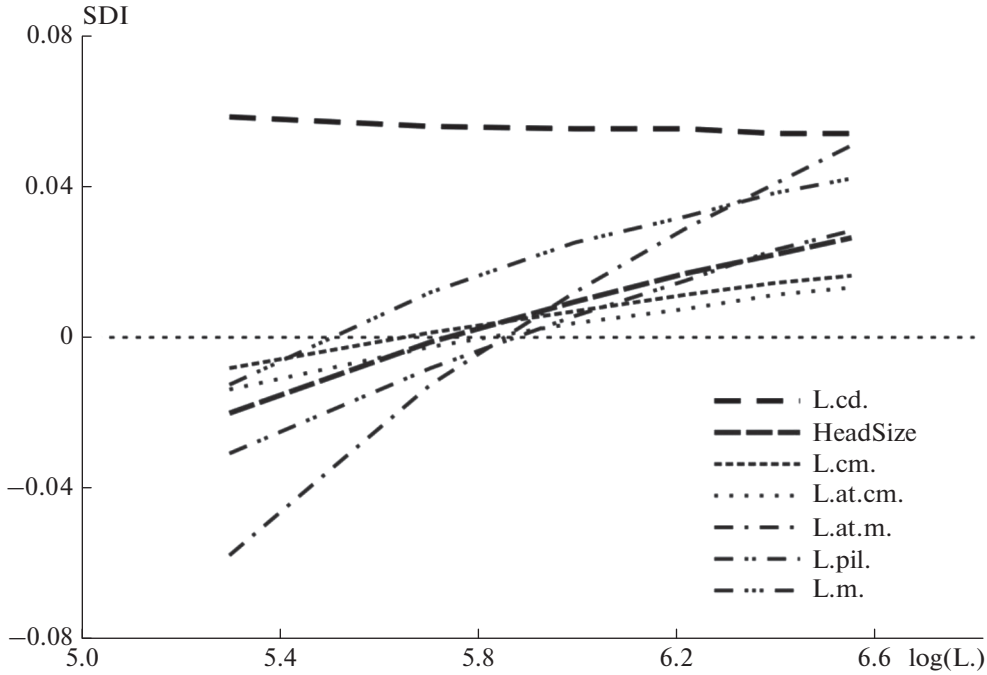


**Рис. 6.** Изменение индекса полового диморфизма (SDI) с увеличением размера тела, L., *P. berus nikolskii*. Пунктирная линия при SDI = 0 указывает на отсутствие половых различий.

стью, рост значений других признаков, а также общего размера головы, у самцов происходит с более высокой скоростью, чем у самок. При рождении значения всех признаков (кроме длины головы и наибольшей ширины головы), а также общего размера головы были больше у самок, чем у самцов. Как и в случае с хвостами это указывает на дородовое расхождение онтогенетических траекторий. Отсюда онтогенетические траектории являются сходящимися, утрачивая половые различия при длине тела в 330–350 мм (для признака длины морды длина тела составляла около 250 мм), затем траектории расходятся, приводя к усилению полового диморфизма в признаках с их более высокими значениями у самцов. Это говорит о неаллометрическом характере различий в онтогенезах двух полов. Изменения в длине головы и наибольшей ширине головы у самцов и самок происходят вдоль сходных траекторий развития. Однако мы не можем сказать, существуют ли половые различия в траекториях, т.к. для этого необходимы данные по размеру самцов и самок при рождении и при наибольшем возрасте своей жизни.

Относительно более крупные размеры головы в раннем возрасте исследователи (King et al., 1999) пытаются объяснить более широким спектром потребляемой пищи, необходимой для развития. Однако различия между полами остаются неясными. Во взрослом состоянии, согласно нашим результатам, самцы *P. berus nikolskii* по сравнению с самками предрасположены иметь по ряду параметров (общий размер головы, ширина головы на уровне глаз, длина пилеуса и длина морды) более крупные головы. Предполагается, что более крупные головы у самцов могут быть связаны с необходимостью участвовать в поединках с другими самцами за доступ к самкам во время брачного периода (Tomović et al., 2002).

Согласно Зельдич и др. (Zelditch et al., 2012) размещение коэффициентов онтогенетической аллометрии на схематическом теле змей позволяет увидеть их пространственную связность (рис. 8). Фуиман (Fuiman, 1983) нашел, что характер пространственного роста молоди рыб носит обратный характер по отношению к пространственному росту личинок, т.е. аллометрический рост молоди уравновешивается аллометрическим ростом личинок. Исходя из этого, можно дать развитийное толкование аллометрическим коэффициентам. Полученные нами аллометрические коэффициенты с наименьшими значениями принадлежат признакам головы (ширина головы на уровне глаз, длина головы и длина пилеуса), описывающим рост мозгового черепа. Это говорит о том, что мозговой череп после рождения змей растет медленнее других частей тела. Но это также говорит о том, что в дородовой период мозговой череп рос более быстрыми темпами по отношению к остальному телу. Таким образом, этот процесс связан с развитием мозга, отвечающим за поведение и выполнение организмом основных функций. Дородовое развитие мозга, вызываю-

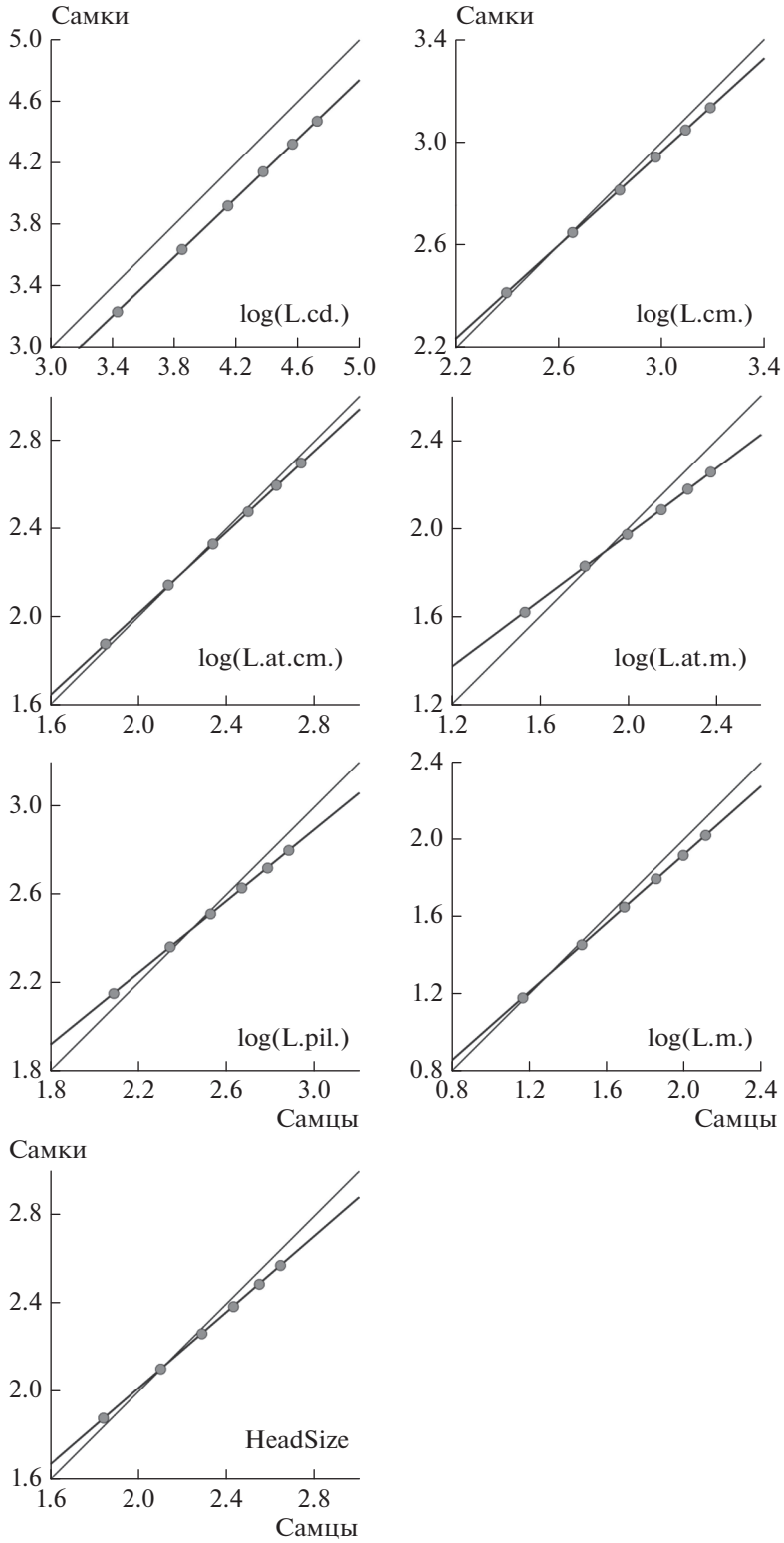


**Рис. 7.** Аллометрия полового диморфизма в размерах (SSD) *P. berus nikolskii*. Тонкая линия показывает изометрию. Толстая линия с кружками показывает наблюдаемые результаты.

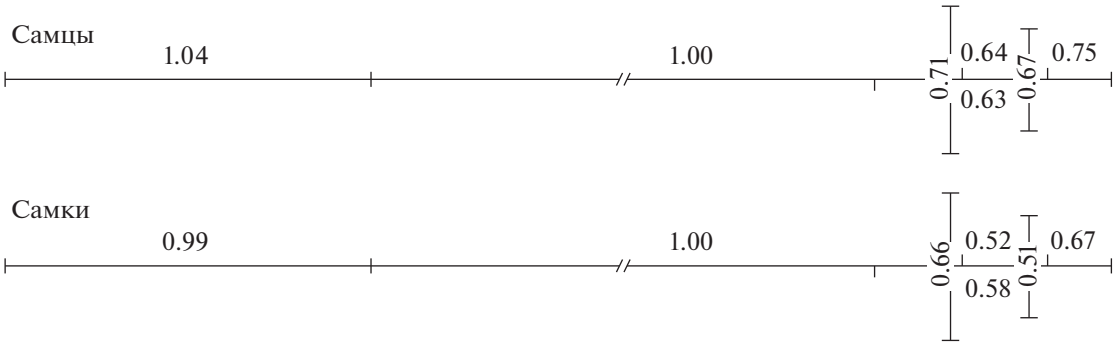


**Рис. 8.** Расположение аллометрических коэффициентов на теле *P. berus nikolskii* (схема).

щее рост мозгового черепа и сопряженных с ним частей головы, приводит к формированию при рождении относительно более крупных голов.

Проведенное исследование показывает, что из всех изученных характеристик тела с правилом Ренча согласуются только ширина головы на уровне глаз, длина пилеуса, длина морды и общий размер головы. При этом при длине тела менее 330–350 мм (для длины морды – приблизительно 250 мм) наблюдается гипоаллометрия SSD с бóльшими значениями признаков у самок. И, наоборот, при длине тела, превышающей указанную величину, наблюдается гипераллометрия SSD с бóльшими значениями тех же признаков у самцов. Предполагается, что аллометрия SSD, согласующаяся с правилом Ренча, эволюционирует в ответ на половой отбор самцов (Clutton-Brock, 1985; Leutenegger, 1978; Webster, 1992; Fairbairn, Preziosi, 1994). Здесь мы вынуждены повторить, что самцы черной лесостепной гадюки участвуют в поединках за доступ к самкам и, видимо, особи с более массивными головами имеют больше шансов оставить свое потомство. Аллометрия SSD, согласующаяся с правилом Ренча, также указывает на бóльшую изменчивость признаков у самцов. В свою очередь, бóльшая изменчивость самцов поддерживает представления Геодакяна (1965, 1972) о том, что самцы представляют собой полигон естественного отбора и определяют направление изменения признака в филогенезе.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши результаты свидетельствуют о том, что при рождении молодые гадюки имеют относительно более длинные и широкие головы, причем у самок головы крупнее, чем у самцов. В дальнейшем относительные размеры головы уменьшаются, голова становиться более сжатой. У самок этот процесс оказывается выраженным сильнее, в результате чего головы у самцов становятся больше и шире, чем у самок. Но такие различия, видимо, должны наблюдаться у более возрастных особей. Для полового диморфизма у *P. berus nikolskii* нами выявлено два источника: дородовое расхождение в развитии и разные скорости роста. Аллометрия SSD показала, что в целом лишь различия в размерах головы могут быть объяснены половым отбором самцов. Хотя для большей надежности также желательно проводить анализ статической аллометрии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Геодакян В.А.*, 1965. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации // Проблемы передачи информации. Т. 1. Вып. 1. С. 105–112.

*Геодакян В.А.*, 1972. О структуре эволюционирующих систем // Проблемы кибернетики. Вып. 25. М.: Наука. С. 81–91.

*Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.*, 2012. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М.: Фитон+. 320 с.

*Ушаков М.В., Зиненко А.И.*, 2013. Подвидовая принадлежность обыкновенной гадюки (Serpentes: Viperidae) из Воронежской и Липецкой областей // Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и технические науки. Тамбов. Т. 18. Вып. 6. С. 3093–3097.

*Ушаков М.В., Климов А.С., Ткаченко А.В.*, 2006. К изучению распространения восточной степной гадюки, *Vipera renardi* (Christoph, 1861), в Воронежской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Сборник научных трудов. Вып. 9. Тольятти. С. 172–175.

*Шитиков В.К., Розенберг Г.С.*, 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра. 314 с.

*Abouheif E., Fairbairn D.J.*, 1997. A Comparative Analysis of Allometry for Sexual Size Dimorphism: Assessing Rensch's Rule // The American Naturalist. V. 149. № 3. P. 540–562. https://doi.org/10.1086/286004

*Alberch P., Gould S.J., Oster G.F., Wake D.B.*, 1979. Size and Shape in Ontogeny and Phylogeny // Paleobiology. V. 5. № 3. P. 296–317. https://doi.org/10.1017/S0094837300006588

*Blanckenhorn W.U., Dixon A.F.G., Fairbairn D.J., Foellmer M.W., Gibert P., Van Der Linde K., Meier R., Nylin S., Pitnick S., Schoff C., Signorelli M., Teder T., Wiklund C.*, 2007. Proximate Causes of Rensch's Rule: Does Sexual Size Dimorphism in Arthropods Result from Sex Differences in Development Time? // The American Naturalist. V. 169. № 2. P. 245–257. https://doi.org/10.1086/510597

*Ceballos C.P., Adams D.C., Iverson J.B., Valenzuela N.*, 2013. Phylogenetic Patterns of Sexual Size Dimorphism in Turtles and Their Implications for Rensch's Rule // Evolutionary Biology. V. 40. № 2. P. 194–208. https://doi.org/10.1007/s11692-012-9199-y

*Clutton-Brock T.H.*, 1985. Size, Sexual Dimorphism, and Polygyny in Primates // Size and scaling in primate biology. MA, Boston: Springer. P. 51–60. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3647-9_4

*Clutton-Brock T.H., Harvey P.H., Rudder B.*, 1977. Sexual Dimorphism, Socionomic Sex Ratio and Body Weight in Primates // Nature. V. 269. № 5631. P. 797–800. https://doi.org/10.1038/269797a0

*Davison A., Hinkley D.*, 1997. Bootstrap Methods and Their Application (Cambridge Series in Statistical and Probabilistic Mathematics). Cambridge: Cambridge University Press. 582 p.

*Fairbairn D.J.*, 1997. Allometry for Sexual Size Dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 28. № 1. P. 659–687. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.659

*Fairbairn D.J., Preziosi R.F.*, 1994. Sexual Selection and the Evolution of Allometry for Sexual Size Dimorphism in the Water Strider, *Aquarius remigis* // The American Naturalist. V. 144. № 1. P. 101–118. https://doi.org/10.1086/285663

*Fuiman L.A.*, 1983. Growth Gradients in Fish Larvae // Journal of fish biology. V. 23. № 1. P. 117–123. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1983.tb02886.x

*Gregory P.*, 2004. Reptiles Sexual Dimorphism and Allometric Size Variation in a Population of Grass Snakes (*Natrix natrix*) in Southern England // Journal of Herpetology. V. 38. № 2. P. 231–240. https://doi.org/10.1670/122-03A

*Huxley J.S.*, 1932. Problems of Relative Growth. New York: The Dial Press, MacVeagh. 276 p.

*King R.B.*, 1989. Sexual Dimorphism in Snake Tail Length: Sexual Selection, Natural Selection, or Morphological Constraint? // Biological Journal of the Linnean Society. V. 38. № 2. P. 133–154. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb01570.x

*King R.B., Bittner T.D., Queral-Regil A., Cline J.H.*, 1999. Sexual Dimorphism in Neonate and Adult Snakes // Journal of Zoology. V. 247. № 1. P. 19–28. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00189.x

*LaBarbera M.*, 1989. Analyzing Body Size as a Factor in Ecology and Evolution // Annual review of ecology and systematics. V. 20. № 1. P. 97–117. https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.000525

*Lawing A.M., Head J.J., Polly P.D.*, 2012. The Ecology of Morphology: The Ecometrics of Locomotion and Macroenvironment in North American Snakes // Paleontology in ecology and conservation. Berlin–Heidelberg: Springer. P. 117–146. https://doi.org/10.1007/978-3-642-25038-5_7

*Leutenegger W.*, 1978. Scaling of Sexual Dimorphism in Body Size and Breeding System in Primates // Nature. V. 272. № 5654. P. 610–611. https://doi.org/10.1038/272610a0

*Liao W.B., Chen W.*, 2012. Inverse Rensch's Rule in a Frog with Female-Biased Sexual Size Dimorphism // Naturwissenschaften. V. 99. № 5. P. 427–431. doi:10.1007%2Fs00114-012-0913-5

*Lovich J.E., Gibbons J.W.*, 1992. A Review of Techniques for Quantifying Sexual Size Dimorphism // Growth Development and Aging. V. 56. № 4. P. 269–269.

*Lucchini N., Kaliontzopoulou A., Val G.A., Martínez-Freiría F.*, 2020. Sources of Intraspecific Morphological Variation in *Vipera seoanei*: Allometry, Sex, and Colour Phenotype // Amphibia-Reptilia. № 1. P. 1–16. https://doi.org/10.1163/15685381-bja10024

*McArdle B.H.*, 1988. The Structural Relationship: Regression in Biology // Canadian Journal of Zoology. V. 66. № 11. P. 2329–2339. https://doi.org/10.1139/z88-348

*Mosimann J.E.*, 1970. Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions // Journal of the American Statistical Association. V. 65. № 330. P. 930–945. https://doi.org/10.1080/01621459.1970.10481136

*Rensch B.*, 1950. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergrösse // Bonner Zoologische Beiträge. № 1. S. 58–69.

*Ricker W.E.*, 1984. Computation and Uses of Central Trend Lines // Canadian Journal of Zoology. V. 62. № 10. P. 1897–1905. https://doi.org/10.1139/z84-279

*Shine R., Olsson M.M., Moore I.T., LeMaster M.P., Mason R.T.*, 1999. Why Do Male Snakes Have Longer Tails Than Females? // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. V. 266. № 1434. P. 2147–2151. https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0901

*Silva F.M., Oliveira L.S., Souza Nascimento L.R., Machado F.A., Costa Prudente A.L.*, 2017. Sexual Dimorphism and Ontogenetic Changes of Amazonian Pit Vipers (*Bothrops atrox*) // Zoologischer Anzeiger. № 271. P. 15–24. https://doi.org/10.1016/j.jcz.2017.11.001

*Smith J.M.*, 1977. Parental Investment: A Prospective Analysis // Animal Behaviour. V. 25. № 1. P. 1–9. https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90062-8

*Sokal R.R., Rohlf F.J.*, 1995. Biometry, The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. New York: W.H. Freeman and Co. 887 p.

*Storer R.W.*, 1966. Sexual Dimorphism and Food Habits in Three North American Accipiters // The Auk. V. 83. № 3. P. 423–436. https://doi.org/10.2307/4083053

*Strauss R.E.*, 1987. On Allometry and Relative Growth in Evolutionary Studies // Systematic zoology. V. 36. № 1. P. 72–75. https://doi.org/10.2307/2413309

*Székely T., Freckleton R.P., Reynolds J.D.*, 2004. Sexual Selection Explains Rensch's Rule of Size Dimorphism in

Shorebirds // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 101. № 33. P. 12224–12227. https://doi.org/10.1073/pnas.0404503101

*Tamagnini D., Stephenson J., Brown R.P., Meloro C.*, 2018. Geometric Morphometric Analyses of Sexual Dimorphism and Allometry in Two Sympatric Snakes: *Natrix helvetica* (Natricidae) and *Vipera berus* (Viperidae) // Zoology. № 129. P. 25–34. https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.05.008

*Tomović L., Radojicić J., Dzukić G., Kalezić M.L.*, 2002. Sexual Dimorphism of the Sand Viper (*Vipera ammodytes* L.) from the Central Part of Balkan Peninsula // Russian Journal of Herpetology. V. 9. № 1. P. 69–76. https://doi.org/10.30906/1026-2296-2002-9-1-69-76

*Webb T.J., Freckleton R.P.*, 2007. Only Half Right: Species with Female-Biased Sexual Size Dimorphism Consistently Break Rensch's Rule // PLoS One. V. 2. № 9. P. e897. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000897

*Webster M.S.*, 1992. Sexual Dimorphism, Mating System and Body Size in New World Blackbirds (Icterinae) // Evolution. V. 46. № 6. P. 1621–1641. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb01158.x

*Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D.*, 2012. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. Academic Press. 488 p. https://doi.org/10.1016/C2010-0-66209-2

# SEXUAL DIMORPHISM IN THE ONTOGENY OF THE BLACK FOREST-STEPPE ADDER (*PELIAS BERUS NIKOLSKII* (VEDMEDERJA, GRUBANT ET RUDAEVA 1986), SERPENTES, VIPERIDAE) FROM THE VORONEZH REGION, BASED ON TRADITIONAL MEASUREMENTS

**M. V. Ushakov[1, *], E. N. Frolova[2, **]**

[1]*Voronezh State University, Galich'ya Gora Nature Reserve, Donskoe, Zadonskii Distr, Lipetsk Region, 399240 Russia*

[2]*Voronezh State University, Voronezh, 394018 Russia*

**e-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru*

***e-mail: katerina199128@mail.ru*

Males and females of the Black forest-steppe adder (*Pelias berus nikolskii*) inhabiting the Voronezh Region, apart from differences in tail length, show external similarities. Individuals have a black body; females may have red-brown spots on their heads. We studied the differences in the ontogeny of 118 males and females caught between 2008 and 2017 in seven locations in the Voronezh Region. Seven traditional body measurements and one calculated trait of overall head size were used for the analysis. Ontogenetic allometry was examined in both sexes. Allometric trajectories were constructed using reduced major axis regression (RMA, model II). Bootstrap residuals were used to test for the significance of the angles between the trajectories for the different sexes. A comparison of snake sizes at birth was performed using a permutation test. To calculate both the sexual dimorphism index (SDI) and the allometry line of sexual size dimorphism (SSD), the residues obtained from the calculations of ontogenetic allometry trajectories were used, to which the predicted measurement values were added. According to our data, the snake has a relatively larger head at birth than at a later age. Head size in relation to body length was found to decrease with age. At birth, females were larger than males in the following traits: relative head width at eye level, relative length of pileus, relative muzzle length, and overall head size. In the adult state, higher values of these traits were found in males. Males have longer tails. Differences in tail length appear at birth and persist throughout growth. Sex differences in growth changes in the study traits, with the exception of the differences in head length, the greatest head width and tail length, are non-allometric in nature and, in addition to prenatal divergence, are caused by a greater growth rate in males. The growth of the tail in both sexes appears to be isometric. Rensch's rule predicts that SSD will be positively correlated with size in taxa, in which males are the larger sex, but negatively correlated with size in taxa, in which the larger sex is female. A study of SSD allometry showed that only head width at eye level, pileus length, muzzle length, and overall head size are consistent with this rule. It is therefore assumed that the larger head in males could have been formed under the action of sexual selection. This may be due to the need for them to participate in combats for access to females during the mating season.

*Keywords:* Nikolsky's adder, growth, allometry, ecology

**EDN:** BUFGSM
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1155–1161*

*УДК 598.115.3*

# СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ВОСТОЧНОЙ СТЕПНОЙ ГАДЮКИ (*VIPERA RENARDI* (CHRISTOPH 1861), SQUAMATA, VIPERIDAE) В АЗЕРБАЙДЖАНЕ

**© 2022 г. Т. М. Искендеров[a], *, Дж. А. Наджафов[b], ****

[a]*Институт Зоологии НАНА, ул. А. Аббасзаде, проезд 1128, квартал 504, Баку, AZ-1004 Азербайджан*

[b]*Бакинский государственный университет, ул. Захид Халилов – 23, Баку, AZ-1148 Азербайджан*

**e-mail: iskenderov52m@mail.ru*

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

Поступила в редакцию 28.12.2021 г.
После доработки 09.05.2022 г.
Принята к публикации 26.05.2022 г.

Приведены данные о распространении, численности и об изменении ареала восточной степной гадюки (*Vipera renardi* (Christoph 1861)) в Азербайджане. Ареал вида в Азербайджане, по данным 70–80-х годов, в основном охватывал окрестности г. Шемахи (северная часть Большого Кавказа в пределах Азербайджана). Для уточнения современного ареала и плотности в популяциях проводили учет особей пешим маршрутным методом, выявлены новые места находки особей, определены численности популяций. Современный ареал вида расширился в северо-западном и северо-восточном направлениях по макросклонам Большого Кавказа, и вид встречается на более высоких участках местообитания (до 1870 м над ур. м.). Причиной изменения ареала предположительно является усиление антропогенной нагрузки, приведшей к изменению условий обитания в нижних границах ареала вида. Исследование показало, что численность особей в популяциях *Vipera renardi* снизилась. В окрестностях г. Шемахи этот показатель составляет в среднем 0.05 ± 0.02 особей/га. На высоких участках северо-восточных макросклонов плотность выше и составляет в среднем 0.1–0.2 особей/га. Однако по направлению к нижней границе ареала (высота 650–700 м над ур. м.) плотность снижается и достигает 0.06 особей/га. Предложено внести *Vipera renardi*, как редкий вид с ограниченным распространением, в Красную книгу Азербайджанской Республики.

*Ключевые слова: Vipera renardi*, степная гадюка, распространение, изменение ареала, численность

**DOI:** 10.31857/S0044513422100063

Учитывая современную таксономию офидиофауны Кавказа (Ананьева и др., 2004; Туниев и др., 2009) и результаты наших исследований (Искендеров и др., 2017), таксономический спектр степных гадюк Азербайджана в настоящее время включает 3 вида, относящихся к роду настоящих гадюк (*Vipera*) и подроду щиткоголовых (*Pelias*): 1. Восточная степная гадюка (*Vipera renardi* (Christoph 1861)), 2. Ереванская степная гадюка (*Vipera eriwanensis* Reuss 1933) и 3. Степная гадюка Лотиева (*Vipera lotievi* Nilson et al. 1995). Вместе с тем предполагается присутствие в Азербайджане еще 2 видов степных гадюк: *Vipera ebneri* (Knoepfler et Sochurek 1955) и *V. dinniki* (Nikolsky 1913). К сожалению, поиски этих двух видов гадюк пока не дали положительных результатов.

Мы исследовали распространение и численность восточной степной гадюки (*Vipera renardi* Christoph 1861) с целью оценки ее современного состояния, возможных изменений ареала в Азербайджане. Необходимость проведения этих исследований также была связана с интенсивной трансформацией естественных местообитаний в антропогенные ландшафты, которая представляет большую угрозу для выживания популяций. Настоящая статья посвящена результатам этих исследований.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала осуществляли в 2019–2021 гг., во время полевых исследований на территориях южного макросклона Большого Кавказа – в Шекинском, Исмаиллинском, Ахсуинском, Шема-

хинском и Гобустанском административных районах. Присутствие *Vipera renardi* устанавливали при непосредственном обнаружении живых особей или их останков, а также по результатам опроса местных жителей. Для определения плотности популяции проводили учет особей по стандартным герпетологическим методикам (Денисман, Калецкая, 1952; Банников и др., 1977; Даревский, Щербак, 1989). На основе литературных сведений и собственных материалов был составлен кадастр распространения *Vipera renardi* в Азербайджане. В исследуемых биотопах были проложены пешие трансекты протяженностью 500–2000 м, шириной по 2 м с каждой стороны от учетчика. Общая протяженность трансектов составила 324 км, всего обнаружены 18 особей. Для настоящей работы мы использовали также литературные данные по распространению и численности *V. renardi* в Азербайджане (Алекперов, Шарифов, 1969; Алиев, 1973; Алекперов, 1978; Алиев, Ганиев, 1985; Tuniyev et al., 2013), а также каталоги и экземпляры коллекций Зоологического института НАН Азербайджана. На основе всех собранных данных были составлены кадастр и карта распространения восточной степной гадюки в Азербайджане.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Таксономический статус.** Распространенные в Азербайджане степные гадюки в научной литературе долгое время относилась к подвиду *Vipera ursini renardi* Christoph 1861 (Банников и др., 1977; Алекперов, 1978). Однако после таксономического пересмотра комплекса видов “vipera ursini” подвид *V. u. renardi* (Christoph 1861), распространенный в восточной части ареала, был признан самостоятельным видом – восточной степной гадюкой (*Vipera renardi* (Christoph 1861)) (Nilson et al., 1994, 1995; Nilson, Andrén, 2001). В дальнейшем распространенные в Азербайджане в северо-восточной части Большого Кавказа популяции гадюк, с учетом некоторых различий в морфологии, фолидозе и структуре ДНК, были представлены как новый, самостоятельный вид – *Vipera* (*Pelias*) *shemakhensis* (Tuniyev et al., 2013). Однако к подобным таксономическим определениям большинство исследователей относится критически, признание *Vipera shemakhensis* самостоятельным видом считается неубедительным (Freitas et al., 2020). Полемика вокруг данной группы гадюк в научной среде продолжается и в настоящее время (Kukuschkin et al., 2012). Для того чтобы определить ее таксономический статус и филогенетические связи в группе степных гадюк, мы продолжаем проводить исследования. Учитывая, что таксономический статус популяций, распространенных на южных склонах Большого Кавказа, в группе гадюк “renardi” является спорным, мы относим их к виду восточной степной гадюки (*Vipera renardi* Christoph 1861).

**Распространение и численность.** Ареал восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) занимает огромные территории и включает Юго-Восточную Европу, южную Украину, степной Крым, степные районы Предкавказья, Большого Кавказа, Центральной Азии и северо-запада Средней Азии, Казахстана и южной Сибири (Ананьева и др., 2004; Туниев и др., 2009). На территории южного Кавказа (Азербайджан и Грузия) обитает одна изолированная популяция (Nilson, Andrén, 2001; Nilson et al., 2009; Туниев и др., 2009). Вид населяет степные, лесостепные и полупустынные зоны, обитает в равнинных и горных полынных степях, на сухих и влажных лугах, скалистых склонах гор, поднимается до 1500 м над ур. м. (Ананьева и др., 2004; Туниев и др., 2009), в то же время избегает интенсивно возделываемых сельскохозяйственных угодий (Nilson, Andrén, 2001).

Степная гадюка в Закавказье была известна с территорий Грузии и Азербайджана, а также из северных и северо-восточных районов Армении, впервые была добыта Мочульским в 1839 г. (Алекперов, 1978). Однако Штраух (1873) ошибочно определил ее как подвид обыкновенной гадюки (*Viper berus*). Только в 1949 г. П.В. Терентьев и С.А. Чернов установили, что в Закавказье обитает подвид *Vipera ursini renardi* Christoph 1861 (Алекперов, 1978). В дальнейшем распространение степной гадюки *Vipera ursini renardi* (=*Vipera renardi*) в Закавказье было изучено многими авторами (Алекперов, 1951, 1978; Алекперов, Шарифов, 1969; Мусхелишвили, 1964; Алиев, 1973; Алиев, Ганиев, 1985; Tuniyev et al., 2013, 2018). В Азербайджане *V. renardi* встречается в основном в северной и северо-восточной частях Большого Кавказа и на территориях Шекинского, Исмаиллинского, Шемахинского и Гобустанского административных районов (Алиев, 1973; Алекперов, 1978; Алиев, Ганиев, 1985; Tuniyev et al., 2013). В этих работах указывается на очаговое распределение *V. u. renardi* (=*V. renardi*) и упоминаются основные локалитеты, по которым можно судить об ареале вида в Азербайджане.

По данным Алекперова (1978), *V. u. renardi* (=*V. renardi*) встречается в основном на территориях Шемахинского р-на, автор указывает места находок в г. Шемаха и его окрестностях в селах Хынысли, Энгахаран, Кыз Каласы, в урочище Едди Кюмбез и на севере от г. Шемаха – с. Де-

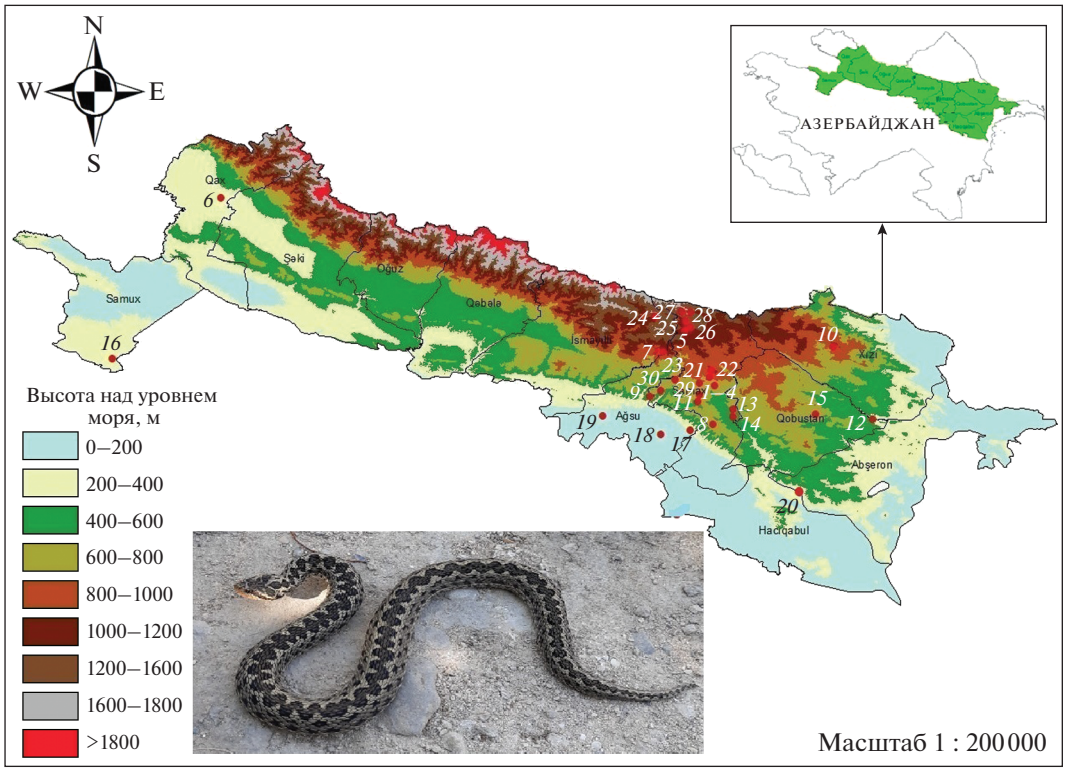


**Рис. 1.** Распространение восточной степной гадюки (*Vipera renardi* Christoph 1861) в Азербайджане (южные склоны Большого Кавказа): *1–30* – места находок (пояснения в тексте).

мирчи (рис. 1, *1–5*). Высота места этих находок меняется от 700 (Едди Кюмбез) до 1500 м над ур. м. (с. Демирчи). В литературе отмечается, что гадюка встречается и в северо-западной части южных склонов. По свидетельствам Алекперова (1978), 2 экз. гадюк, добытых А.Н. Никольским в мае 1907 г. в окрестностях с. Каратала Нухинского р-на (ныне Шекинского р-на), хранятся в музее Грузинской АН (рис. 1, *6*). Алиев и Ганиев (1985) находили гадюк на территории Шекинского (с. Ахмедбейли), Исмаиллинского (с. Ханкенд), Ахсуинского (Ахсуинский перевал), Шемахинского (с. Орта булах) и Хызинского (с. Алтыагадж) районов (рис. 1, *7–10*). Последняя находка расширяет ареал *V. renardi* в Азербайджане на южных макросклонах Большого Кавказа в восточном направлении.

По устным сообщениям змеелова Бакинского змеепитомника Мамедова Искендера в 1984 г. в окрестностях с. Мадрасы (40°3721′ N, 48°3313′E, высота 683 м над ур. м.) и бывшего сотрудника Института зоологии герпетолога Анара Джафарова в 2011 г. поблизости от с. Джанги в степных холмах (40°2942′ N, 49°1553′ E, высота 354 м над ур. м.) были встречены гадюки ренарди (рис. 1, *11*, *12*). В коллекции Института зоологии НАНА (экспедиция Аз ФАН, июль, 1937) хранится 1 экз. гадюки, пойманный в урочище Аджидере Шемахинского р-на (40°3337′ N, 48°4539′ E, высота 546 над ур. м). Наши наблюдения в этих местах подтвердили данную находку, и в июне 2011 г. по дороге в сторону старого кладбища “Шейх Эююб” на каменистом склоне на высоте 672 м была обнаружена одна особь (40°3118′ N, 48°4709′ E) (рис. 1, *13*, *14*). Имеется информация (Tuniyev et al., 2013) о находке гадюки *V. renardi* (= *V. shemakhensis* Tuniyev et al., 2013) в Гобустанском р-не в окрестности с. Маразы, на высоте 800–900 м над ур. м. (рис. 1, *15*).

В указанных выше локалитетах высота распространения гадюки меняется в пределах 500–1500 м над ур. м. и местообитаниями являются горные сухие или ксерофитные степи, лесостепи, поросшие травянистыми и кустарниковыми растениями. Однако имеется информация о распространении *V. renardi* в Азербайджане и на более низких высотах, т.е. в предгорных сухих степях и даже полупустынях на высоте 50–350 м над ур. м. В коллекциях ЗИН РАН хранятся экземпляры, добытые в с. Ахмедбейли Елизаветпольской губернии (ныне Самухский р-н) (рис. 1, *16*). По данным Алекперова и Шарифова (1969), степная гадюка *V. u. renardi* (=*V. renardi*) встречалась в пред-

горных степях Ахсуинского р-на: в окрестностях сел Биджо (40°3056′ N, 48°3332′ E, высота 323 м) и Кенгерли (40°2729′ N, 48°2042′ E, высота 46 м). В каталоге, составленном на основе коллекционных материалов Института зоологии НАНА, имеется заметка о находках гадюки в окрестностях с. Нойджи Ахсуинского р-на (40°3230′ N, 48°1543′ E, высота 112 м) (рис. 1, *17–19*). По устному сообщению, Бурчак-Абрамовича, степная гадюка встречается в холмистых степях долины Пирсагатчая, севернее Сальянского р-на (40°1710′ N, 48°5343′ E, высота 283 м) (рис. 1, *20*) (Алекперов, 1978). Однако обитание гадюки на таких низких высотах (*16–20*) нашими наблюдениями не подтвердилось.

Таким образом, в Азербайджане *V. renardi* сравнительно с высокой плотностью раньше была распространена в окрестностях г. Шемаха (Алекперов, Шарифов, 1969; Алекперов, 1978; Алиев, Ганиев, 1985). Об этом свидетельствует и большое количество особей (более 35), которые были пойманы в 37–40 годах прошлого века в окрестностях г. Шемаха и которые поныне хранятся в коллекции Института зоологии НАН Азербайджана. Данные по численности *V. renardi* в Азербайджане в большинстве публикации прошлых лет отсутствуют. Только в работе Алиева и Ганиева (1985) приводятся данные о низкой численности степной гадюки в Азербайджане. По данным указанных авторов, в Шемахинском р-не в отдельных биотопах на 1 га площади встречались 0.1–0.2 особи, в редких случаях до 0.4–0.5 особей.

Проведенные нами исследования в мае–июле 2019–2021 гг. показали иную картину современного распространения и плотности вида. Несмотря на очаговое распределение *V. renardi* в разных дистанцированных географических точках, что сильно затрудняло обнаружение особей, нам удалось выявить новые находки. Некоторую помощь в поисках нам оказал опрос местных жителей, указавших места наиболее частых встреч со змеями в период сенокосных работ. Сразу отметим, что несмотря на многолетние поиски в местах, указанных в литературе, т.е. в окрестностях г. Шемахи (сёла Хыныслы, Едди Кюмбез, Энгахаран), не было обнаружено ни одной особи. Во время прохождения пеших маршрутов (96 км) были отмечены лишь одна особь в каменистом склоне крепости “Кыз Каласы” (40°3924′ N, 48°3714′ E, высота 845 м) (рис. 1, *21*) и одна особь в окрестностях с. Чухурюрд, возле небольшого водоема (40°4243′ N, 48°3620′ E, высота 1235 м) (рис. 1, *22*). Таким образом, плотность особей в окрестностях г. Шемахи в настоящее время составляет в среднем 0.05 ± 0.02 особи/га, что свидетельствует о резком снижении численности. Не были найдены гадюки и в Ахсуинском (сёла Биджо, Кенгерли, Нойджи), Шекинском (с. Каратала и Ахмедбейли), Шемахинском (сёла Орта Булаг и Мадраса) районах, где территории в основном освоены и трансформированы в сельхозугодия. В Исмаиллинском р-не исследовались (июль, 2021 г.) территории по долине р. Гирдиманчая, скалистые склоны в окрестностях сёл Баскал, Ханкенд и Лагич (трансекты, 54 км). В окрестностях брошенного с. Ханкенд в каменном нагромождении была обнаружена одна особь (40°4513′ N, 48°2526′ E, высота 925 м) (рис. 1, *23*). В Исмаиллинском р-не была отмечена и новая находка (рис. 2). В 31.07.2021 сотрудниками Института зоологии Керимовой И. и Снеговой Н. была замечена одна особь (40°5335′ N, 48°2425′ E) на высоте 1564 м, на травянистом ксерофитном склоне, в окрестностях с. Койдан (рис. 1, *24*). Таким образом, в Исмаиллинском р-не были обследованы трансекты с общей протяженностью 54 км и были обнаружены всего две особи гадюки. Следовательно, плотность составляет 0.09 особей/га.

В пределах Шемахинского р-на исследования проводились и на большей высоте. В июле 2021 г. в окрестностях с. Демирчи и Шафалы на высоте 1520–1600 м над ур. м. в трансектах с общей площадью 32.8 га (82 км × 4 м) нам удалось обнаружить 2 ювенильные (40°5034′ N, 48°3511′ E) и 2 взрослые (40°5036′ N, 48°3332′ E) особи (рис. 1, *25*, *26*). На этом участке плотность особей составляет 0.12 ± 0.08 особей/га. Поиск гадюки продолжился в августе 2021 г. на высоте 1750–1950 м, в окрестностях с. Зарат-Хэйбар, на летних пастбищах, каменистых склонах и в горных степях по верхнему течению р. Пирсагатчая. Учет гадюк проводился на трансектах с общей площадью 31.6 га (79 км × 4 м), было отмечено 6 особей, из которых 4 особи были обнаружены на каменистых склонах на высоте 1870 м (40°5420′ N, 48°3209′ E), 2 особи – на высоте 1750 м, среди зарослей крапивы (40°5424′ N, 48°3141′ E) (рис. 1, *27*, *28*). Средняя плотность гадюк составляет 0.2 ± ± 0.1 особей/га.

Сравнение плотностей популяций *V. renardi*, распространенных на разных высотах, показывает, что плотность на более высоких склонах (1700–1950 м над ур. м.) относительно высокая (0.1–0.2 особей/га). А популяции низких высот (750–950 м над ур. м.) имеют низкую плотность (0.05–0.9 особей/га). Возможно, это связано со слабой антропогенной нагрузкой и сравнительно благоприятными условиями среды обитания на высотных территориях. Новые находки нами были отмечены также в западной части ареала. На западе от г. Шемахи были исследованы терри-

**Рис. 2.** Характерный биотоп восточной степной гадюки (*Vipera renardi* Christoph 1861) в Азербайджане. Исмаллинский р-н, с. Койдана. Июль, 2021 г.

тории на высоте 700–900 м над ур. м. (окрестности сёл Мейсари, Мадраса, Ширван, Шарадил, Муганлы). На трансектах общей протяженностью 119 км на высоте 700–900 м над ур. м. были пойманы три особи: две – в окрестностях с. Муганлы (40°3953′ N, 48°3138′ E, высота 852 м над ур. м.) и одна – на Ахсуинском перевале, вблизи отеля “Shemakha Place” (40°3741′ N, 48°2827′ E, высота 702 м над ур. м.) (рис. 1, *29*, *30*). Следовательно, средняя плотность составила 0.06 ± 0.02 особи/га. О распространения степной гадюки в этих местах есть и устное сообщение сотрудника Института зоологии НАН Азербайджана А. Джафарова, который встретил гадюку в окрестности с. Муганлы.

Указанные в статье места находок *V. renardi* свидетельствуют о том, что в Азербайджане нижняя граница ареала степной гадюки проходит по локалитетам, расположенным на высоте 650–700, а верхняя граница – на высоте 1750–1870 м над ур. м.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование показало, что в настоящее время в пределах ареала *Vipera renardi* Christoph 1861 в Азербайджане происходит изменение в пространственной локализации популяций. Ареал *V. renardi* в Азербайджане ранее ограничивался в основном территорией Шемахинского р-на, в частности г. Шемахи. Локалитеты, указанные ранее для окрестностей г. Шемахи, имели относительно высокую плотность (0.4–0.5 особей/га). Однако в настоящее время численность *V. renardi* в этих локалитетах резко снижена (0.05 ± ± 0.02 особей/га) и популяция находится на грани исчезновения. Отсутствие вида в прежних локалитетах, в частности в низовых степях (50–400 м над ур. м.), возможно, связано с антропогенным прессом (расширением площадей виноградных плантаций и населенных пунктов), нарушающим ландшафтную и экологическую структуру характерных местообитаний. Усиление антропогенной нагрузки способствовало смещению ареала популяции степной гадюки в северном и северо-восточном направлениях по макросклонам Большого Кавказа с большей высотностью. В настоящее время каменистые ксерофитные горные степи и субальпийские луга на высоте 700–1950 м над ур. м. являются наиболее благоприятными для популяций *V. renardi* в Азербайджане. Эти территории используются только в качестве летних пастбищ, отличаются наименьшей антропогенной нагрузкой и более высоким качеством среды обитания. Плотность популяции гадюки в этих местах относительно высока (в среднем 0.1–0.2 особи/га). Однако ближе к нижней границе ареала плотность снижается до 0.06 особи/га.

Выводы:

1. Современный ареал популяций *Vipera renardi*, охватывающий южные макросклоны Большого Кавказа в Азербайджане, расширяется в северном и северо-восточном направлениях и отмечается на более высоких участках (до 1900 м над ур. м).

2. Расширение ареала *Vipera renardi* в северо-восточном направлении, т.е. в сторону ареала гадюки Лотиева (*Vipera lotievi* Nilson et al. 1995) может привести к стыковке и даже слиянию ареалов этих двух родственных видов.

3. В настоящее время в Азербайджане численность восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) снизилась и меняется в среднем в пределах 0.06–0.2 особи/га.

4. Предложено внести *Vipera renardi* (Christoph 1861) – вид с ограниченным распространением и со снижающейся численностью – в Красную книгу Азербайджана с охранным статусом VU.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны специалисту Музея Природы им. В.Н. Каразина Харьковского национального университета О. Зиненко и сотруднику Института зоологии НАН Азербайджана Н. Новрузову за оказанную помощь при подготовке рукописи статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алекперов А.М.,* 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Монография. Баку: издательство “Элм”. 263 с.

*Алекперов А.М., Шарифов Ф.К.,* 1969. Материалы о пресмыкающихся Ширванской степи (Змеи) // Ученые записки Азерб. гос. университета, серия биологических наук. Баку. С. 62–69.

*Алиев Т.Р.,* 1973. Об исследовании некоторых ядовитых змей Азербайджана // Герпетологические исследования. Сборник материалов. III Всесоюзная герпетологическая встреча молодых ученых, Ленинград. С. 6–8.

*Алиев Т.Р., Ганиев Ф.Р.,* 1985. Распространение и эколого-морфологические особенности степной гадюки *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) в Азербайджане // Известия АН Азерб. ССР. Серия биол. наук. № 1. С. 44–50.

*Ананьева Н.Б., Орлов Н.Л., Халиков Р.Г., Даревский И.В., Рябов С.А., Барабанов А.В.,* 2004. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). С.-Петербург: Зоологический институт РАН. 230 с.

*Банников Г.А., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н.,* 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Москва: Просвещение. 411 с.

*Даревский И.С., Щербак Н.Н.*, 1989. Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: Наукова Думка. 172 с.

*Динесман Л.Г., Калецкая М Л.*, 1952. Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР. С. 329–341.

*Искендеров Т.М., Ахмедов С.Б., Бунятова С.Н.,* 2017. Гадюка Лотиева (*Pelias lotiev*i, Serpentes, Viperidae) – новый вид для фауны Азербайджана // Зоологический журнал. Т. 96. № 1. С. 121–124.

*Мусхелишвили Т.А.,* 1964. Ландшафтное-зональное распределение пресмыкающихся в Восточной Грузии // Сообщение АН Груз. ССР. Тбилиси. Т. 36. № 2. С. 463–468.

*Туниев Б.С., Орлов Н.А., Ананьева Н.Б., Агасян А.Л.,* 2009. Змеи Кавказа // Зоологический институт РАН. Санкт-Петербург–Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 132–134.

*Freitas I., Ursenbacher S., Mebert K., Zinenko O., et al.,* 2020. Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae) // Amphibia–Reptilia. 41(3), 285–311. https://doi.org/10.1163/15685381-bja10007

*Kukuschkin O., İskenderov T., Axmedov S., Bunyatova S., Zinenko O.,* 2012. Additions to the distribution of *Vipera eriwanensis* (Serpentes: Viperidae) in Transcaucasia, with comments on the identity of vipers in northeastern Azerbaijan // Herpetology Notes. V. 5. P. 423–427. Pupli shed on line (http:/www.herpetologynotes.seh-herpetology.org).

*Nilson G., Hoggren M., Tuniyev B., Orlov N., Andrén C.,* 1994. Phylogeny of the vipers of the Caucasus (Reptilia: Viperidae) // Zool. Scripta. V. 23 (4). P. 353–360.

*Nilson G., Tuniyev B.S., Orlov N.L., Hoggren M., Andren C.,* 1995. Systematics of the Vipers of the Caucasus: Polymorphism or Sibling Species? // Asiatic Herpetological Resaearch. V. 6. P. 1–26.

*Nilson G., Andrén C.,* 2001. The steppe and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // Acta Zool. V. 47 (2–3). P. 87–267.

*Nilson G., Andrén C., Tuniyev B.*, 2009. Eastern Steppe Viper *Vipera renardi* (англ.). The IUCN Red List of Threatened Species. Дата обращения: 27 августа 2020.

*Tuniyev S.B., Orlov N.L., Tuniyev B.S., Kidov A.A.,* 2013. On the taxonomical status of steppe viper from foothills of the south macroslope of the east Caucasus // Russian Journal of Herpetology. V. 20. № 2. P. 129–146.

*Tuniyev B.S., Iremashvili G.N., Petrova T.V., Kravchenko M.V.,* 2018. Rediscovery of the steppe viper in Georgia // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 322. № 2. 121 p.

# THE PRESENT DISTRIBUTION AND NUMBERS OF THE EASTERN STEPPE VIPER (*VIPERA RENARDI* (CHRISTOPH 1861), SQUAMATA, VIPERIDAE) IN AZERBAIJAN

**T. M. Iskenderov[1, *], J. A. Najafov[2, **]**

[1]*Institute of Zoology, Azerbaijan National Academy of Sciences, st. A. Abbaszade, passage 1128, quarter 504, Baku, AZ-1004 Azerbaijan*

[2]*Baku State University, Baku, AZ-1148, st. Zahid Khalilov 23, Baku, AZ-1148 Azerbaijan*

**e-mail: iskenderov52m@mail.ru*

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

The distribution, abundance and range change of the Eastern steppe viper (*Vipera renardi* (Christoph 1861)) are updated in the Republic of Azerbaijan. The range of the species in Azerbaijan, based to the information dating back to the 1970–1980s, mainly covered the vicinity of the city of Shamakhi, northern Greater Caucasus within Azerbaijan. To clarify the current range and population density, individuals were counted en route, new locations identified, and the numbers determined. The modern range of the species has somewhat shifted and expanded in the northwestern and northeastern directions along the southern macro slopes of the Greater Caucasus, presently covering also the higher parts of the distribution area, up to 1870 m a.s.l. The reasons for the change seem to lie in the increased anthropogenic pressure, which has led to a change in habitat conditions at the lower range limits. Our study shows that, in Azerbaijan, the numbers of *Vipera renardi* have decreased. In the vicinity of Shamakhi, it averages $0.05 \pm 0.02$ ind./ha. In the elevated areas of the northwestern and northeastern macro slopes, the density is relatively higher and averages 0.1–0.2 ind./ha. However, closer to the lower range limits (650–700 m a.s.l. elevations), the density is decreased to 0.06 ind./ha. *Vipera renardi*, a rare species with a limited distribution, is recommended to be included in the Red Data Book of the Azerbaijan Republic.

*Keywords*: change in distribution, abundance, faunistic records

**EDN:** WNOWQG
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1162–1172*

*УДК 599.363;599.323*

# РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК *MYODES*, *CRASEOMYS* (RODENTIA, CRICETIDAE, ARVICOLINAE) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

**© 2022 г. А. А. Кислый[a, b, *], Ю. С. Равкин[b, c], В. П. Стариков[d], С. М. Цыбулин[b], В. В. Панов[b], В. А. Юдкин[b, e], И. Н. Богомолова[b]**

[a] *Омский государственный педагогический университет, Омск, 644099 Россия*
[b] *Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия*
[c] *Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, 634050 Россия*
[d] *Сургутский государственный университет, Сургут, 628412 Россия*
[e] *Новосибирский государственный университет, Новосибирск, 630090 Россия*
**e-mail: alphaedeliways@yandex.ru*

Поступила в редакцию 02.03.2022 г.
После доработки 30.05.2022 г.
Принята к публикации 02.06.2022 г.

По материалам, собранным во второй половине лета за период с 1954 по 2016 гг. в равнинной и горной частях Западной Сибири, проанализированы особенности распределения лесных полевок в зональном и провинциальном аспектах. На основании кластерного анализа матриц коэффициентов сходства показателей обилия составлены классификации местообитаний по степени благоприятности условий среды для каждого из исследованных видов. Выделено пять типов условий: оптимальные, субоптимальные, субпессимальные, пессимальные и экстремальные. При этом для красной полевки первый тип разделен на два подтипа: горный и равнинный. На основе классификаций установлена связь пространственной неоднородности обилия видов с влиянием факторов среды и их неразделимых сочетаний – природно-антропогенных режимов. Для лесных полевок характерна идентичная (кроме некоторых исключений исключениями) иерархия факторов, которые условно разделены на три группы по силе связи с распределением. Факторы первой группы – тепло- и влагообеспеченность вместе с ее широтными и высотными вариациями, второй группы – различия растительного покрова местообитаний, третьей группы – заболоченность, заливание в половодье, распашка и застроенность местообитаний, которые оказывают значительное локальное, но малое в целом по Западной Сибири влияние на распределение полевок.

*Ключевые слова: Myodes glareolus*, *Myodes rutilus*, *Craseomys rufocanus*, Западная Сибирь, Алтай, Саяны, пространственное распределение, плотность популяции, факторы среды, кластерный анализ, организация населения, мелкие млекопитающие

**DOI:** 10.31857/S0044513422100087

Род лесных полевок *Myodes* Pallas 1779 в Западной Сибири и Алтае-Саянской горной стране представлен тремя видами: рыжей (*Myodes glareolus* Schreber 1780), красной (*Myodes rutilus* Pallas 1779) и красносерой (*Craseomys*[1] *rufocanus* Sundevall 1846) (Павлинов, 2019).

Рыжая полевка, судя по литературным сведениям, предпочитает поляны и редколесья. Всюду избегает густых лесов с сомкнутым древостоем (Громов, Поляков, 1977; Hille, Mortelliti, 2011). На востоке ареала этой полевки больше в светлых вторичных лесах или на поросших кустарниками хвойных опушках. Обычна она в пойменных лесах (Громов, Ербаева, 1995).

Красная полевка в таежной зоне Западной Сибири и в Алтае-Саянской горной стране предпочитает леса, особенно с участием темнохвойных пород, в первую очередь кедра (Лаптев, 1958; Юдин и др., 1979; Виноградов, 2007). Кроме того, она встречена во всех местообитаниях, где имеются хотя бы отдельные участки древесной или кустарниковой растительности, обычна по окраинам моховых болот, заходит в поля, луга и поселки (Юдин и др., 1979; Лукьянова, 1980; Равкин и др., 1985; Виноградов, 2007).

Красносерая полевка обитает в лесах, часто в долинах рек, где, как правило, предпочитает гу-

[1] Согласно дробной системе полевок (Абрамсон, Лисовский, 2012) ранг *Craseomys* поднят до родового. Тем не менее для трех указанных экологически близких видов мы используем прежнее русское родовое название – “лесные полевки”.

стые заросли (Соколов, 1977; Christensen, Hörnfeldt, 2006). Обычна она в горно-таежных ельниках и кедрачах, по речным долинам проникает в равнинную и горную тундры (Павлинов, 2019).

Все три вида группы “лесных полевок” в Западной Сибири отнесены к лесному типу пространственного распределения как при экспертной оценке (Кислый и др., 2019), так и при интерпретации результатов кластерного анализа (Кислый и др., 2018). Тем не менее в обоих случаях можно проследить различия в предпочтении видов среди разных по степени облесенности и составу лесообразующих пород лесных и мозаичных местообитаний. Эти особенности отражены на подтиповом уровне классификаций. Цель данного исследования – количественная характеристика особенностей пространственного распределения каждого вида лесных полевок и выявление факторов среды, определяющих плотность их популяций.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Особенности распределения лесных полевок исследованы на территории Западной Сибири, в которую включена часть Западно-Сибирской равнины без правобережья Енисея, а также часть Алтай-Саянской горной страны: Кузнецко-Салаирская и Алтайская горные области (Западная Сибирь ..., 1963).

Кроме личных материалов, в работе использованы сведения из литературных источников (Равкин, Лукьянова, 1976; Глотов и др., 1978; Юдин и др., 1979; Лукьянова, 1980; Вартапетов, 1982; Равкин и др., 1985, 1996, 2006; Вознийчук и др., 2006; Виноградов, 2007) и неопубликованные материалы вкладчиков банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, собранные, как правило, с 16 июля по 31 августа за период с 1954 по 2016 гг. (Банк данных ..., 2012). В общей сложности проанализированы результаты учета мелких млекопитающих в 3479 биотопах, считая места повторного сбора данных в аналогичных местообитаниях в разные годы. Помимо авторов настоящей статьи и ряда публикаций, материалы которых были использованы в данном исследовании, в сборе сведений участвовали Е.Н. Бочкарева, Е.А. Горбунова, Н.Г. Дмитриева, В.Г. Козин, А.Н. Конунова, А.В. Макаров, А.А. Одинцева, С.В. Пучковский и многие другие – всего 80 специалистов.

Учеты зверьков проведены с помощью давилок, ловчих канавок и направляющих заборчиков. Карты мест проведения учетов приведены ранее (Кислый и др., 2019b). Все показатели обилия (плотности) даны в пересчете на 100 цилиндро-суток (ц.-с.). Для этого число особей в пересчете на 100 давилко-суток сначала приведено к их количеству на 1 км$^2$ (умножением на 400; Никифоров, 1963), а затем уменьшено в 145 раз (множитель для перевода со 100 ц.-с. на 1 км$^2$; Равкин, Ливанов, 2008). Усредненные показатели рассчитаны без учета соотношения площадей местообитаний.

Для описания распределения лесных полевок использованы материалы, усредненные за все годы проведения учетов. Кроме того, использованы карты растительности Западной-Сибирской равнины (Ильина и др., 1985), составленные раздельно по зонам и подзонам, а также по группам выделов. Это позволяет в определенной степени минимизировать влияние межгодовых и частных (локальных) колебаний обилия исследуемого вида на результаты анализа его пространственного распределения. Из-за того, что изменения природных условий при смещении к полюсам в приполярных районах происходят гораздо интенсивнее, чем на территориях южнее северной тайги, подзона субарктических тундр при расчетах разделена на три подзональные полосы (северные моховые, низкокустарниковые и южные кустарниковые тундры), а подзона северной тайги – на две полосы (северотаежные редколесья и типичная северная тайга) в соответствии с геоботаническим районированием (Ильина и др., 1976). Для горной части исследованной территории данные усреднены по группам выделов рукописной карты В.П. Седельникова “Экосистемы республики Алтай” раздельно по провинциям с уточнением по “Ландшафтной карте Алтае-Саянского экорегиона” (2001). В указанные в тексте группы выделов входят коренные формации и их производные за исключением мелколиственных лесов, а также полностью или частично распаханных участков. Таким образом, коренные и производные мелколиственные леса рассмотрены как единое местообитание, так же как и поля (открытые, без включений древесной растительности, и в сочетании с перелесками). Поэтому, если в тексте названа лишь коренная формация, сказанное о ней относится и к большей части ее производных, кроме оговоренных.

Вид считали многочисленным в местообитаниях, где его обилие составляет 10 и более особей на 100 ц.-с., обычным – от 1 до 9, редким – от 0.1 до 0.9, очень редким – менее 0.1 (Кузякин, 1962). В случаях, когда рядом с конкретным значением не приведена единица пересчета, она соответствует 100 ц.-с.

Пространственно-типологическая организация населения и распределения отдельных видов и их групп выявлена с помощью одного из методов кластерного анализа с использованием программы “Факторная классификация” (Трофимов, 1976). В качестве меры сходства выбран коэффициент Жаккара для количественных признаков

(Наумов, 1964). Алгоритм этой программы предусматривает агрегацию всех имеющихся проб в незаданное число групп таким образом, чтобы учитываемая объединением часть дисперсии матрицы сходства была максимальной. Для этого сначала из всех коэффициентов вычитают среднее по матрице значение. В результате показатели ниже этого порога становятся отрицательными. Далее строки с положительными в сумме значениями попарно объединяются, и выбирается та пара строк, объединение которых учитывает наибольшую часть дисперсии. Данные по этой паре объединяют, а значения сходства по ней усредняют. После этого процедуру поиска и агрегации повторяют. Подобное преобразование продолжается, пока учитываемая его результатами дисперсия возрастает (Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980). При необходимости крупные классы могут быть дополнительно разделены на подклассы.

Оценка связи с факторами среды и природными режимами, как совокупностью неразделимых сочетаний факторов, проведена с помощью линейной качественной аппроксимации матриц связи (Равкин и др., 1978). Она не требует количественной оценки проявления факторов среды, достаточно их балльной оценки (например, степень облесенности) или неранжированных признаков (лесообразующие породы деревьев) (Равкин, Ливанов, 2008). Для снятия дисперсии из коэффициентов сходства проб, вошедших в одну градацию фактора или класса, вычитали среднее внутриклассовое значение сходства, а к межклассовым связям прибавляли среднее по ним значение. Это приводит к уменьшению различий в коэффициентах сходства и, соответственно, их дисперсии. Доля ее уменьшения принята в качестве учтенной части дисперсии. Объясненной ее можно считать, если анализируемый класс соответствует градациям того или иного фактора, например высокой, средней или низкой облесенности. Оценка множественной аппроксимации в этом случае рассчитана как общее уменьшение дисперсии всеми факторами и режимами, вместе взятыми. Коэффициент множественной корреляции примерно равен корню квадратному из величины доли учтенной дисперсии, представленной в долях единицы. Статистическая обработка материала проведена с использованием программного обеспечения банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН (Равкин, Ефимов, 2009).

Применение метода факторной классификации в изучении распределения одного вида вызвало необходимость некоторой корректировки методики расчета. Например, нулевое обилие полевок дает нулевые значения коэффициента сходства и образует значительное количество одиночных классов, что приводит к трудно интерпретируемым результатам. В то же время, два равных, но бесконечно малых числа, фактически мало отличающихся по предметным соображениям от нуля, сходны на 100%. Для устранения подобных искажений нулевые варианты включены в наиболее сходные по условиям среды группы выделов с отличным от нуля обилием, независимо от плотности полевок в этих выделах. Нулевые значения обилия для всех местообитаний зоны, подзоны, подзональной полосы или горной провинции, куда отдельный вид лесных полевок не проникает, заменены при расчетах на бесконечно малую величину (десятая часть наименьшего по выборке ненулевого значения). Это приводит к объединению таких проб в один класс, так же как в случае, если даже сильно различающиеся показатели обилия имеют в ряду плавный переход. Оценка информативности факторов среды и режимов проведена на основании матрицы сходства по обилию без такой замены.

После формализованного разбиения состав выделенных классов идеализирован, т.е. концептуально переработан. Для этого отклоняющиеся от разработанной концепции пробы перенесены в те группы, в которые они должны входить в соответствии с принятым объяснением. При этом, с одной стороны, оценка информативности классификации (доля учтенной ею дисперсии) снижается. С другой стороны, подобная перестановка упрощает понимание и однозначность классификации, приводя ее в соответствие с нашими представлениями о предмете исследования (Равкин, Ливанов, 2008).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Рыжая полевка** обычна как в целом по Западной Сибири, так отдельно по равнине и горным областям (по 1 особи на 100 ц.-с.[2]). На Западно-Сибирской равнине она распространена от подзональной полосы типичной северной тайги до лесостепи включительно, с наибольшим обилием в южной тайге (5), к северу и к югу от которой обилие уменьшается. Эта полевка встречена во всех горных провинциях Кузнецко-Салаирской и Алтайской горных областей, исключая Юго-Восточный Алтай. В горах ее обилие снижается при смещении вверх: чаще всего эту полевку встречали в предгорьях (2), реже – в низко- и среднегорьях (1 и 0.9), а высокогорные местообитания для нее наименее привлекательны (0.08). В целом в населенной рыжей полевкой части Западной Сибири этот вид предпочитает мелколиственные леса и поля-перелески. В горах благоприятна для нее черневая тайга. Эта полевка обычно избегает открытых, особенно заболоченных и заливаемых в половодье территорий, равно как и местообитаний с недостаточной теплообеспеченностью (вы-

[2] Далее подобные показатели приведены без наименования.

**Таблица 1.** Классификация местообитаний Западной Сибири по степени их благоприятности для рыжей полевки

| Типы | Условия среды в местообитаниях | Обилие/в среднем, особей на 100 ц.-с. |
|---|---|---|
| 1 | Оптимальные в мелколиственных и темнохвойно-мелколиственных лесах южной тайги, подтаежных лесов, Северо-Предалтайской и Северо-Восточной провинций Алтая и Кузнецкого Алатау; в полях-перелесках Северо-Предалтайской провинции | 2–10/6 |
| 2 | Субоптимальные в хвойных лесах и на открытых полях южной тайги; в лиственничных лесах Северо-Восточного Алтая и Кузнецкого Алатау; в полях-перелесках равнины и Кузнецко-Салаирской горной области; в степях Кузнецкой котловины; в равнинных селитебных местообитаниях | 0.2–12/3 |
| 3 | Субпессимальные в мелколиственных лесах равнины и Кузнецко-Салаирской горной области, кроме оптимальных; в темнохвойных и сосновых лесах подтаежной подзоны, Северо-Восточного Алтая и Кузнецко-Салаирской горной области; в поймах крупных рек и долинах их притоков от средней тайги до подтаежных лесов включительно | 0.4–3/1 |
| 4 | Пессимальные в хвойных лесах и редколесьях равнины, кроме южнотаежных; в подгольцовых редколесьях; на Северо-Западном, Северном, Центральном и Восточном Алтае; в полях-перелесках Северо-Восточного Алтая; в открытых, кроме оптимальных и субоптимальных; на болотах; в поймах крупных рек и долинах их притоков в типичной северной тайге и лесостепной зоне; в сообществах пойм горных рек; в горных селитебных местообитаниях | 0.02–1/0.2 |
| 5 | Экстремальные севернее типичной северной тайги, в степной зоне и на Юго-Восточном Алтае | 0 |

сокогорий и, особенно, равнинных тундр) (Кислый, Одинцев, 2020).

По результатам кластерного анализа составлена классификация местообитаний по степени их благоприятности для рыжей полевки. Построены пространственно-типологический граф и картосхема ее распределения (рис. 1, табл. 1). Наиболее благоприятные условия среды, обеспечивающие максимальную плотность вида, чаще всего характерны для мелколиственных и темнохвойно-мелколиственных лесов лесной зоны равнины и ряда горных провинций. Обилие этой полевки снижается в направлении к лесам других типов и, особенно, к открытым местообитаниям.

Наибольшая индивидуальная связь с распределением рыжей полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности (46% учтенной дисперсии; табл. 2). Несколько меньше выражена связь с зональностью и подзональностью (33%), более чем вдвое меньше – с провинциальностью (16%). Тип растительности, высотная поясность, облесенность и состав лесообразующих пород объясняют 8–10% дисперсии. Еще слабее связано распределение вида с распашкой (1%). Менее 1% неоднородности матрицы сходства приходится на такие факторы среды, как заливание в половодье, застройка и заболоченность.

Классификационные режимы (по благоприятности местообитаний) учитывают 59% дисперсии матрицы сходства. Оценка связи неоднородности обилия рыжей полевки со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями равна 63% учтенной дисперсии.

**Красная полевка** в части ее пространственного распределения, проанализированного по результатам кластерного анализа и аппроксимации, описана ранее (Кислый и др., 2019а). В целом по Западной Сибири наибольшее ее обилие характерно для темнохвойной (особенно горной) и черневой тайги (табл. 3). Смена лесообразующих пород и, в большей степени, уменьшение облесенности снижают благоприятность условий среды для этой полевки (табл. 2). В данной работе пространственно-типологический граф классификации местообитаний по степени благоприятности условий среды для вида дополнен картосхемой (рис. 2).

**Красносерая полевка** в целом по Западной Сибири обычна (1), а на равнине – редка (0.9). Здесь она населяет лесную и лесостепную зоны. В среднем по зонам и подзонам больше всего этой полевки в южной тайге (3), к северу и к югу от которой обилие снижается. В целом по горной территории Западной Сибири красносерая полевка обычна (3) и встречена во всех исследованных провинциях. В горах она одинаково обычна от

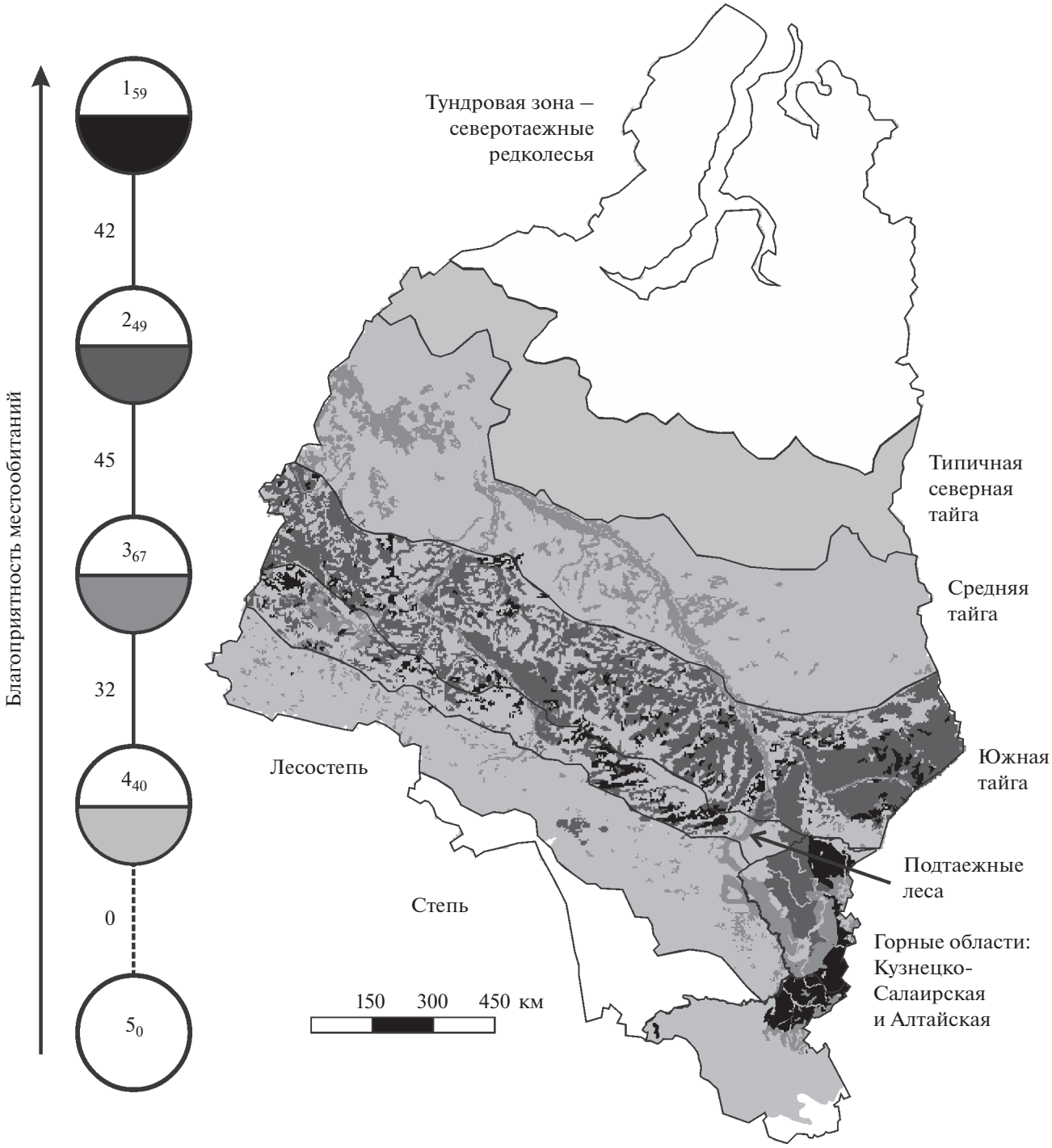


**Рис. 1.** Пространственно-типологическая неоднородность благоприятности условий среды для рыжей полевки в Западной Сибири. Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства 32%). Круглыми значками обозначены типы классификации. Цифры внутри – номера таксонов, соответствующие номерам в табл. 1. Рядом с индексом показано среднее сходство проб, вошедших в тип. Интенсивность заливки нижней половины значков соответствует интенсивности заливки на картосхеме. Цифры у связей между таксонами означают среднее сходство вошедших в них проб.

предгорий до среднегорий (3), а в высокогорьях ее втрое меньше. В целом по Западной Сибири красносерая полевка чаще всего населяет леса и редколесья. Различия в предпочтении насаждений с разным составом лесообразующих пород не постоянны от места к месту и, вероятно, случай-

**Таблица 2.** Оценка силы связи факторов среды и обилия лесных полевок в Западной Сибири

| Группа факторов, фактор, режим | Полевки | | |
|---|---|---|---|
| | красносерая | рыжая | красная |
| Группа I | | | |
| Тепло- и влагообеспеченность | 28 | 46 | 10 |
| Зональность и подзональность | 25 | 33 | 10 |
| Провинциальность | 9 | 16 | 2 |
| Высотная поясность | 10 | 9 | 1 |
| Группа II | | | |
| Тип растительности | 8 | 10 | 3 |
| Облесенность | 7 | 9 | 5 |
| Состав лесообразующих пород | –[3] | 8 | 3 |
| Группа III | | | |
| Заболоченность | 0.9 | 0.1 | 0.4 |
| Заливание в половодье | 0.6 | 0.9 | 0.7 |
| Распашка | 0.4 | 1 | 0.2 |
| Застроенность | 0.01 | 0.4 | 0.2 |
| Сочетания | | | |
| Все факторы | 34 | 48 | 21 |
| Режимы классификации по благоприятности условий среды в местообитаниях | 45 | 59 | 21 |
| Все факторы и режимы | 50 | 63 | 27 |

[3] Связь фактора с неоднородностью обилия вида при кластерном анализе не выявлена.

**Таблица 3.** Классификация местообитаний Западной Сибири по степени их благоприятности для красной полевки

| Типы и подтипы | Условия среды | Обилие/в среднем, особей на 100 ц.-с. |
|---|---|---|
| 1 | Оптимальные в лесах с участием темнохвойных пород | 7–31/19 |
| 1.1 | Оптимальные на Северо-Восточном Алтае и Кузнецком Алатау | 19–31/24 |
| 1.2 | Оптимальные на равнинах | 7–19/14 |
| 2 | Субоптимальные (кроме оптимальных) в лесах и редколесьях | 0.4–33/6 |
| 3 | Субпессимальные (кроме пессимальных) в не лесных местообитаниях | 0.07–10/3 |
| 4 | Пессимальные в равнинных степях и тундрах | 0.04–5/0.7 |
| 5 | Экстремальные в арктических тундрах | 0 |

ны либо имеют лишь локальное значение. Несмотря на отсутствие этой полевки в равнинной тундровой зоне, ее немало в горных тундрах, особенно мохово-лишайниковых и каменистых (Кислый, 2020).

Согласно полученной классификации, наиболее благоприятны для красносерой полевки лесные участки территории южной тайги, Кузнецкого Алатау, Северо-Западного, Северного, Центрального и Северо-Восточного Алтая, включая подгольцовые редколесья. Среднее обилие по группам выделов геоботанических карт уменьшается к лесам других регионов Западной Сибири, а также к мозаичным и, особенно, открытым местообитаниям (рис. 3, табл. 4).

Наибольшая связь распределения красносерой полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена с тепло- и влагообеспеченностью (28% учтенной дисперсии; табл. 2). Связь с зональностью и подзональностью менее информативна (25%). Высотная поясность, провинциальность, тип растительности и облесенность объясняют от 7 до 10% дисперсии каждый. Оценка силы связи заболоченности, заливания в половодье, распашки и застройки с распределением красносерой полевки составляет менее 1%. Клас-

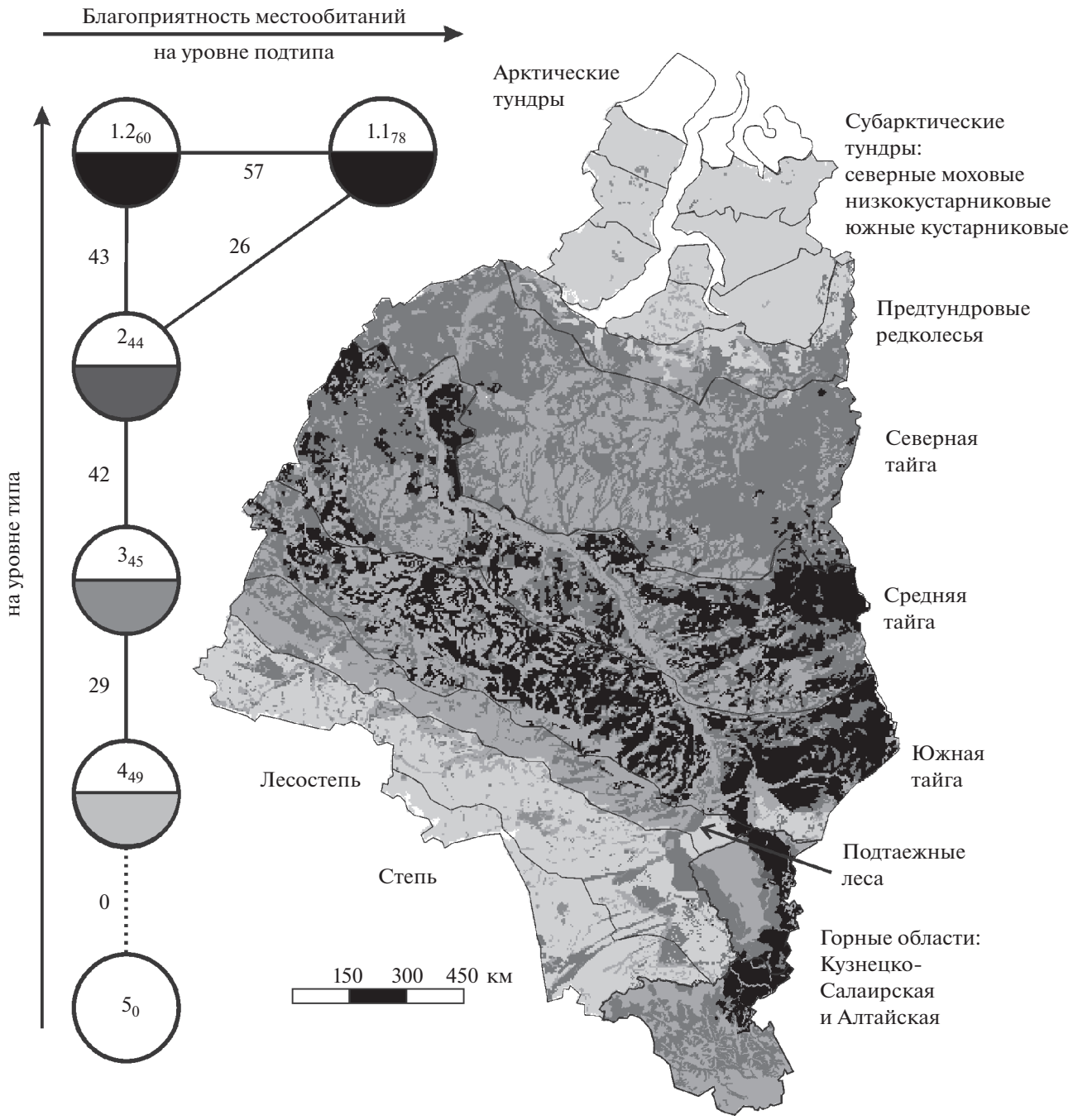


**Рис. 2.** Пространственно-типологическая неоднородность благоприятности условий среды для красной полевки в Западной Сибири. Граф построен на уровне подтипа местообитаний (порог значимости сходства 26%). Круглыми значками обозначены типы и подтипы классификации. Цифры внутри – номера таксонов, соответствующие номерам в табл. 3. Остальные условные обозначения как на рис. 1.

сификационные режимы (по благоприятности местообитаний) учитывают 45% дисперсии матрицы сходства и дают приращение в 16%. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями равна 50% учтенной дисперсии.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленный по выполненным классификациям местообитаний Западной Сибири список факторов среды и их сочетаний, связанных со встречаемостью лесных полевок, можно условно разделить на три группы по силе этих связей.

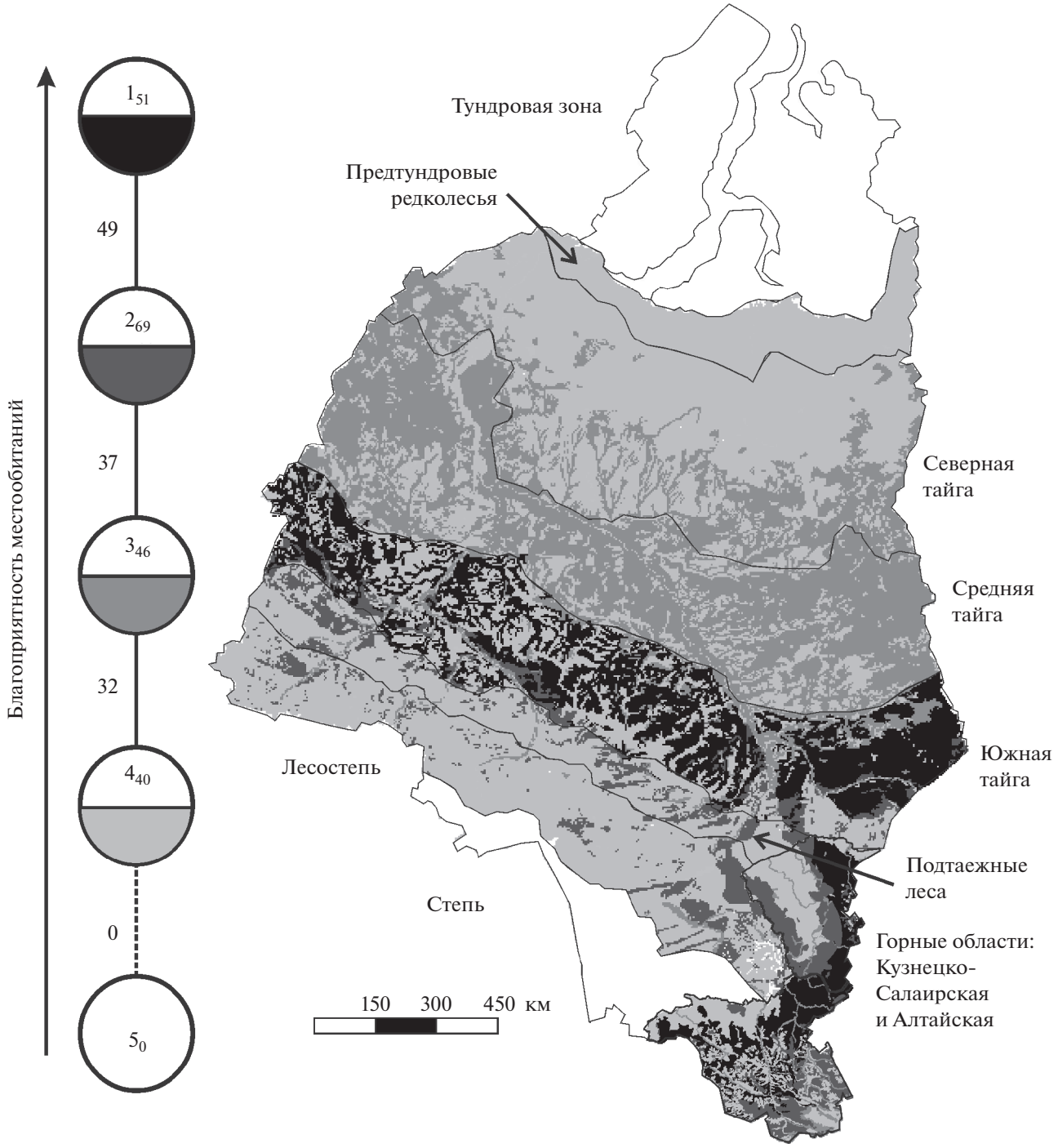


**Рис. 3.** Пространственно-типологическая неоднородность благоприятности условий среды для красносерой полевки в Западной Сибири. Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства 32%). Круглыми значками обозначены типы классификации. Цифры внутри – номера таксонов, соответствующие номерам в табл. 4. Остальные условные обозначения как на рис. 1.

Список этих факторов, а также их внутригрупповая иерархия не одинаковы для каждого из исследованных видов полевок.

Первая группа включает в себя тепло- и влагообеспеченность – наиболее информативный для всех исследованных видов полевок фактор, представляющий собой сочетание зональности и подзональности на равнине, провинциальности и высотной поясности в горах.

Во вторую группу входят факторы, демонстрирующие связь распределения лесных полевок с обликом растительности: тип растительного по-

**Таблица 4.** Классификация местообитаний Западной Сибири по степени их благоприятности для красносерой полевки

| Типы | Условия среды в местообитаниях | Обилие/в среднем, особей на 100 ц.-с. |
|---|---|---|
| 1 | Оптимальные в лесах и редколесьях южной тайги, Северо-Западного, Северного, Центрального и Северо-Восточного Алтая, а также Кузнецкого Алатау | 0.2–19/5 |
| 2 | Субоптимальные в лесах и редколесьях в горах, кроме оптимальных, и южнее южной тайги на равнине; в полях-перелесках южной тайги и Кузнецкого Алатау; на лугах Кузнецкого Алатау; в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах в горах | 0.5–5/2 |
| 3 | Субпессимальные в лесах северной и средней тайги; в поймах горных и крупных равнинных рек южнее средней тайги до лесостепной зоны включительно вместе с долинами их притоков; на горных болотах; в луговых и ерниковых горных тундрах; в селитебных местообитаниях | 0.01–3/0.9 |
| 4 | Пессимальные (кроме субпессимальных) от предтундровых редколесий до средней тайги включительно; (кроме субоптимальных) на полях; на внепойменных лугах, кроме Кузнецкого Алатау; на равнинных болотах; в степных местообитаниях лесостепной зоны и тундростепях | 0.02–1/0.2 |
| 5 | Экстремальные в тундровой и степной зонах | 0 |

крова, облесенность и состав лесообразующих пород.

Третью группу факторов составляют заливание в половодье, заболоченность, распашка и застроенность. Связь их с неоднородностью обилия лесных полевок в целом по Западной Сибири невелика и чаще всего проявляется в местообитаниях вне основных биотопических преференций.

Несмотря на явное предпочтение лесными полевками облесенных местообитаний Западной Сибири, межвидовые различия в преференции существенны. Это подтверждают и результаты оценки силы связи обилия видов и природно-антропогенных факторов среды. Велика среди лесных полевок и разница в доле дисперсии матрицы сходства, учтенной всеми выявленными факторами и режимами вместе. Причиной этого служит различный характер распределения и среднего обилия полевок в целом по Западной Сибири: вслед за увеличением доли нулевых проб снижается дисперсия показателей обилия в выборке, в том числе и связанная с межгодовыми и локальными различиями в численности животных. Доли учтенной всеми выявленными факторами среды и режимами дисперсии варьируют от 27% для красной полевки, встреченной на всей исследованной территории, кроме арктических тундр, до 63% для рыжей полевки, отсутствующей севернее типичной северной тайги, в степной зоне и на Юго-Восточном Алтае (среднее по Западной Сибири обилие: 6 и 1 особь на 100 ц.-с. соответственно).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все три вида лесных полевок в целом предпочитают леса, а красносерая полевка – еще и подгольцовые редколесья. Рыжая и красная полевки избирательны в предпочтении лесных биотопов с разным породным составом деревьев: для первой большее обилие прослежено в мелколиственных и черневых лесах, а для второй – в местообитаниях с участием темнохвойных пород.

Иерархия выявленных факторов среды, сопряженных с неоднородностью обилия для каждого из видов лесных полевок, в целом сходна. Эти факторы разделены на три группы. Первую группу составляет тепло- и влагообеспеченность, включая зонально-подзональные, провинциальные и высотные варианты этого фактора. В целом по Западной Сибири сила связи этой группы с распределением наиболее высока. Вторая группа состоит из факторов, непосредственно определяющих предпочтения полевок: тип растительности, облесенность и состав лесообразующих пород. Их влияние выражено меньше, чем влияние тепло- и влагообеспеченности, однако может превосходить по силе связи отдельные (зонально-подзональные, провинциальные или высотные) вариации этого градиента среды. Третья группа – факторы со слабо выраженным в целом по Западной Сибири влиянием на распределение лесных полевок: заливание в половодье, заболоченность, распашка и застроенность.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственной академии наук на 2021–2025 гг., проект № FWGS-2021-0002.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абрамсон Н.И., Лисовский А.А.,* 2012. Подсемейство Arvicolinae // Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 127–141.

Банк данных: информация, правила для вкладчиков. Сайт лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit_r.htm (дата обновления: 05.01.2012).

*Вартапетов Л.Г.*, 1982. Сообщества мелких млекопитающих таежных междуречий Западной Сибири // Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 237–253.

*Виноградов В.В.*, 2007. Мелкие млекопитающие Кузнецкого Алатау. Красноярск: Изд-во Красноярского государственного педагогического университета. 212 с.

*Вознийчук О.П., Богомолова И.Н., Ливанов С.Г., Вартапетов Л.Г.,* 2006. Классификация мелких млекопитающих Центрального Алтая по сходству распределения // Сибирский экологический журнал. Т. 13. № 4. С. 541–547. [*Vozniychuk O.P., Bogomolova I.N., Livanov S.G., Vartapetov L.G.,* 2006. Classification of Small Mammals of the Central Altay According to the Similarity of Distribution // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 13. № 4. P. 541–547. (in Russian)].

*Глотов И.Н., Ердаков Л.Н., Кузякин В.А., Максимов А.А., Мерзлякова Е.П., Николаев А.С., Сергеев В.Е. и др.,* 1978. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука. 232 с.

*Громов И.М., Поляков И.Я.,* 1977. Полевки (Microtinae). Фауна СССР, млекопитающие. Л.: Наука. 504 с.

*Громов И.М., Ербаева М.А.,* 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. 522 с.

*Западная Сибирь*: природные условия и естественные ресурсы СССР, 1963. Отв. ред. Г.Д. Рихтер. М.: АН СССР. 487 с.

*Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д.,* 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. 251 с.

*Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д.,* 1976. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1: 1500000. М.: ГУГК СССР.

*Кислый А.А.,* 2020. Распределение красносерой полевки *Craseomys rufocanus* (Sundevall, 1846) на равнинных и горных территориях Западной Сибири // Симбиоз-Россия 2020: сборник статей XII Всероссийского конгресса молодых ученых-биологов с международным участием. Пермь: ПГНИУ. С. 129–134.

*Кислый А.А., Одинцев О.А.,* 2020. Распределение рыжей полевки *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) на равнинных и горных территориях Западной Сибири // Познание и деятельность: от прошлого к настоящему: материалы II Всероссийской междисциплинарной научной конференции. Омск: ОмГПУ. С. 311–316.

*Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Одинцева А.А., Цыбулин С.М., Одинцев О.А.,* 2019. Распределение и территориальная неоднородность населения мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 98. № 3. С. 343–352.

*Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Стариков В.П., Панов В.В., Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г., Соловьев С.А.,* 2019а. Распределение красной полевки *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) в Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. Т. 26. № 1. С. 14–28. [*Kislyi A.A., Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Tsybulin S.M., Starikov V.P., Panov V.V., Yudkin V.A., Vartapetov L.G., Solovev S.A.,* 2019. Distribution of Northern Red-Backed Vole *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) in Western Siberia // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 12. № 1. P. 10–22. DOI: 10.1134/S1995425519010086 (in Russian)]. https://doi.org/10.15372/SEJ20190102

*Кислый А.А., Равкин Ю.С., Стариков В.П.,* 2018. Распределение мелких млекопитающих в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири // Актуальные вопросы биогеографии. СПб.: СПбГУ. С. 186–188.

*Кузякин А.П.,* 1962. Зоогеография СССР // Ученые записки Московского областного пединститута. Т. 109. № 1. С. 3–182.

Ландшафтная карта Алтае-Саянского экорегиона, 2001. М 1: 2250000. М.: ИГЕМ РАН – WWF Russia.

*Лаптев И.П.,* 1958. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: ТГУ. 285 с.

*Лукьянова И.В.,* 1980. Количественная характеристика населения мелких млекопитающих Северо-Восточного Алтая // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. С. 255–273.

*Наумов Р.Л.,* 1964. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский областной пединститут. 19 с.

*Никифоров Л.П.,* 1963. Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих в лесу // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: АН СССР. С. 237–243.

*Павлинов И.Я.,* 2019. Звери России: справочник-определитель. Ч. 1. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны. М.: Товарищество научных изданий КМК. 340 с.

*Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Ердаков Л.Н., Панов В.В., Буйдалина Ф.Р., Добротворский А.К., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Торопов К.В., Лукьянова И.В., Покровская И.В., Жуков В.С., Цыбулин С.М., Фомин Б.Н., Стариков В.П., Шор Е.Л., Чернышова О.Н., Соловьёв С.А., Чубыкина Н.Л., Ануфриев В.М., Бобков Ю.В., Ивлева Н.Г., Тертицкий Г.М.,* 1996. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. Т. 3. № 3–4. С. 307–317. [*Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Erdakov L.N., Panov V.V., Buidalina F.R.,*

*Dobrotvorsky A.K., Vartapetov L.G., Yudkin V.A., Toropov K.V., Lukyanova I.V., Pokrovskaya I.V., Zhukov V.S., Tsybulin S.M., Fomin B.N., Starikov V.P., Shor E.L., Chernyshova O.N., Solovev S.A., Chubykina N.L., Anufriev V.M., Bobkov Yu.V., Ivleva N.G., Tertitsky G.M.,* 1996. Peculiarities of distribution of small mammals of West Siberian Plain // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 3. № 3–4. P. 307–317. (in Russian)].

*Равкин Ю.С., Гуреев С.П., Покровская И.В., Фомин Б.Н., Вартапетов Л.Г. Бурский О.В., Вахрушев А.А., Преображенская Е.С., Малков Н.П., Равкин Е.С., Козлов Н.А., Торопов К.В., Блинов В.Н., Юдкин В.А., Жуков В.С., Стариков В.П., Богомолова И.Н., Родькина В.И.*, 1985. Пространственно-временнáя динамика животного населения. Новосибирск: Наука. 206 с.

*Равкин Ю.С., Ефимов В.М.,* 2009. Банк данных по численности и распределению животных в пределах бывшего СССР // Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения. Материалы Международной научно-практической конференции. Барнаул: “ARTIKA”. С. 205–214.

*Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А.,* 1978. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. С. 253–269.

*Равкин Ю.С., Ливанов С.Г.,* 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.

*Равкин Ю.С., Лукьянова И.В.,* 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 338 с.

*Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Ердаков Л.Н., Вартапетов Л.Г., Богомолова И.Н., Ильяшенко В.Б., Онищенко С.С., Цыбулин С.М., Сорокина Н.В., Соловьёв С.А., Блинов В.Н., Жуков В.С., Покровская И.Н., Блинова Т.К., Торопов К.В., Сазонова И.А., Чернышова О.Н., Ануфриев В.М., Тертицкий Г.М., Москвитина Н.С., Бахина Е.В.,* 2006. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения мелких млекопитающих (на примере Западной Сибири) // Биоразнообразие и динамика экосистем. Информационные технологии и моделирование. Интеграционные проекты. Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения Российской академии наук. Вып. 7. С. 258–276.

*Соколов В.Е.,* 1977. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высшая школа. 494 с.

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

*Трофимов В.А., Равкин Ю.С.,* 1980. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Ленинград: Наука. С. 113–115.

*Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф.,* 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. 296 с.

*Christensen P., Hörnfeldt B.*, 2006. Habitat Preferences of *Clethrionomys rufocanus* in Boreal Sweden // Landscape Ecology. V. 21. P. 185–194. https://doi.org/10.1007/s10980-005-1052-6

*Hille S., Mortelliti A.,* 2011. Microhabitat partitioning of *Apodemus flavicollis* and *Myodes glareolus* in the submontane alps: a preliminary assessment // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. V. 21. P. 157–163. https://doi.org/10.4404/Hystrix-21.2-4458

# DISTRIBUTION OF FOREST VOLES (*MYODES*, *CRASEOMYS* (RODENTIA, CRICETIDAE, ARVICOLINAE) IN WESTERN SIBERIA

**A. A. Kislyi[1, 2, *], Yu. S. Ravkin[2, 3], V. P. Starikov[4], S. M. Tsybulin[2], V. V. Panov[2], V. A. Yudkin[2, 5], I. N. Bogomolova[2]**

[1]*Omsk State Pedagogical University, Omsk, 644099 Russia*

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

[3]*National Research Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia*

[4]*Surgut State University, Surgut, 628412 Russia*

[5]*Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia*

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

Based on material collected in the second half of summer in 1954 to 2016 in western Siberia, both in the plains and mountains, the distribution of forest voles was analyzed in zonal and provincial aspects. Based on the cluster analysis of a matrix of abundance indicators' similarity coefficients, habitat classifications were compiled according to the degree of favorable environmental conditions for each of the study species. Based on the classifications, the species abundance as related to environmental factors and their inseparable combinations (natural and anthropogenic regimes) were established.

*Keywords: Myodes glareolus*, *Myodes rutilus*, *Craseomys rufocanus*, Altais, Sayans, spatial distribution, population density, environmental factors, cluster analysis, population organization, small mammals

**EDN:** QJWRIJ
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1173–1189*

*УДК 575.22:599.323.5*

# ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ПОЛЕВКИ (*ALEXANDROMYS FORTIS*, RODENTIA, ARVICOLINAE) НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

**© 2022 г. И. Н. Шереметьева[a], *, И. В. Картавцева[a], М. В. Павленко[a], И. В. Моролдоев[b], Ю. А. Баженов[c], Ф. Н. Голенищев[d]**

[a]*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия*
[b]*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия*
[c]*Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, 672014 Россия*
[d]*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия*
**e-mail: sheremet76@yandex.ru*

Поступила в редакцию 24.09.2021 г.
После доработки 24.03.2022 г.
Принята к публикации 02.04.2022 г.

По данным изменчивости контрольного региона мтДНК изучена генетическая структура дальневосточной полевки (*Alexandromys fortis* (Büchner 1889)) на северной периферии ареала. Показано высокое гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие на севере ареала вида. Разнообразие обусловлено присутствием двух линий, которые формируют на дендрограммах филогенетические субклады в пределах линии NORTH. Гаплотипы субклады MAIN имеют широкое географическое распространение. Распространение гаплотипов субклады ISL приурочено в основном к островам архипелага Римского-Корсакова Японского моря (Большой Пелис и Матвеева) и Баргузинской котловине в Бурятии, также с небольшой частотой они встречаются в локальных материковых популяциях на юге Дальнего Востока. Отмечено, что гаплотипы субклады ISL близки к таковым, выявленным ранее на ископаемом материале из пещерных отложений юга Приморского края. Рассмотрено несколько альтернативных гипотез о путях формирования такой филогеографической структуры. Высказано предположение о существовании в северной части ареала локальных участков с подходящими условиями для обитания дальневосточной полевки. Эти участки способствовали сохранению особей, имеющих гаплотипы субклады ISL. Эти локальные участки можно рассматривать как микрорефугиумы, сыгравшие важную роль в поддержании высокого генетического разнообразия вида на юге Дальнего Востока России. Вторичное расселение линии, соответствующей субкладе MAIN, произошло, вероятно, уже после завершения климатического минимума, во время широкой экспансии вида на север из южного макрорефугиума. Нами также рассмотрена гипотеза о существовании двух макрорефугиумов, в которых формировались две линии, представленные субкладами MAIN и ISL. Нынешнее распространение этих линий обусловлено случайной фиксацией более редких гаплотипов субклады ISL в небольших изолированных популяциях.

*Ключевые слова:* филогеография, контрольный регион мтДНК, *Alexandromys fortis*, изменчивость, микрорефугиумы

**DOI:** 10.31857/S0044513422080098

Дальневосточная полевка (*Alexandromys fortis* (Büchner 1889)) – политипический вид, распространенный на обширной территории Маньчжуро-Китайской подобласти Восточной Палеарктики (Громов, Ербаева, 1995; Batsaikhan, Tsytsulina, 2016). Ареал *A. fortis* представлен несколькими крупными изолятами (рис. 1*A*) (Shenbrot, Krasnov, 2005), а на его периферии имеется ряд малых изолированных популяций: на островах залива Петра Великого Японского моря (Чугунов, Катин, 1984; Костенко, 2000; Шереметьев, 2001), на севере о-ва Сахалин (Воронов, 1992; Тиунов и др., 2009) и в Баргузинской котловине в Бурятии (Громов, Ербаева, 1995). Как обитатель лесной и лесостепной зоны (Batsaikhan, Tsytsulina, 2016), этот вид преимущественно приурочен к влажным биотопам, расположенным по берегам рек, озер и болот, а также морских побережий, что объясняет его мозаичное распределение. Известно семь подвидов дальневосточной полевки: *A. fortis fortis* (Buchner 1889), описан из Приордосских районов Китая, распространен в провинции Шеньси,

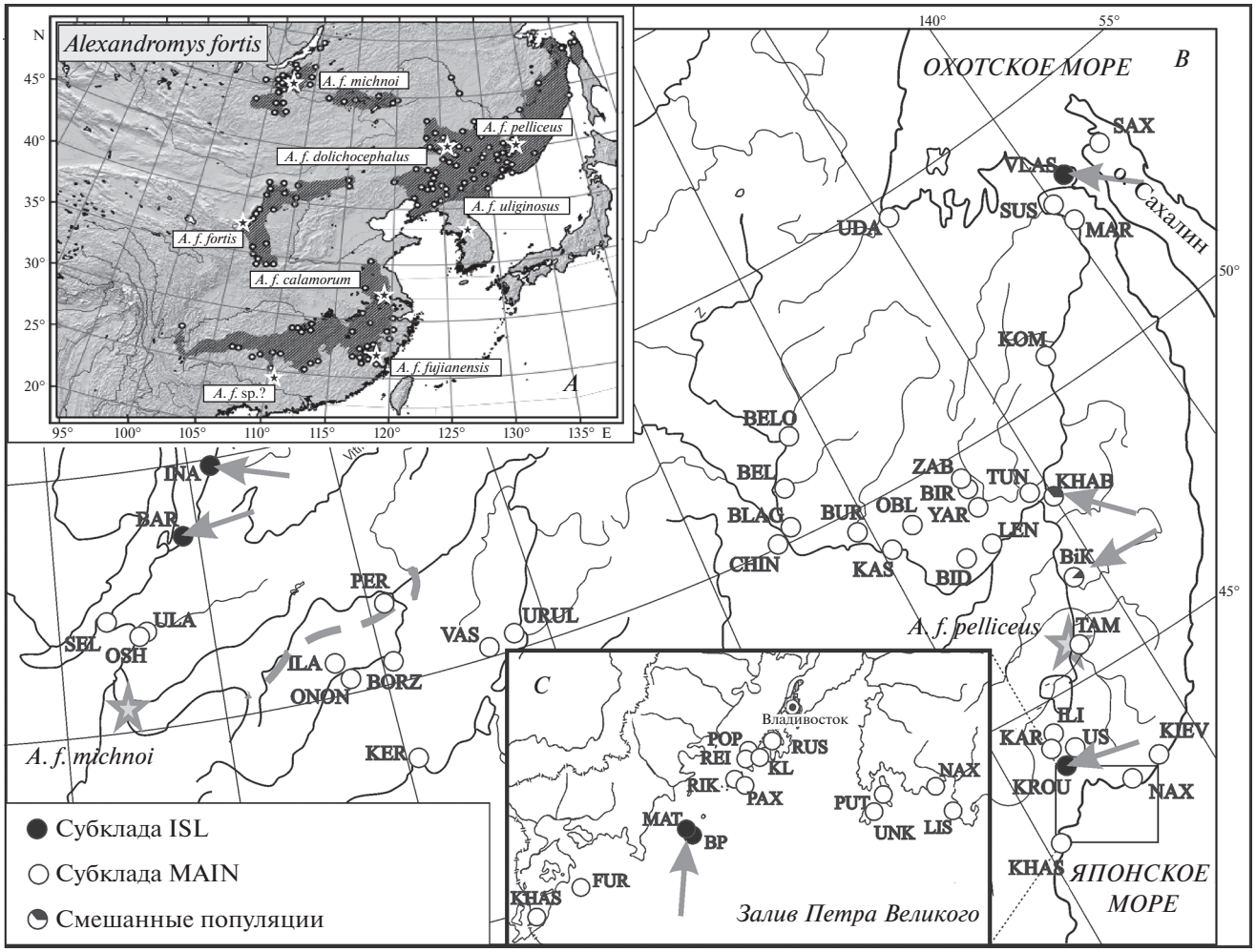


**Рис. 1.** Ареал (*A*) и места сбора материала (*B* и *C*) дальневосточной полевки. Ареал вида приведен по: Шенброт, Краснов (Shenbrot, Krasnov, 2005). Коды выборок соответствуют таковым в табл. 1. Звездочкой указаны места первоописания подвидов. Пунктирной линией указана предполагаемая граница между подвидами *A. f. michnoi* и *A. f. pelliceus* в Забайкалье. Стрелкой указаны места обнаружения особей, имеющих мтДНК филогруппы ISL.

Нинся-Хуэйском автономном районе на юге Внутренней Монголии Китая; *A. f. calamorum* (Thomas 1902), описан из окрестностей г. Нанкин (провинция Цзянсу, Китай), распространен в провинциях Аньхой, Чжэцзян, Цзянси, Хунань, Хубэй, Цзянсу и окрестностях Шанхая; *A. f. michnoi* (Kastschenko 1905), описан из Юго-Западного Забайкалья, близ г. Кяхта в бассейне р. Чикой, населяет Западное и Восточное Забайкалье; *A. f. pelliceus* (Thomas 1911), описан из поймы р. Уссури, распространен на юге Дальнего Востока России (Приморский край, юг Хабаровского края, Еврейская автономная обл. и юг Амурской обл.), в провинциях Хэйлунцзян, Цзилинь и в северо-восточной части Внутренней Монголии Китая; *A. f. dolichocephalus* (Mori 1930), описан из центральной части Северо-Восточного Китая, обитает в провинциях Ляонин, Гирин (Цзилинь) и Внутренней Монголии Китая; *A. f. uliginosus* (James et Jonson 1955), описан из центральной части Корейского п-ова; *A. f. fujianensis* (Hong 1981), описан из провинции Фуцзянь, Китай. Принято считать, что на территории России встречаются два морфологически слабо обособленных подвида: *A. f. michnoi* и *A. f. pelliceus* (Громов, Поляков, 1977). Относительно границ распространения этих подвидов мнения расходятся (Виноградов, 1933; Фетисов, 1940; Огнев, 1950; Лукашин, 1975).

Благодаря широкому ареалу, большому количеству и разнообразию изолированных популяций, дальневосточная полевка представляет большой интерес для филогеографических исследований (Chelomina, Sheremetyeva, 2007; Шереметьева и др., 2006; Haring et al., 2011; Гуськов, Шереметьева, 2012; Guo et al., 2012; Gao et al., 2017; Lissovsky et al., 2018), которыми, тем не менее, ареал вида охвачен еще не в полной мере. Наиболее масштабная работа по филогеографи-

ческой структуре *A. fortis* была выполнена Гао с соавторами (Gao et al., 2017), которые проанализировали 86 животных из 6 провинций Китая и выделили три группы (NORTH, SOUTH и GX) с четкой географической приуроченностью. Также были изучены взаимоотношения между подвидами дальневосточной полевки, обитающими в центральной части ареала. В то же время, филогенетические связи двух подвидов *A. fortis*, обитающих в северной части ареала (на территории России), остаются неясными. Кроме того, до сих пор остается неисследованным ряд изолированных популяций на периферии ареала.

Целью настоящей работы является исследование генетической структуры дальневосточной полевки (*A. fortis*) на периферии северной части ареала по результатам анализа изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовано 142 особи *A. fortis*, отловленные в 55 локальных популяциях (включая 13 островных) на севере ареала: на юге Дальнего Востока России, в Забайкальском крае, Бурятии, Монголии и Китае (табл. 1, рис. 1*B* и 1*C*). Образцы собственных сборов хранятся в коллекции тканей млекопитающих ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток.

Выделение ДНК осуществляли методом солевой экстракции (Aljanabi, Martinez, 1997) из фиксированных в спирте мышц и печени. Подробная методика по приготовлению реакционной смеси, схема ПЦР-реакции и подготовки проб к секвенированию были описаны ранее (Шереметьева и др., 2015). Нуклеотидную последовательность контрольного региона определяли на автоматическом секвенаторе ABI Prizm 3130 на базе Центра коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток. От всех дальневосточных полевок из наших сборов были получены полные нуклеотидные последовательности контрольного региона, которые внесены в Genbank/NCBI под номерами MZ056579–MZ056719. Кроме того, в анализ включены полученные нами ранее и помещенные в Genbank/NCBI под номерами HM135815–HM135852 (Haring et al., 2011) 38 нуклеотидных последовательностей контрольного региона дальневосточных полевок из популяций России, а также 86 нуклеотидных последовательностей контрольного региона полевок из Китая, Genbank/NCBI KJ207290–KJ207373, FJ597650–FJ597731 и GU474450-GU474511 (Guo et al., 2012; Gao et al., 2017). В качестве внешней группы нами выбрана полевка-экономка (*A. oeconomus*) № HM135920 (Haring et al., 2011).

Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit 7.0.9.0 (Hall, 1999). Длина последовательностей варьировала от 925 до 958 п.н., а после выравнивания составила 905 п.н. Построение филогенетических деревьев методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood) выполнено в программе MEGA X (Kumar et al., 2018). Нами использована модель Hasegawa-Kishino-Yano с G-распределением (BIC = 8847.319), достоверность кластеризации оценивалась с помощью бутстрэп-анализа (1000 повторностей). Сети гаплотипов построены с помощью программы Network 10.0.0.0 с использованием метода “median joining” (Bandelt et al., 1999). При построении филогенетических деревьев и сетей делеции не учитывались. Расчет показателей генетического разнообразия (нуклеотидного ($\pi$) и гаплотипического ($h$) разнообразия, числа вариабельных сайтов ($Vs$), среднего числа попарных нуклеотидных различий ($k$)), а также построение графика распределения попарных нуклеотидных различий между гаплотипами выполнены с помощью программы DnaSP 6.00 (Rozas et al., 2017). Расчет статистик нейтральности (Tajima’ D и Fu’s F), анализ демографической и пространственной экспансии проводили в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В выборке из 142 особей *A. fortis*, не исследованных ранее, обнаружено 116 гаплотипов, из которых 111 выявлены впервые. С учетом гаплотипов, описанных ранее (Haring et al., 2011; Guo et al., 2012; Gao et al., 2017), их общее число для вида составляет 209, а число вариабельных сайтов – 169 (табл. 2). В целом, для вида отмечено высокое гаплотипическое (94%) и нуклеотидное (1.63%) разнообразие.

ML-филогенетическая реконструкция продемонстрировала разделение всех гаплотипов *A. fortis* на три обособленные клады с высокими бутстреп поддержками (рис. 2). Эти клады соответствуют филогенетическим линиям NORTH, SOUTH и GX, выделенным ранее на территории Китая (Gao et al., 2017). Все гаплотипы дальневосточных полевок с территории России, выявленные в ходе данной работы, принадлежали к линии NORTH.

В пределах линии SOUTH можно выделить три субклады: HN, FJ–1 и FJ–2 (рис. 2 и 3). Гаплотипы этих групп, так же как и линии GX, имеют четкую географическую локализацию. При этом гаплотипы, относящиеся к сильно дифференцированным субкладам FJ–1 и FJ–2, были обнаружены у особей из одной локальной популяции в провинции Фуцзянь, Китай (Gao et al., 2017). Показатели гаплотипического и нуклеотидного разнообразия в субкладах линии SOUTH и в пределах линии GX не превышают значений 0.723 и

**Таблица 1.** Материал для исследования контрольного региона мтДНК *Alexandromys fortis*

| Код выборки | Выборка (число образцов) | Координаты | Число гаплотипов | Филогруппа |
|---|---|---|---|---|
| | *A. f. pelliceus* (Thomas 1911) | | | |
| **Островные популяции** | | | | |
| | Острова залива Петра Великого (Японское море) | | | |
| PUT*# | о-в Путятина (*n* = 3) | 42.83° N, 132.42° E | 3 | MAIN |
| LIS*# | о-в Лисий (*n* = 4) | 42.76° N, 132.91° E | 4 | MAIN |
| RUS# | о-в Русский (*n* = 1) | 43.00° N, 131.85° E | 1 | MAIN |
| POP*# | о-в Попова (*n* = 2) | 42.95° N, 131.72° E | 2 | MAIN |
| REI*# | о-в Рейнеке (*n* = 2) | 42.90° N, 131.72° E | 1 | MAIN |
| KL*# | о-в Клыкова (*n* = 3) | 42.94°N, 131.77° E | 3 | MAIN |
| RIK*# | о-в Рикорда (*n* = 5) | 42.87° N, 131.65° E | 5 | MAIN |
| FUR# | о-в Фуругельма (*n* = 2) | 42.47° N, 130.92° E | 2 | MAIN |
| MAT*# | о-в Матвеева (*n* = 8) | 42.67° N, 131.43° E | 7 | ISL |
| BP# | о-в Большой Пелис (*n* = 5) | 42.66° N, 131.46° E | 4 | ISL |
| PAX# | о-в Пахтусова (*n* = 4) | 42.90° N, 131,65° E | 3 | MAIN |
| UNK# | камни Унковского (*n* = 1) | 42.82° N, 132.37° E | 1 | MAIN |
| | О-в Сахалин | | | |
| SAX | Залив Помрь (*n* = 3) | 53.69° N, 142.59° E | 3 | MAIN |
| **Материковые популяции** | | | | |
| | Приморский край | | | |
| KHAS*# | Хасанский р-н, окр. пос. Хасан (*n* = 9) | 42.43° N, 130.65° E | 9 | MAIN |
| NAX*# | Окр. г. Находка (*n* = 4) | 42.88° N, 132.74° E | 2 | MAIN |
| US*# | Окр. г. Уссурийск (*n* = 1) | 43.63° N, 132.22° E | 1 | MAIN |
| KROU* | Окр. с. Кроуновка (*n* = 1) | 43.70° N, 131.60° E | 1 | ISL |
| KAR* | Падь “Карантинная” (*n* = 1) | 40.68° N, 131.47° E | 1 | MAIN |
| ILI* | Окр. с. Ильичевка (*n* = 1) | 44.20° N, 131.92° E | 1 | MAIN |
| TAM | Лесозаводский р-н, окр. пос. Тамга (*n* = 4) | 45.57° N, 133.61° E | 4 | MAIN |
| KIEV | Лазовский р-н, окр. с. Киевка (*n* = 4) | 42.84° N, 133.69° E | 3 | MAIN |
| | Хабаровский край | | | |
| KHAB | Окр. г. Хабаровск, с. Галкино (*n* = 14) | 42.78° N, 134.28° E | 13 | MAIN (8), ISL (5) |
| BIK | Окр. г. Бикин (*n* = 8) | 46.83° N, 134.25° E | 8 | MAIN (7), ISL (1) |
| KOM * | Окр. г. Комсомольск на Амуре (*n* = 3) | 50.50° N, 136.99° E | 3 | MAIN |
| SUS* | Окр. пос. Сусанино (*n* = 2) | 52.73° N, 140.11° E | 2 | MAIN |
| VLAS* | Окр. пос. Власьево (*n* = 1) | 53.42° N, 140.91° E | 1 | ISL |
| UDA* | Река Уда (*n* = 2) | 54.70° N, 135.26° E | 2 | MAIN |
| MAR* | Окр. пос. Мариинское (*n* = 1) | 51.71° N, 140.21° E | 1 | MAIN |
| ZAB | Заказник Забеловский (*n* = 2) | 48.94° N, 133.12° E | 2 | MAIN |
| | Еврейская автономная область | | | |
| TUN | Пос. Даниловка, река Тунгуска (*n* = 2) | 48.59° N, 134.60° E | 2 | MAIN |
| BIR | Окр. г. Биробиджан (*n* = 1) | 48.73° N, 133.04° E | 1 | MAIN |
| BID | Окр. пос. Биджан (*n* = 8) | 47.99° N, 131.96° E | 7 | MAIN |
| LEN | Окр. пос. Ленинское (*n* = 2) | 47.93° N, 132.60° E | 2 | MAIN |
| YAR* | Река Бира, Желтый Яр (*n* = 2) | 48.57° N, 133.05° E | 1 | MAIN |
| OBL | Окр. г. Облучье (*n* = 5) | 48.93° N, 130.70° E | 5 | MAIN |

**Таблица 1.** Окончание

| Код выборки | Выборка (число образцов) | Координаты | Число гаплотипов | Филогруппа |
|---|---|---|---|---|
| | Амурская область | | | |
| BUR | Пойма ниж. течения реки Бурея (*n* = 9) | 49.71° N, 129.69° E | 9 | MAIN |
| BLAG* | Окр. г. Благовещенск (*n* = 4) | 50.31° N, 127.48° E | 4 | MAIN |
| KAS* | Окр. пос. Касаткино (*n* = 1) | 48.97° N, 130.07° E | 1 | MAIN |
| BEL | Окр. г. Белогорск (*n* = 1) | 50.89° N, 128.65° E | 1 | MAIN |
| BELO | Окр. с. Белоярово (*n* = 1) | 51.60° N, 128.77° E | 1 | MAIN |
| | Север Китая | | | |
| CHIN | Окр. пос. Хэйхе (*n* = 4) | 50.25° N, 127.54° E | 4 | MAIN |
| HLJ** | Окр. г. Цзямусы, пров. Хэйлунцзян (*n* = 3) | 47.50° N, 133.50° E | 3 | MAIN |
| FU** | Окр. пос. Фуюань, пров. Хэйлунцзян (*n* = 2) | 48.35° N, 134.28° E | 2 | MAIN |
| | *A. f. michnoi* (Kastschenko 1905) | | | |
| | Бурятия | | | |
| ULA | Окр. г. Улан-Удэ (*n* = 9) | 51.82° N, 107.41° E | 9 | MAIN |
| OSH* | Окр. г. Улан-Удэ, с. Ошурково (*n* = 13) | 51.95° N, 107.48° E | 12 | MAIN |
| SEL | Дельта реки Селенга, окр. с. Степной Дворец (*n* = 1) | 52.15° N, 106.34° E | 1 | MAIN |
| BAR | Окр. с. Баргузин (*n* = 1) | 53.60° N, 109.70° E | 1 | ISL |
| INA | Баргузинская котловина, окр. с. Ина-соел (*n* = 1) | 53.76° N, 110.23° E | 1 | ISL |
| | Забайкальский край | | | |
| ONON | Река Онон, восточней устья р. Иля, Нарин-Кундуй (*n* = 3) | 50.43° N, 113.79° E | 3 | MAIN |
| BORZ | Ононский р-н, Усть Борзя, река Борзя (*n* = 4) | 50.62° N, 115.66° E | 4 | MAIN |
| URUL | Приаргунский р-н, река Урулюнгуй (*n* = 1) | 50.32° N, 118.99° E | 1 | MAIN |
| VAS | Борзинский р-н, с. Васильевский хутор (*n* = 2) | 50.59° N, 117.80° E | 1 | MAIN |
| ILA | Иля (*n* = 2) | 50.81° N, 113.58° E | 2 | MAIN |
| PER | Окр. пос. Первомайский (*n* = 1) | 51.65° N, 115.80° E | 1 | MAIN |
| | Аймак Дорнод, Монголия | | | |
| KER | 50 км на северо-восток от г. Чойбалсан, нижнее течение р. Керулен (*n* = 1) | 48.36° N, 115.35° E | 1 | MAIN |
| | *A. f. fortis* (Buchner 1889) | | | |
| NX** | Нинся-хуэйский автономный р-н, Китай (*n* = 20) | 38.20° N, 106.20° E | 3 | MAIN |
| NIN** | » (*n* = 1) | 36.60° N, 105.32° E | 1 | MAIN |
| | *A. f. dolichocephalus* (Mori 1930) | | | |
| JL** | Пров. Цзилинь, Китай (*n* = 1) | 43.50° N, 125.60° E | 1 | MAIN |
| | *A. f. calamorum* (Thomas 1902) | | | |
| DON** | оз. Дунтинху, пров. Хунань, Китай (*n* = 164) | 29.32° N, 112.95° E | 30 | HN |
| HN** | » (*n* = 19) | 29.10° N, 112.50° E | 3 | HN |
| | *A. f. fujianensis* (Hong 1981) | | | |
| FJ** | Пров. Фуцзянь, Китай (*n* = 20) | 27.10° N, 117.20° E | 5 | FJ−1(2), FJ−2(3) |
| | *A. f. subspecies* | | | |
| GX** | Гуанси-Чжуанский автономный р-н, Китай (*n* = 20) | 25.20° N, 110.10° E | 10 | GX |

Примечания. * Материал из выборки частично использован в работе Харинг с соавторами (Haring et al., 2011), ** Данные из работы Гао с соавторами (Gao et al., 2017), # – материал использован в работе Шереметьевой (2020).

**Таблица 2.** Показатели генетического разнообразия филогрупп *Alexandromys fortis*

| Показатель | GX | SOUTH | | | NORTH | | Все |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | FJ–1 | FJ–2 | HN | MAIN | ISL | |
| *n* | 20 | 5 | 15 | 163 | 184 | 23 | 410 |
| *N* | 11 | 2 | 3 | 33 | 139 | 21 | 209 |
| *Vs* | 16 | 2 | 2 | 30 | 120 | 29 | 169 |
| *h* ± SD | 0.726 ± 0.092 | 0.535 ± 0.016 | 0.514 ± 0.014 | 0.693 ± 0.026 | 0.972 ± 0.009 | 0.957 ± 0.034 | 0.9428 ± 0.0068 |
| *k* ± SE | 4.74 ± 2.42 | 0.80 ± 0.68 | 0.68 ± 0.07 | 2.81 ± 1.49 | 7.48 ± 3.51 | 5.85 ± 2.90 | 14.436 |
| π ± SD | 0.0053 ± 0.0003 | 0.0008 ± 0.0001 | 0.0007 ± 0.0006 | 0.0031 ± 0.0018 | 0.0082 ± 0.0004 | 0.0065 ± 0.0003 | 0.0163 ± 0.0003 |
| Tajima's D (*P*) | 0.65(>0.10) | –0.001(>0.10) | –0.02(>0.10) | –1.61(<0.05) | –2.32(0.000) | –1.99(<0.05) | –1.45(>0.10) |
| Fu's F(*P*) | –20.03(0.000) | –5.41(0.000) | –6.40(0.000) | –26.48(0.000) | –24.59(0.000) | –12.95(0.000) | –34.36(0.000) |

Примечания. *n* – объем выборки, *N* – число гаплотипов, *Vs* – число вариабельных сайтов, *k* – среднее число попарных нуклеотидных различий, *h* – гаплотипическое разнообразие, π – нуклеотидное разнообразие, Tajima's D – коэффициент теста Таджимы, Fu's F – коэффициент теста Фу, SD – стандартное отклонение, SE – стандартная ошибка, *P* – уровень значимости.

**Таблица 3.** Показатели демографической экспансии филогрупп *Alexandromys fortis*

| Показатель | GX | SOUTH | | | NORTH | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | FJ–1 | FJ–2 | HN | MAIN | ISL |
| τ | 6.6 | 0.0 | 0.7 | 2.1 | 6.2 | 4.7 |
| $\theta_0$ | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.54 | 2.05 | 1.42 |
| $\theta_1$ | 13.32 | 99999 | 99999 | 25.63 | 50.70 | 92.34 |
| SSD(*P*) | 0.012(0.57) | 0.32(0.000) | 0.006(0.57) | 0.002 (0.38) | 0.005(0.87) | 0.009(0.27) |

Примечания. τ – время экспансии в мутационных единицах, θ – мутационные параметры на начальном ($\theta_0$) и конечном ($\theta_1$) этапах роста численности, SSD – сумма квадратов отклонений между наблюдаемым и ожидаемым распределением попарных нуклеотидных различий, *P* – уровень значимости.

0.0053 соответственно, что значительно ниже, чем для вида в целом (табл. 2).

В пределах линии NORTH как на филогенетическом дереве, так и на медианной сети можно выделить две субклады: MAIN и ISL (рис. 3). При этом показатели гаплотипического разнообразия в субкладах MAIN и ISL остаются высокими (0.972 и 0.957 соответственно), тогда как значения нуклеотидного разнообразия ниже (0.0082 и 0.0065 соответственно), чем для вида в целом (табл. 2). Распределение гаплотипов в субкладах MAIN и ISL не имеет четкой географической локализации. В северной части ареала вида преимущественно обитают особи, имеющие гаплотипы субклады MAIN. Доля полевок с гаплотипами субклады ISL составляет только 11% от всех особей линии NORTH.

Значение D Tajima для всех субклад за исключением линии GX было отрицательным, однако значимым оно было только для групп линии NORTH. Результаты теста Фу (Fu's F) на селективную нейтральность для всех субклад были не только отрицательными, но и высоко достоверно отличались от нуля, что свидетельствует в пользу гипотезы роста численности в прошлом (табл. 2).

Распределение попарных нуклеотидных различий между гаплотипами полевок для групп HN, MAIN и ISL имело унимодальную форму, при этом только для группы HN пик приходится на начало шкалы (рис. 4). Распределение попарных нуклеотидных различий между гаплотипами особей в популяции провинции Фуцзянь характеризуется бимодальным распределением, что является следствием смешивания гаплотипов субклад FJ–1 и FJ–2. Присутствие пика в области минимальных различий в субкладах HN, FJ–1 и FJ–2 предполагает внезапный рост популяции с эффектом основателя.

Небольшие значения условного времени экспансии τ, а также низкие и статистически недостоверные значения суммы отклонений SSD свидетельствуют в пользу гипотезы роста численности для популяций всех исследуемых субклад кроме FJ–1 (табл. 3).

**Распределение гаплотипов филогенетических субклад на материковой части юга Дальнего Востока России.** Для определения филогенетических отношений гаплотипов *A. fortis* на юге Дальнего Востока России построена медианная сеть (рис. 5). Обнаруженные у исследованных особей варианты гаплотипов относятся к двум субкладам: MAIN и

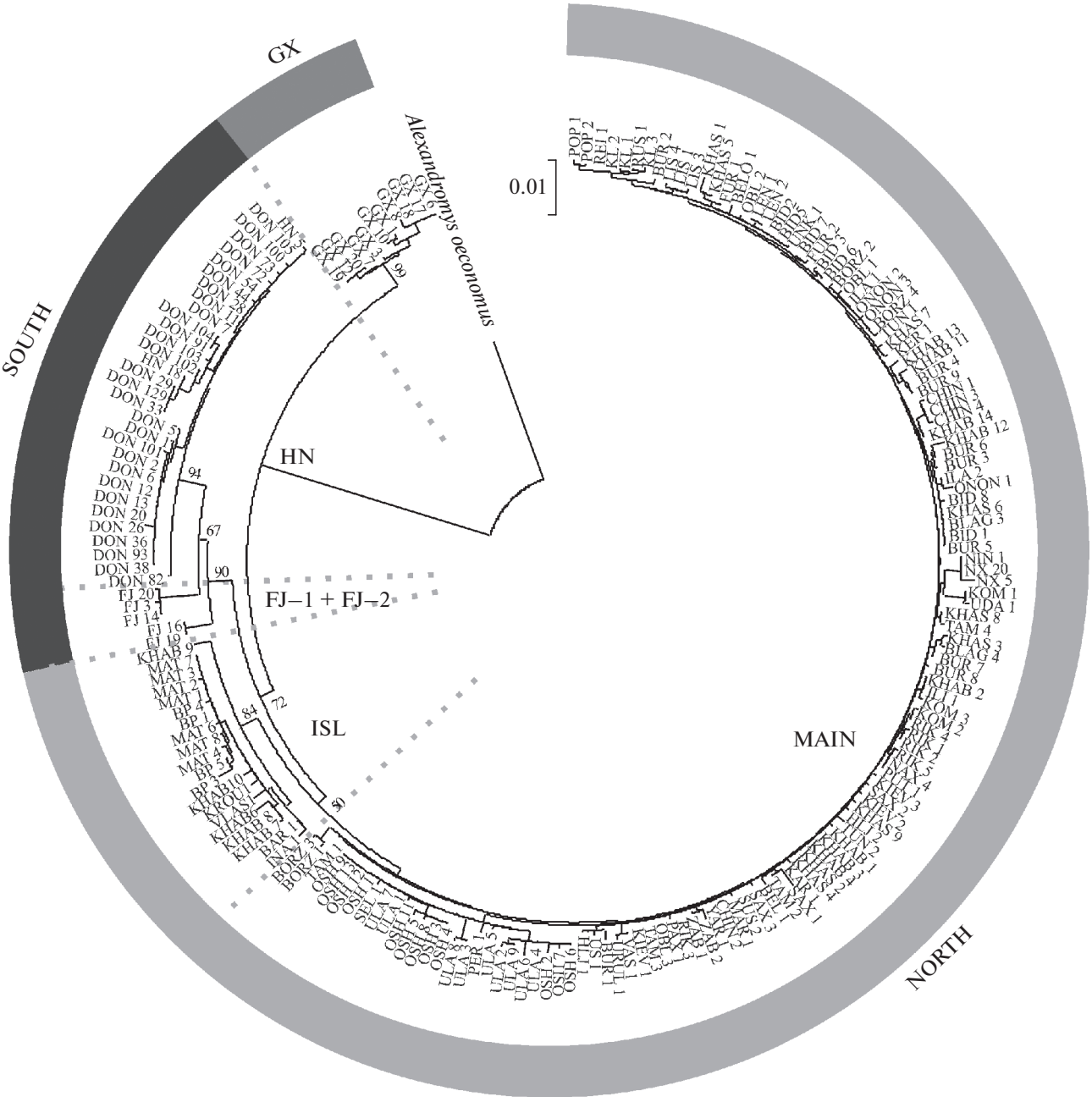


**Рис. 2.** Дендрограмма филогенетических отношений контрольного региона мтДНК дальневосточной полевки. GX, SOUTH и NORTH – филогенетические линии (по: Gao et al., 2017). HN, FJ–1 и FJ–2 – группы внутри линии SOUTH; MAIN и ISL – группы внутри линии NORTH.

ISL. При этом доля особей с гаплотипами субклады MAIN значительно выше в сравнении с ISL (91.2 и 8.8% соответственно). Образующие отдельную группу гаплотипы ISL были обнаружены в выборках из окрестностей городов Хабаровск (KHAB) и Бикин (BIK), а также в выборке из нижнего Приамурья (окрестности пос. Власьево, VLAS) и западного Приморья (окрестности с. Кроуновка, KROU) (табл.1). Гаплотипы субклады MAIN группируются на сети в структуру, близкую к звездчатой, большинство их были уникальными (т.е. выявлены только у одной особи), однако обнаружено три гаплотипа (H1, H2 и H3), которые встречались у трех и более особей из разных удаленных друг от друга выборок. Гаплотип H1 на сети имеет центральное положение. В целом, гаплотипы этой субклады не формировали групп в соответствии с их географической принадлежностью.

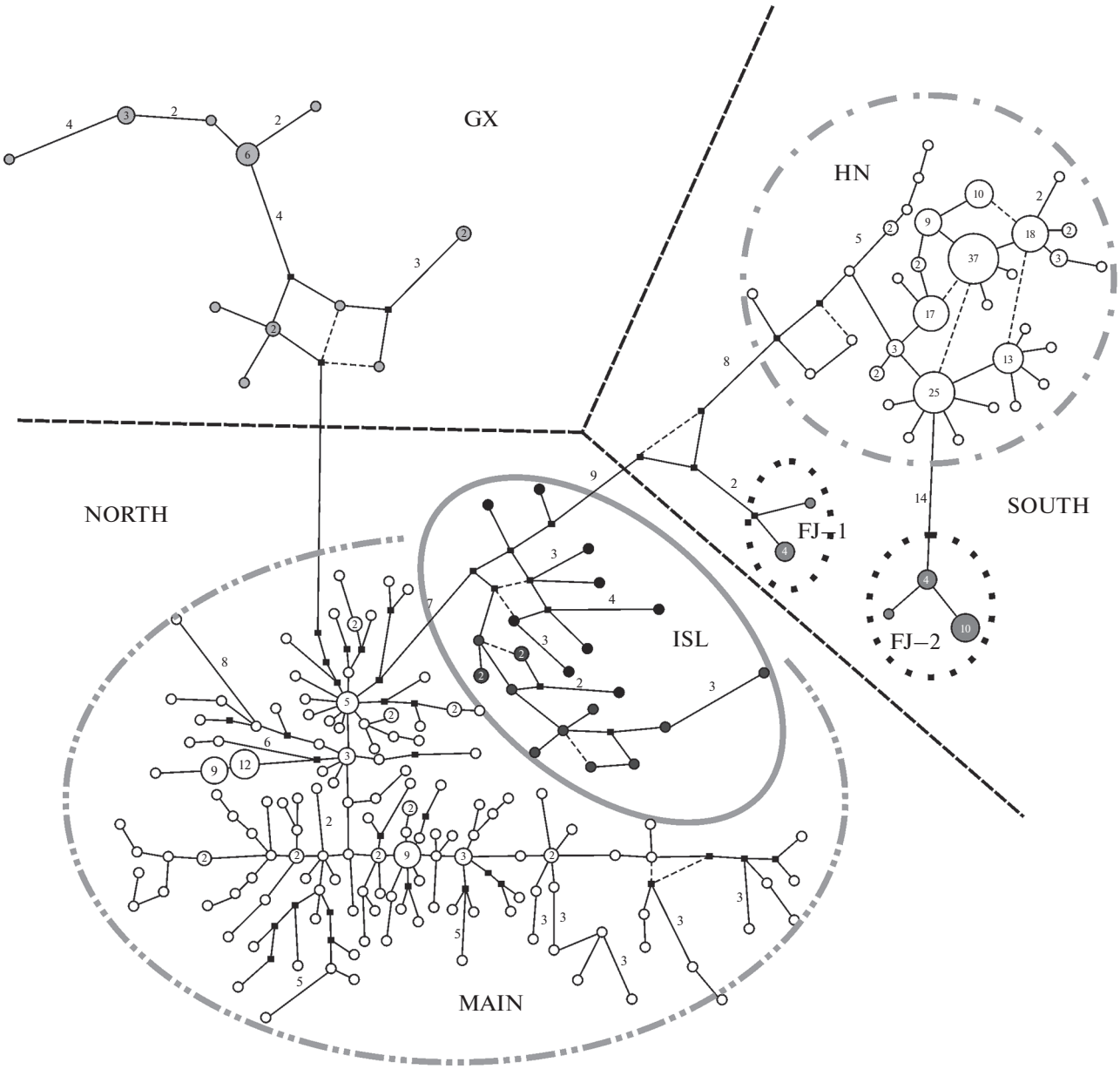


**Рис. 3.** Филогенетическая сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК дальневосточной полевки. GX, SOUTH и NORTH – филогенетические линии (по: Gao et al., 2017). HN, FJ–1 и FJ–2 – группы внутри линии SOUTH; MAIN и ISL – группы внутри линии NORTH.

**Распределение гаплотипов филогенетических субклад на дальневосточных островах.** Медианная сеть (рис. 6), построенная для гаплотипов дальневосточных полевок из островных популяций, также выявила их принадлежность к двум субкладам: MAIN и ISL. К субкладе ISL относятся гаплотипы полевок островов Матвеева (MAT) и Большой Пелис (BP) архипелага Римского-Корсакова Японского моря, а к группе MAIN – гаплотипы полевок всех остальных островов залива Петра Великого Японского моря и о-ва Сахалин.

Гаплотипы островных полевок, относящиеся к субкладе MAIN, формируют на сети четыре группы. В первую группу вошли особи с островов Рикорда (RIK), Пахтусова (PAX) и Путятина (PUT). В эту же группу попадают два гаплотипа (H1 и H2), которые часто встречаются у полевок в материковых популяциях Дальнего Востока, при этом гаплотип H1 сохранился в популяции о-ва Путятина, а гаплотип H2 – на о-ве Пахтусова. Следует отметить, что полевки островов Рикорда и Пахтусова имеют один общий гаплотип. Это, вероятно, связано с тем, что предковая попу-

ляция полевок этих островов была единой. Во вторую группу вошли гаплотипы особей с о-ва Сахалин, при этом два из них отличаются от общего гаплотипа островов Рикорда и Пахтусова только двумя заменами, тогда как различия между сахалинскими гаплотипами достаточно велики (до шести нуклеотидных замен). Третью группу образуют гаплотипы полевок с островов Лисий (LIS), Камни Унковского (UNK), а также значительно удаленного от них о-ва Фуругельма (FUR). Особи островов Лисий и Камни Унковского имеют общий гаплотип. Четвертую группу составляют гаплотипы особей четырех близлежащих островов архипелага Императрицы Евгении: Русский (RUS), Попова (POP), Рейнеке (REI) и Клыкова (KL).

**Распределение гаплотипов филогенетических субклад в Забайкалье.** Бóльшая часть гаплотипов исследованных животных из Забайкалья (Бурятия, Забайкальский край) также относится к субкладе MAIN (рис. 7). На филогенетической сети они сформировали две группы в соответствии с их географической принадлежностью: Восточное и Западное Забайкалье. Лишь одна особь из Восточного Забайкалья (окрестности пос. Первомайский, PER) имела гаплотип, близкий особям Западного Забайкалья. Гаплотипы субклады ISL обнаружены только у обеих особей, отловленных в Бурятии, в Баргузинской котловине (окрестности с. Баргузин, BAR и окрестности с. Ина-соел, INA). К сожалению, эти выборки были слишком малы, и утверждать, что здесь отсутствуют полевки с гаплотипом субклады MAIN, нельзя.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенного нами анализа изменчивости нуклеотидных последовательностей контрольного региона *A. fortis* подтвердили наличие трех филогенетических линий (NORTH, SOUTH и GX), выделенных ранее (Gao et al., 2017). При этом, как отмечалось в указанной работе, филогенетическая линия GX является наиболее древней. Филогенетическая линия NORTH – эволюционно самая молодая и наиболее распространенная, она отмечена на большей части ареала.

В настоящей работе нами впервые показано, что линия NORTH разделена на две сестринские филогенетические субклады, обозначенные нами как MAIN и ISL. Гаплотипы первой из них имеют широкое географическое распространение, тогда как гаплотипы второй приурочены к островам архипелага Римского-Корсакова Японского моря (Большой Пелис и Матвеева) и Баргузинской котловине в Бурятии, а также с небольшой частотой встречаются в материковых популяциях на юге Дальнего Востока России, прежде всего в бассейне нижнего Амура. Следует отметить, что гаплотипы субклады ISL на территории Китая обнаружены не были, но, возможно, это обусловлено

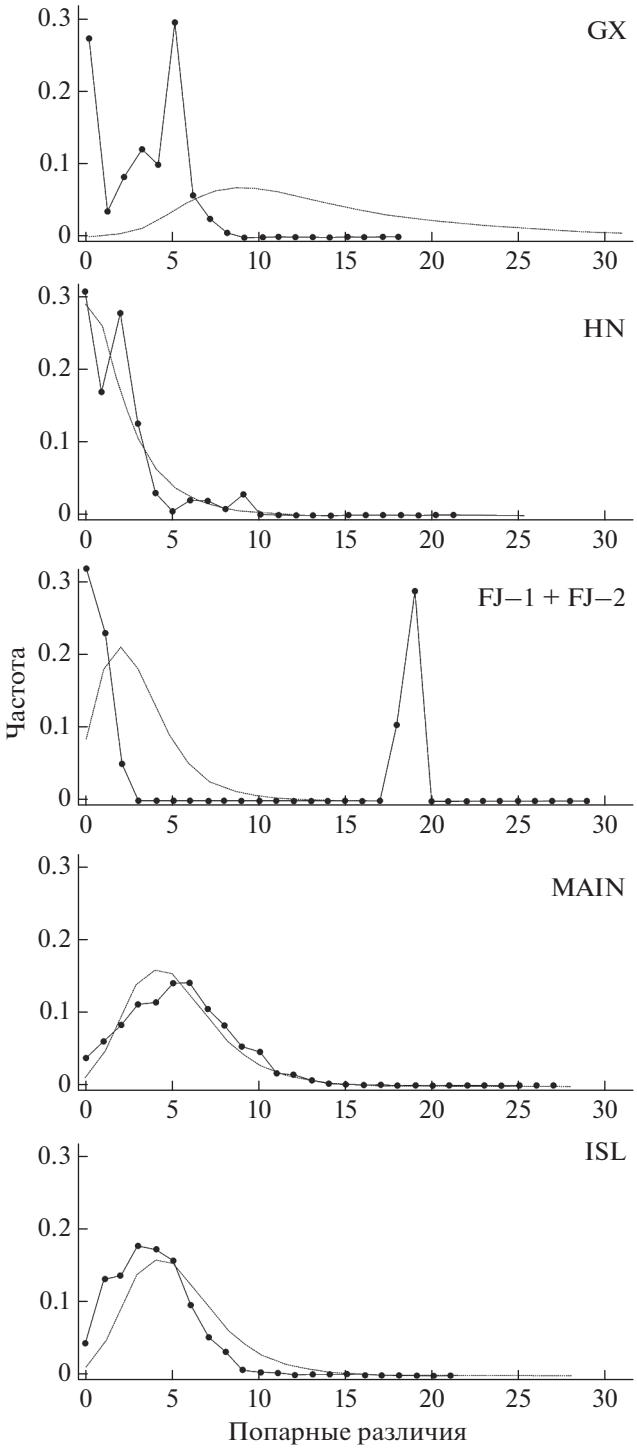


**Рис. 4.** Частота (ось ординат) попарных нуклеотидных различий (ось абсцисс) в филогенетических группах дальневосточной полевки с применением модели роста-уменьшения популяции. Наблюдаемая частота обозначена сплошной линией, ожидаемое распределение – пунктирной линией.

небольшим числом исследованных выборок и особей. Популяции островов Большой Пелис и Матвеева, а также, возможно, Баргузинской кот-

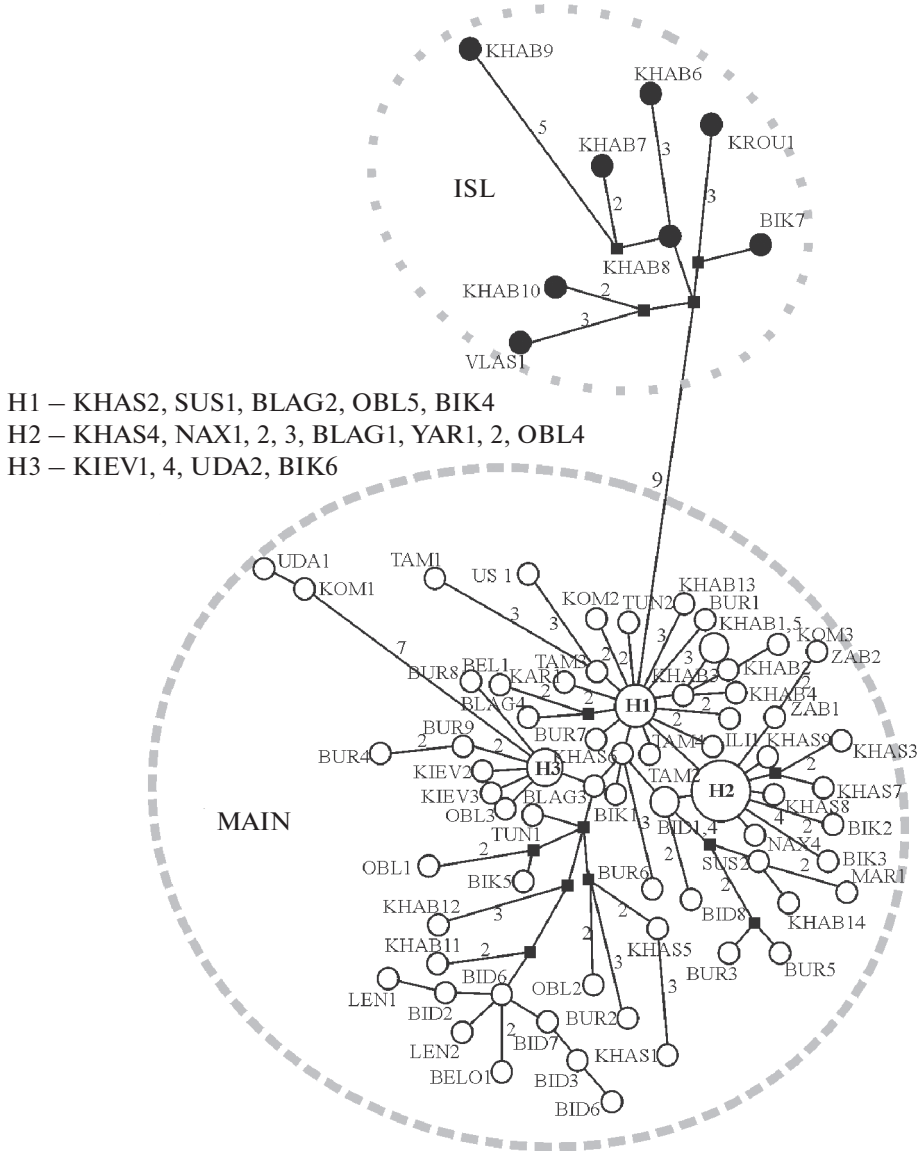


**Рис. 5.** Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК *Alexandromys fortis* дальневосточной части ареала (материк). Размеры кружков пропорциональны количеству образцов с данным гаплотипом. Гаплотипы обозначены в соответствии с кодами выборок в табл. 1. Цифры на ветвях сети соответствуют числу нуклеотидных замен, превышающему 2.

ловины в настоящее время не контактируют с популяциями основной части ареала, сохраняя один (ISL) тип мтДНК.

В литературе, в том числе посвященной млекопитающим Северо-Восточной Азии (Matsuhashi et al., 2001; Abramson et al., 2012; Ye et al., 2015), имеются примеры сходных геногеографических паттернов, когда на краях ареала какого-либо вида обнаруживаются редкие филогенетические линии (как наряду с основной линией, так и фиксировано), не встреченные в основной части ареала. Традиционно такую филогеографическую картину объясняют обусловленными изменениями климата, флуктуациями границ ареалов видов в плейстоцене. Заселение отдельных участков ареалов происходит линиями, сформировавшимися в разных рефугиумах. Как известно, резкие колебания климата в плейстоцене, особенно в последний ледниковый максимум (21000–18000 л.н.), оказывали сильное влияние на географическое распространение и генетическое разнообразие многих видов умеренного пояса в Северном полушарии (Hewitt, 2000). Несмотря на отсутствие крупного четвертичного оледенения на территории Восточной Азии, климатические колебания на данной территории были весьма значительными. Так, известно, что климат северной части субтропического Китая (между 32° и 45° с.ш.) был холоднее, по крайней мере, на 7–

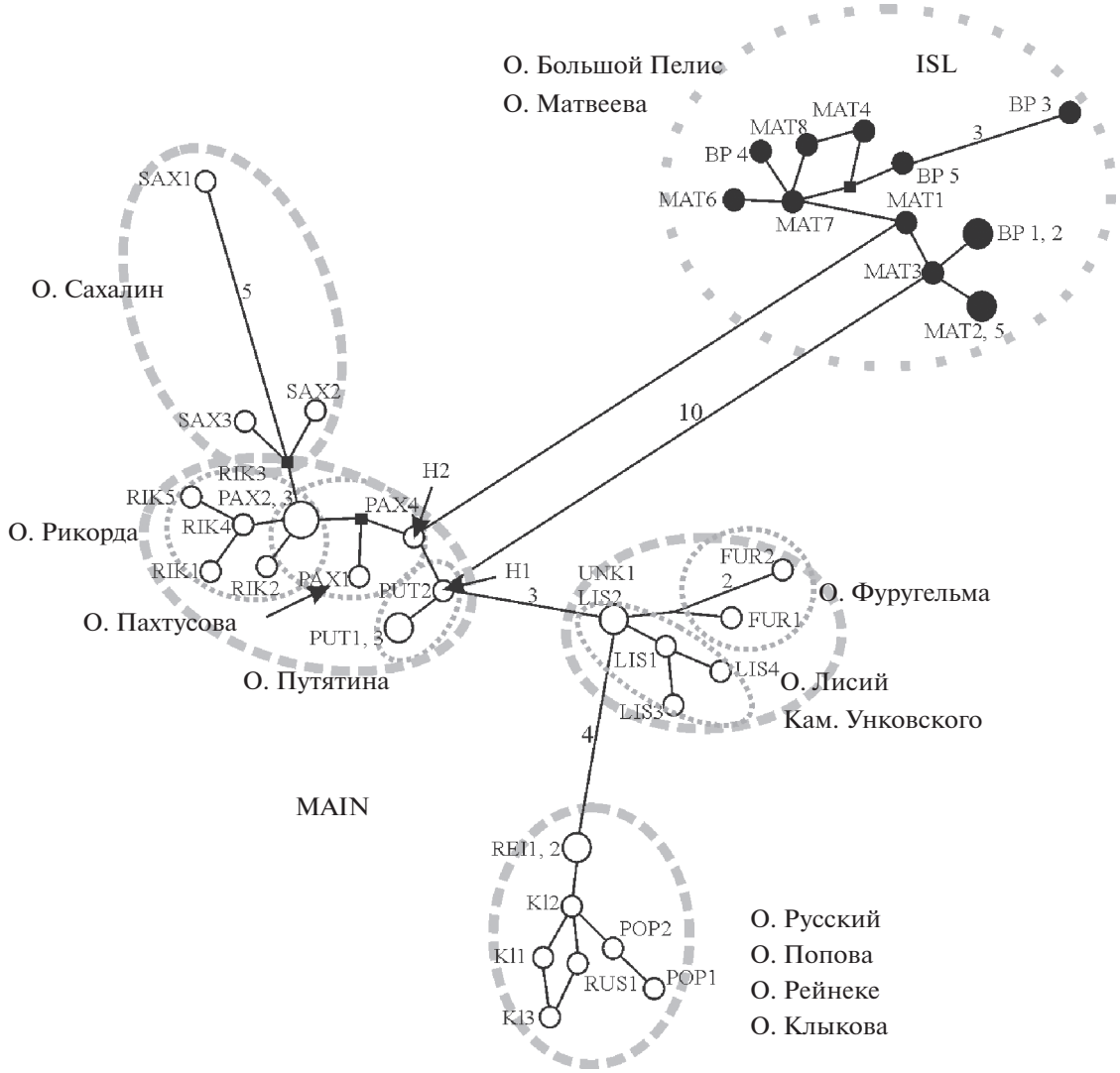


**Рис. 6.** Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК *Alexandromys fortis* с островов залива Петра Великого и Сахалин. Размеры кружков пропорциональны количеству образцов с данным гаплотипом. Гаплотипы обозначены в соответствии с кодами выборок в табл. 1. Цифры на ветвях сети соответствуют числу нуклеотидных замен, превышающему 2.

10°C и суше по сравнению с климатом в настоящее время (Xiangjun, Yinshuo, 1991). В результате климатических изменений ареалы многих видов умеренного пояса сократились за счет их северной части до макрорефугиумов на юге, где региональный климат был приемлем для существования. После последнего ледникового максимума многие виды повторно заселили северные территории, которые они занимали ранее, причем в ряде случаев экспансия происходила гораздо быстрее, чем предсказывают ее модели (Clark et al., 2003; Magri, 2008). Известно, что многие современные представители фауны Восточной Азии распространились из ледниковых рефугиумов, находящихся в Северо-Восточном Китае и на Корейском п-ове (Xie, Zhang, 2005; Zhang et al., 2008; Sakka et al., 2010; Aizawa et al., 2012; Kim et al., 2018; Lee, et al., 2018; Choi et al., 2020).

Самая ранняя находка *A. fortis* (600–700 тыс. л.н.) известна из отложений раннего плейстоцена пещеры Choukoutien в Центральном Китае (Zheng, Li, 1990), поэтому этот вид, несомненно, претерпел неоднократные значительные изменения в своем распространении и численности, следуя за глобальными климатическими колебаниями в течение плейстоцена. Интересно, что *A. fortis* отмечается в отложениях позднего плейстоцена на о-ве Мияко (Япония), хотя в современной фауне острова не встречается (Kaneko, Hasegawa, 1995). Кавамура (Kawamura, 2014) предположил, что *A. fortis* мигрировал с континента на о-в Мияко в среднем плейстоцене. В этот период ареал дальневосточной полёвки был значительно шире со-

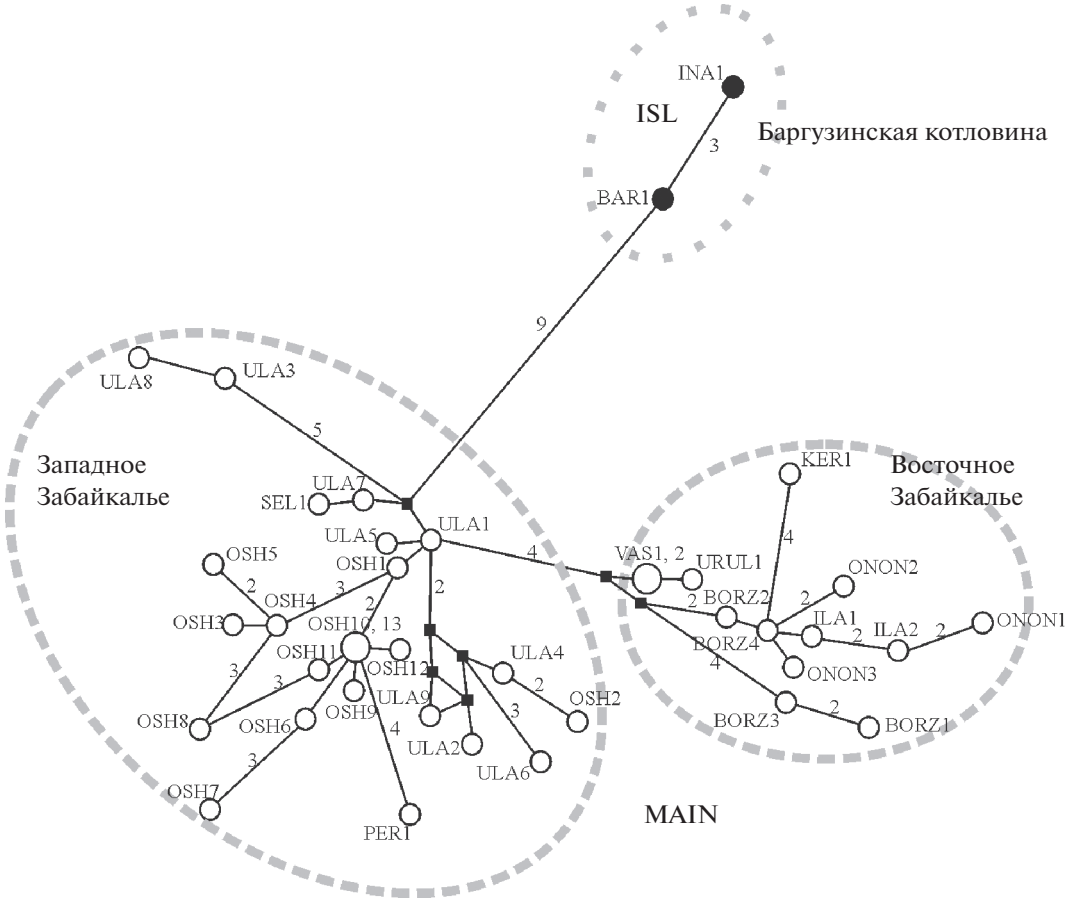


**Рис. 7.** Филогенетическая сеть гаплотипов мтДНК *Alexandromys fortis* забайкальской части ареала. Размеры кружков пропорциональны количеству образцов с данным гаплотипом. Гаплотипы обозначены в соответствии с кодами выборок в табл. 1. Цифры на ветвях сети соответствуют числу нуклеотидных замен, превышающему 2.

временного, 30–24 тыс. л.н. она была обычным, широко распространенным видом на юге Дальнего Востока (Алексеева, Голенищев, 1986; Панасенко, Тиунов, 2010) и встречалась в Юго-Западном Забайкалье (Тологой, верхняя толща) (Алексеева, 2005). Начиная с 24–21 тыс. л.н. численность вида резко сокращалась вплоть до начала голоцена (10 тыс. л.н.) в связи с похолоданием (Панасенко, Тиунов, 2010); вместо дальневосточной полевки в раскопках начинают преобладать полевка Максимовича и лемминги. В этот период отмечался последний климатический минимум, среднегодовые температуры были ниже современных на 8–12°C при небольшом количестве осадков – 400–500 мм в год (Короткий и др., 1996). Бóльшая часть популяций дальневосточной полевки сместилась, вероятно, значительно южнее, где она сохранялась в рефугиумах вместе с другими видами (Aizawa et al., 2012; Kim et al., 2018; Sakka et al., 2010; Zhang et al., 2008). На большей части Забайкалья популяции *A. fortis* были уничтожены огромным ледниково-подпрудным озером (“Витимское море”), которое существовало в период Сартанского оледенения, 28–12.5 тыс. л.н. (Еникеев, Старышко, 2009). После 10 тыс. л.н. начинаются резкий подъем численности (Панасенко, Тиунов, 2010) и восстановление ареала дальневосточной полевки. После деградации “Витимского моря” освободившаяся от него территория Забайкалья, возможно, была вторично заселена дальневосточными полевками из южных регионов двумя путями: первый путь проходил по бассейну р. Селенга, а второй – вдоль р. Амур и ее притоков. Таким образом, популяции *A. fortis* Восточного и Западного Забайкалья могли сформироваться независимо друг от друга. Эта гипотеза подтверждается морфологическими данными, согласно которым полевки, обитающие в Восточном и Западном Забайкалье, принадлежат к разным подвидам (Фетисов, 1940): в Западном Забайкалье встречается исключительно полевка Михно (*A. f. michnoi*), а в Восточном Забайкалье обитает форма, близкая к дальневосточному подвиду (*A. f. pelliceus*). Кроме того, на различия между *A. fortis* Восточного и Западного Забайкалья указывают и сведения об изменчивости гетеро-

хроматиновых блоков в хромосомах (Ковальская и др., 1991).

Полученные нами данные по изменчивости контрольного региона у дальневосточной полевки подтвердили опубликованные ранее результаты, свидетельствующие о существовании крупного макрорефугиума на территории Северо-Восточного Китая (Gao et al., 2017). Существование двух субклад MAIN и ISL в филогенетической линии NORTH и неравномерность распределения соответствующих им линий можно рассматривать в свете нескольких гипотез: с одной стороны, как свидетельство более древнего (анцестрального) полиморфизма, что (с учетом небольшой генетической дистанции между субкладами ISL и MAIN) позволяет допустить нерефугиальное происхождение их гаплотипов вследствие случайной утраты промежуточных вариантов. С другой стороны, можно предположить заселение краевых участков ареала из двух рефугиумов, в которых независимо сформировались гаплотипы субклад MAIN и ISL, а неравномерность их распределения можно объяснить генетико-автоматическими процессами. Например, снижением встречаемости гаплотипов субклады ISL на большей части ареала со временем и случайной их фиксацией в небольших изолированных популяциях.

В случае с дальневосточной полёвкой мы имеем возможность детализировать историю формирования генетической структуры вида, привлекая для сравнения данные анализа древней ДНК из ископаемых образцов. Ранее нами было проведено сравнение древней мтДНК, которая была выделена из палеоматериала, взятого из разновозрастных слоев пещеры Медвежий Клык (Haring et al., 2015), и мтДНК от дальневосточных полевок из современных популяций островов залива Петра Великого Японского моря (Шереметьева, 2020). В результате было показано, что все древние гаплотипы, так же как и современные, делятся на две субклады, MAIN и ISL, имея фиксированные отличия по 4 сайтам (длина анализируемого фрагмента для древних гаплотипов – 344 п. н.). При этом отмечено, что все древние гаплотипы субклады ISL, схожие с гаплотипами современных полевок архипелага Римского-Корсакова, были выявлены в более старых останках (>40 и >30 тыс. л. н.). Возможно, что обитавшие на территории юга Приморского края полевки в период 30–24 тыс. л. н. имели, в основном, гаплотипы субклады ISL (Шереметьева, 2020), но впоследствии были “вытеснены” гаплотипами субклады MAIN. Как предполагалось выше, это могло произойти в результате случайных генетико-автоматических процессов. Но нам представляется возможным рассмотреть филогенетические паттерны у *A. fortis* также с позиций гипотезы микрорефугиумов или “загадочных рефугиумов” (Rull, 2009). Существование множественных микрорефугиумов предполагалось несколькими авторами у разных видов животных в континентальной части Восточной Азии (Bao et al., 2015; Zeng et al., 2015; Ye et al., 2019). Важной характеристикой микрорефугиума является стабильный микроклимат, который достаточно отличается от климатических условий окружающего региона, чтобы способствовать сохранению вида (Hampe, Jump, 2011). Эта гипотеза предполагает, их небольшой размер, поскольку они локальны и окружены неподходящими местами обитания. Микрорефугиумы могут находиться в защищенных местах, например в глубоко изрезанных долинах рек и озер. Эти долины обеспечивают микроклимат, способствующий выживанию видов (Stewart, Lister, 2001). Также микрорефугиумы могут находиться на морском побережье, где климат более влажный и с меньшей сезонной изменчивостью (Stewart et al., 2010). При этом, согласно результатам исследований, микрорефугиумы достаточно трудно идентифицировать даже по генетическим данным. Следует также отметить, что не все виды способны сохраняться в микрорефугиумах (Hylander et al., 2015), поскольку малые изолированные популяции особо подвержены негативному воздействию инбридинга и демографических колебаний численности (Примак, 2002). Однако дальневосточная полевка способна длительно существовать даже в очень маленьких популяциях благодаря механизмам регуляции плотности населения (Катин, 1989). Такие малые популяции мы можем наблюдать и сейчас на мелких островах залива Петра Великого. Вероятно, эта особенность имеет глубокие эволюционные корни, поскольку она характерна и для других видов серых полевок (Lomolino, 1986).

Следуя теории микрорефугиумов, можно предположить, что во время последнего климатического минимума, при смещении основного ареала дальневосточных полёвок на юг, небольшая часть особей удерживалась в прежних (расположенных севернее) местообитаниях со стабильным микроклиматом, прежде всего, на морском побережье, где оставались луговые сообщества, и именно в этих небольших изолятах сохранились гаплотипы субклады ISL. Свидетельства существования микрорефугиумов мы можем наблюдать на изолированных шельфовых островах залива Петра Великого (Матвеева и Большой Пелис) – именно тех, которые раньше отделились от материка (Велижанин, 1976; Шереметьев, 2001). Следы существования микрорефугиумов могут быть обнаружены и на других островах архипелага Римского-Корсакова в заливе Петра Великого. По крайней мере, на двух о-вах Дурново и Де-Ливрона у дальневосточных полевок были отмечены особенности морфотипической изменчивости антероконидной формы первого нижнего моляра по сравнению с другими островными и материковой

популяциями (Винокурова и др., 2022). Предполагать наличие микрорефугиумов у дальневосточной полевки можно также в бассейне нижнего течения реки Амур и в более континентальной, северо-западной части ареала – в межгорных котловинах Забайкалья, таких как Баргузинская, где в популяциях имеются особи с гаплотипами субклады ISL (рис. 1). Таким образом, микрорефугиумы могли способствовать сохранению гаплотипов субклады ISL в некоторых краевых популяциях как в период климатического минимума, когда произошло исчезновение большинства популяций вида в северной части ареала, так и во время голоцена, когда данные территории были повторно заселены полёвками с гаплотипами субклады MAIN. Однако остается не ясным, почему за время длительной изоляции этих удаленных друг от друга небольших популяций (т.е. при невысокой эффективной численности животных) в них не накопилось заметных различий гаплотипов субклады ISL. Возможно, это обусловлено особенностями биологии вида.

Таким образом, возможны несколько гипотез, объясняющих выявленную в данной работе генетическую изменчивость дальневосточной полевки на территории Забайкалья и Дальнего Востока. Часть из них с большей вероятностью объясняют существование гаплотипов субклад ISL и MAIN в пределах линии NORTH, тогда как роль микрорефугиумов могла заключаться в сохранении гаплотипов субклады ISL в период климатического минимума и после его завершения при широкой экспансии вида на север. Для проверки этих гипотез данная работа нуждается в продолжении как с исследованием материала из ранее неизученных локалитетов, так и с вовлечением в анализ дополнительных молекулярных маркеров.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны сотрудникам Федерального казённого учреждения здравоохранения “Хабаровская противочумная станция” Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека города Хабаровск, сотрудникам Дальневосточного морского заповедника, а также Л.В. Фрисман (Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН), И.М. Черемкину (Благовещенский государственный педагогический университет), И.С. Шереметьеву (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за оказанную помощь при сборе материала. Также авторы выражают огромную признательность рецензенту за проведенную им работу, которая значительно улучшила текст рукописи.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (15-04-03871 и 19-04-00557а), в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема №121031500274-4 “Эволюционные аспекты формирования наземной биоты востока Азии”) и лаборатории териологии ЗИН РАН АААА-А19-122031100282-2.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алексеева Н.В.,* 2005. Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным фауны мелких млекопитающих). Москва: Изд-во ГЕОС. 141 с.

*Алексеева Э.А., Голенищев Ф.Н.,* 1986. Ископаемые остатки серых полевок рода *Microtus* из южного Приморья (пещера “Близнец”) / Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. Л.: Наука. С. 134–142.

*Виноградов Б.С.,* 1933. Млекопитающие СССР. Грызуны. Л.: Изд-во АН СССР. 157 с.

*Винокурова М.А., Гусев А.Е., Тиунов М.П.,* 2022. Сравнительный морфотипический анализ первых нижнекоренных зубов островных и ископаемых популяций восточной полевки *Alexandromys fortis* (Büchner, 1889) юга Дальнего Востока России (Приморский край) // Зоологический журнал. Т. 101. № 2. С. 213–227.

*Велижанин А.Г.,* 1976. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Доклады Академии наук СССР. Т. 231. № 1. С. 205–207.

*Воронов Г.А.,* 1992. *Microtus fortis* (Rodentia, Cricetidae) – новый вид фауны о-ва Сахалин // Зоологический журнал. Т. 71. № 4. С. 85–88.

*Громов И.М., Ербаева М.А.,* 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Санкт-Петербург. 520 с.

*Громов И.М., Поляков И.Я.,* 1977. Фауна СССР: Млекопитающие. Т. III. Вып. 8. Полевки (Microtinae). Л.: Наука. 504 с.

*Гуськов В.Ю., Шереметьева И.Н.,* 2012. Генетическая изменчивость и дифференциация малых островных популяций дальневосточной полевки *Microtus fortis* Buchner, 1889 (Rodentia, Cricetidae) // Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана (Материалы Международного курильского и Международного сахалинского проектов). Владивосток. С. 388–395.

*Еникеев Ф.И., Старышко В.Е.,* 2009. Гляциальный морфогенез и россыпеобразование Восточного Забайкалья. Чита: ЧитГУ. 370 с.

*Катин И.О.,* 1989. Динамика популяций дальневосточной полевки в условиях островной изоляции // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 89–99.

*Ковальская Ю.М., Анискин В.М., Картавцева И.В.,* 1991. Географическая изменчивость по С-гетерохроматину восточной полевки *Microtus fortis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 70. № 12. С. 97–103.

*Короткий А.М., Гребенникова Т.А, Пушкарь В.С.,* 1996. Климатические смены на территории юга Дальнего

Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен). Владивосток: Дальнаука. 158 с.

*Костенко В.А.,* 2000. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 208 с.

*Лукашкин А.С.,* 1975. Монгольские элементы в фауне млекопитающих Северной Манчжурии // Зоологический журнал. Т. 54. № 10. С. 1578–1581.

*Огнев С.И.,* 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М.-Л.: Изд. Госиздат. 706 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. № 4. С. 60–67.

*Примак Р.,* 2002. Основы сохранения биоразнообразия / Пер. с англ. О.С. Якименко, О.А. Зиновьевой. М.: Издательство Научного и учебно-методического центра. 256 с.

*Тиунов И.М., Тиунов М.П., Шереметьева И.Н.,* 2009. Находки на Сахалине монгольской жабы (*Bufo raddei*) и большой полевки (*Microtus fortis*) // Зоологический журнал. Т. 88. № 11. С. 1406–1408.

*Фетисов А.С.,* 1940. Определитель грызунов Прибайкалья, Забайкалья. Иркутск: Иркутское обл. изд-во. С. 1–42.

*Чугунов Ю.Д., Катин И.О.,* 1984. Численность и распределение по биотопам грызунов на островах Дальневосточного государственного морского заповедника // Животный мир Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 107–121.

*Шереметьев И.С.,* 2001. Формирование наземной териофауны островов залива Петра Великого (Японское море) // Вестник ДВО РАН. № 4. С. 11–22.

*Шереметьева И.Н.,* 2020. Сравнение древних мт ДНК гаплотипов дальневосточной полевки и современных гаплотипов с островных популяций // Генетика. Т. 56. № 7. С. 848–854.

*Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В.,* 2006. Кариологическая и аллозимная изменчивость дальневосточной полевки (*Microtus fortis*, Buchner, 1889 Cricetidae, Rodentia) Дальнего Востока России // Генетика. Т. 42. № 6. С. 833–843.

*Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В., Васильева Т.В., Аднагулова А.В.,* 2015. Полиморфизм и генетическая структура полевки Максимовича *Microtus maximowiczii* (Schrenck 1858) (Rodentia, Cricetidae) Среднего Приамурья по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // Генетика. Т. 51. № 10. С. 1154–1162.

*Abramson N.I., Petrova T.V., Dokuchaev N.E., Obolenskaya E.V., Lissovsky A.A.,* 2012. Phylogeography of the Gray Red-backed Vole *Craseomys rufocanus* (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers // Russian Journal of Theriology. V. 11. № 2. P. 137–156.

*Aizawa M., Kim Z.-S., Yoshimaru H.,* 2012. Phylogeography of the Korean pine (*Pinus koraiensis*) in northeast Asia: inferences from organelle gene sequences // Journal of Plant Research. V. 125. P. 713–723. https://doi.org/10.1007/s10265-012-0488-4

*Aljanabi S.M., Martinez I.,* 1997. Universal and rapid salt extraction of high quality genomic DNA for PCRbased techniques // Nucleic Acids Research. V. 25. № 22. P. 4692–4693. https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692

*Bandelt H.J., Forster P., Röhl A.,* 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. V. 16. № 1. P. 37–48. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036

*Bao L., Kudureti A., Bai W., Chen R., Wang T. et al.*, 2015. Contributions of multiple refugia during the last glacial period to current mainland populations of Korean pine (*Pinus koraiensis*) // Scientific Reports. V. 5. P. 18608. https://doi.org/10.1038/srep18608

*Batsaikhan N., Tsytsulina K.,* 2016. *Microtus fortis* (errata version published in 2017). The IUCN red list of threatened species. e.T13430A115112605. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T13430A22350311

*Chelomina G.N., Sheremetyeva I.N.*, 2007.Genetic variation of *Microtus fortis pelliceus* in mainland and island populations of the Russian Far East based on random amplified polymorphic DNA markers // Mammal Study. V. 32. № 2. С. 63–74. https://doi.org/10.3106/1348-6160(2007)32[63:GVOMFP]2.0.CO;2

*Choi S.K., Kim K.S., Ranyuk M., Babaev E., Voloshina I. et al.,* 2020. Asiawide phylogeography of wild boar (*Sus scrofa*) based on mitochondrial DNA and Y-chromosome: Revising the migration routes of wild boar in Asia // PLoS ONE. V. 15. № 8. P. e0238049. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0238049

*Clark J.S., Fastie C., Hurtt G., Jackson S.T., Johnson C. et al.,* 2003. Reid's Paradox of rapid plant migration // BioScience. V. 48. P. 13–24. https://doi.org/10.2307/1313224

*Excoffier L., Lischer H.E.L.,* 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. № 10. P. 564–567. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

*Gao J., Yue L., Jiang X., Ni L., Ashraf M.A. et al.,* 2017. Phylogeographic patterns of *Microtus fortis* (Arvicolinae: Rodentia) in China based on mitochondrial DNA sequences // Pakistan Journal of Zoology. V. 49. P. 1185–1195. https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2017.49.4.1185.1195

*Guo Z., Song P., Guo C., Song Z., Wang Y. et al.,* 2012. Genetic variation and population dispersal of Yangtze voles *Microtus fortis calamorum* in the Dongting Lake region // Current Zoology. V. 58. № 2. P. 211–220. https://doi.org/10.1093/czoolo/58.2.211

*Hall T.A.,* 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98 // Nucleic acids symposium series. V. 41. № 41. P. 95–98. https://doi.org/10.1021/bk-1999-0734.ch008

*Hampe A., Jump A.S.,* 2011. Climate Relicts: Past, Present, Future // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V. 42. P. 313–333. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145015

*Haring E., Sheremetyeva I., Kryukov A.,* 2011. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus*, Rodentia) based on mitochondrial sequences // Mammalian Biology. V. 76. P. 258–267. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.04.006

*Haring E., Voyta L.L., Däubl B., Tiunov M.P.,* 2015. Comparison of genetic and morphological characters in fossil teeth of grey voles from the Russian Far East (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) // Mammalian Biology. V. 80. P. 496–504. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.08.001

*Hewitt G.,* 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // Nature. V. 405. P. 907–913. doi https://www.nature.com/articles/35016000.pdf

*Hylander K., Ehrlén J., Luoto M., Meineri E.*, 2015. Microrefugia: Not for everyone // AMBIO. V. 44. P. 60–68. https://doi.org/10.1007/s13280-014-0599-3

*Kaneko Y., Hasegawa Y.,* 1995. Some fossil arvicolid rodents from the Pinza-Abu Cave, Miyako Island, the Ryukyu Islands, Japan // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. V. 50. P. 23–37.

*Kawamura Y.,* 2014. Research on Quaternary mammal faunas in Japan and adjacent East Asian areas: a review of my research // The Quaternary Research (Daiyonki-Kenkyu). V. 53. № 3. P. 119–142. https://doi.org/10.4116/jaqua.53.119

*Kim S.-I., Park S.-K., Lee H., Oshida T., Kimura J. et al.,* 2018. Phylogeography of Korean raccoon dogs: implications of peripheral isolation of a forest mammal in East Asia // Zoological Science. V. 35. № 3. P. 249–259. https://doi.org/10.2108/zs170140

*Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K.,* 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Molecular Biology and Evolution. V. 35. № 6. P.1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096

*Lee S.J., Lee MY., Lin LK., Lin Y.K., Li Y. et al.,* 2018. Phylogeography of the Asian lesser white-toothed shrew, *Crocidura shantungensis*, in East Asia: role of the Korean Peninsula as refugium for small mammals // Genetica. № 146. P. 211–226. https://doi.org/10.1007/s10709-018-0014-2

*Lissovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P., Golenishchev F.N., Putincevet N.I. et al.,* 2018. Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) // Zoologica Scripta. V. 47. № 1. P. 9–20. https://doi.org/10.1111/zsc.12261

*Lomolino M.V.,* 1986. Mammalian community structure on islands: the importance of immigration, extinction and interactive effects // Biological Journal of the Linnean Society. V. 28. P. 1–21.

*Magri D.,* 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*) // Journal of Biogeography. V. 35. P. 450–463. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01803.x

*Matsuhashi T., Masuda R., Mano T., Murata K., Aiurzaniin A.,* 2001. Phylogenetic relationships among worldwide populations of the brown bear *Ursus arctos* // Zoological Science. V. 18. № 8. 18. P. 1137–1143. https://doi.org/10.2108/zsj.18.1137

*Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P. et al.,* 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large datasets // Molecular Biology and Evolution. V. 34. P. 3299–3302. https://doi.org/10.1093/molbev/msx248

*Rull V.,* 2009. Microrefugia // Journal of Biogeography. V. 36. P. 481–484. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02023.x

*Sakka H., Quere J.P., Kartavtseva I.V., Pavlenko M., Chelomina G. et al.,* 2010. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Quaternary climatic changes in their genetic structure // Biological Journal of the Linnean Society. V. 100. P. 797–821.

*Shenbrot G.I., Krasnov B.R.,* 2005. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft. 336 p.

*Stewart J.R., Lister A.M.,* 2001. Cryptic northern refugia and the origins of modern biota // Trends in Ecology & Evolution. V. 16. P. 608–613. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02338-2

*Stewart J.R., Lister A.M., Barnes I., Dale'n L.,* 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 277. P. 661–671. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1272

*Xiangjun S., Yinshuo C.,* 1991. Palynological records of the last 11,000 years in China // Quaternary Science Reviews. V. 10. P. 537–544. https://doi.org/10.1016/0277-3791(91)90047-X

*Xie J., Zhang Z.,* 2005. Mitochondrial Dna phylogeography of populations of *Cricetulus triton* in the north China plain // Journal of Mammalogy. V. 86. № 4. P. 833–840. https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)0862.0.CO;2

*Ye J., Xiao Z., Li C., Wang F., Liao J., Fu J., Zhang Z.*, 2015. Past climate change and recent anthropogenic activities affect genetic structure and population demography of the greater longtailed hamster in northern China // Integrative Zoology. V. 10. P. 482–496. https://doi.org/10.1111/1749-4877.12150

*Ye J.-W., Zhang Z.-K., Wang H.-F., Bao L., Ge J.-P.,* 2019. Phylogeography of *Schisandra chinensis* (Magnoliaceae) reveal multiple refugia with ample gene flow in northeast China // Frontiers in Plant Science. V. 10. P. 199. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00199

*Zeng Y.-F., Wang W.-T., Liao W.-J., Wang H.-F., Zhang D.-Y.,* 2015. Multiple glacial refugia for cool-temperate deciduous trees in northern East Asia: the Mongolian oak as a case study // Molecular Ecology. V. 24. № 22. P. 5676–5691. https://doi.org/10.1111/mec.13408

*Zhang H., Yan J., Zhang G., Zhou K.,* 2008. Phylogeography and demographic history of chinese black-spotted frog populations (*Pelophylax nigromaculata*): evidence for independent refugia expansion and secondary contact // BMC Evolutionary Biology. V. 8. P. 21. https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-21

*Zheng S., Li C.,* 1990. Comments on fossil Arvicolines of China // International Symposium on Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolines. In eds: Fejfar O., Heinrich W.D. Praha: Geological Survey. P. 431–442.

# GENETIC STRUCTURE FORMATION OF REED VOLE POPULATIONS AT THE NORTHERN PERIPHERY OF THEIR DISTRIBUTION (*ALEXANDROMYS FORTIS*, RODENTIA, ARVICOLINAE)

**I. N. Sheremetyeva[1, *], I. V. Kartavtseva[1], M. V. Pavlenko[1], I. V. Moroldoev[2], Yu. A. Bazhenov[3], F. N. Golenishchev[4]**

[1]*Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

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

[3]*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Chita, 672014 Russia*

[4]*Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia*

**e-mail: sheremet76@yandex.ru*

The genetic structure of the Reed vole (*Alexandromys fortis* (Buchner 1889)) from the northern periphery of its distribution area was studied using the variability of the mtDNA control region. High haplotype and nucleotide diversity has been shown in the north of the species' range, due to two phylogenetic lineages. The MAIN–haplotypes have a wide geographic distribution. Basically, the distribution of the ISL–haplotypes is confined to the islands of the Rimsky-Korsakov Archipelago (Bolshoi Pelis and Matveyev) in the Sea of Japan and in the Barguzin Depression in Buryatia. They are also found in mainland populations, albeit with low frequencies, only in the south of the Far East of Russia. The ISL–haplotypes are noted to be close to those previously identified based on fossil material from cave deposits in the south of Primorsky Krai. Alternative hypotheses concerning the ways of the formation of such a phylogeographic structure are considered. Small areas with local favorable environmental features are suggested to have persisted at the northern periphery of the Reed vole distribution, where the species could have survived the Pleistocene and retained the ISL–haplotypes that might have appeared earlier than the MAIN–haplotypes. Those local areas can be considered as microrefugia, which could have played important roles in maintaining the high genetic diversity of the species in the south of the Russian Far East. Secondary colonization events by individuals with MAIN–haplotypes could have occurred already after the completion of the climatic minimum and the wide expansion of the species to the north from a southern macrorefugium. The existence of two macrorefugia, in which two subclades, MAIN and ISL, were formed, followed by random fixations of rarer ISL–haplotypes in small isolated populations, is also hypothesized.

*Keywords:* phylogeography, mitochondrial DNA control region, variability, microrefugia

**EDN:** BKMWXS
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1190–1197*

*УДК 599.363:591.55(571.65)*

# СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА БУРОЗУБОК (*SOREX*, EULIPOTYPHLA) СЕЙМЧАНО-БУЮНДИНСКОЙ ВПАДИНЫ (ВЕРХОВЬЯ РЕКИ КОЛЫМА)

**© 2022 г. Н. Е. Докучаев[a], *, С. В. Киселев[a], ****

[a] *Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия*

**e-mail: dokuchaev@ibpn.ru*

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

Поступила в редакцию 30.10.2021 г.
После доработки 05.11.2021 г.
Принята к публикации 22.01.2022 г.

В границах верхнеколымского бассейна Сеймчано-Буюндинская впадина выделяется рядом природно-климатических особенностей (наличием обширного подруслового талика, богатством растительности долинно-лесного комплекса, сравнительно высокими летними температурами). По структуре сообщества бурозубок Сеймчано-Буюндинская впадина также существенно отличается от сопредельных территорий. При явном доминировании средней бурозубки положение субдоминанта здесь стабильно занимала равнозубая бурозубка. В пределах Охотско-Колымского края столь высокая доля *Sorex isodon* в сообществе бурозубок более характерна для Северного Приохотья. Сеймчано-Буюндинская впадина, таким образом, выступает своего рода “оазисом” для видов, проникших в верховья Колымы с Охотского побережья.

*Ключевые слова:* мелкие млекопитающие, экология, Сеймчано-Буюндинская впадина

**DOI:** 10.31857/S0044513422080049

Территорию Северо-Восточной Азии населяют 10 видов землероек-бурозубок (Андреев и др., 2006). Видовой состав и долевое участие разных видов бурозубок в сообществе при этом могут сильно различаться в зависимости от географического месторасположения, разнообразия биотопов, фазы динамики численности животных и других факторов (Докучаев, 1990, 1994). Сообщество бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины, расположенной в верховьях р. Колыма, до недавнего времени оставалось слабоизученным. Сведения по насекомоядным этой части колымского бассейна были ограничены данными по видовому составу бурозубок, полученными при непродолжительных (в течение одного сезона) отловах мелких млекопитающих вблизи поселков Сеймчан (Юдин и др., 1976) и Усть-Среднекан (Охотина, 1971) в 60-х годах прошлого столетия. Согласно этим данным, Сеймчано-Буюндинскую впадину населяют шесть видов бурозубок: средняя (*Sorex caecutiens* Laxmann 1788), равнозубая (*S. isodon* Turov 1924), крупнозубая (*S. daphaenodon* Thomas 1907), бурая (*S. roboratus* Hollister 1913), крошечная (*S. minutissimus* Zimmermann 1780) и тундровая (*S. tundrensis* Merriam 1900). В период с 2001 по 2010 гг. в окрестностях заброшенного поселка Верхняя Буюнда (типичном участке Сеймчано-Буюндинской впадины) проводились стационарные работы по изучению популяционной экологии мелких млекопитающих – землероек-бурозубок и мышевидных грызунов (Лазуткин и др., 2007; Чернявский и др., 2007; Ямборко, 2008; Ямборко, Киселев, 2009; Лазуткин и др., 2012; Киселев, Ямборко, 2014). Достаточно длительный период и представительная выборка позволили провести анализ изменений в структуре данного сообщества бурозубок в связи с динамикой их численности. Подобного рода исследования важны для понимания принципов организации и функционирования сообществ мелких млекопитающих, их трансформации под воздействием факторов различной природы. Землеройки-бурозубки, часто формирующие многовидовые комплексы, в этом плане представляют особый интерес. Изучением динамики их сообществ занимались многие исследователи (Шефтель, 1983; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Сергеев и др., 2001; Литвинов, Пожидаева, 2008; Виноградов, 2012; Литвинов и др., 2015; Локтионова и др., 2016; Нестеренко и др., 2016; Нестеренко, Локтионова, 2017; Киселев, 2019 и др.), тем не менее, особенности

организации таких систем во многом остаются не раскрыты.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сеймчано-Буюндинская впадина занимает нижнее течение р. Буюнда (правого притока Колымы), а также сопредельные низменные территории колымского левобережья (рис. 1). В пределах Колымского нагорья это наиболее крупное межгорное образование, которое имеет ряд природно-климатических особенностей. Согласно схеме климатического районирования (Клюкин, 1970), ее территория входит в зону резко континентального климата хвойных лесов, характеризующегося в общем достаточным увлажнением с отдельными засушливыми периодами, умеренно теплым летом и снежной зимой. Средняя температура самого холодного зимнего месяца – января (по данным м/с Сеймчан) – составляет –39.1°С, а абсолютный минимум –62°С (Справочник ..., 1966). Летние температуры в Сеймчано-Буюндинской впадине самые высокие в Магаданской обл.: среднемесячная температура выше +15°С обеспечена здесь в течение 4–5 недель (Андреев, 2013: 283). Здесь возник уникальный по масштабам, крупнейший на Северо-Востоке России сквозной талик (талые грунты среди вечномерзлых пород) шириной до 19 км (Михайлов, Банцекина, 2001). Все это обусловливает разнообразие биотопов и, как следствие, сравнительно богатую растительность долинно-лесного комплекса (Хохряков, 1989: 101–103). На средних и возвышенных уровнях островной части поймы произрастают многоярусные тополево-чозениево-ивовые леса с подлеском из черной смородины (*Ribes dikuscha*), шиповника (*Rosa acicularis*), свидины (*Thelycrania alba*) и густым травостоем. Приречные террасы заняты лиственничными лесами ленточного типа, в настоящее время в основном вырубленными и находящимися в стадии медленной сукцессии. Лиственница часто растет в смеси с березой. Под пологом лиственниц и берез и на обширных полянах с мощным вейниковым травостоем произрастают жимолость (*Lonicera edulis*), шиповник, красная смородина (*Ribes triste*), княженика (*Rubus arcticus*). Надпойменные террасы покрыты обширными монотонными редкостойными лиственничными лесами на различных стадиях послепожарной сукцессии. Напочвенный покров здесь слагается мхами, лишайниками и брусникой (*Vaccinium vitis-idaea*), а подлесок состоит преимущественно из кустарниковых берез (*Betula* sp.), кедрового стланика (*Pinus pumila*) и голубики (*Vaccinium uliginosum*) (Докучаев и др., 2006).

В анализе сообщества бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины использованы материалы, собранные в 2001–2010 гг. в окрестностях пос. Верхняя Буюнда (62°25.922′ с.ш., 153°20.476′ в.д.) (рис. 1). Животных отлавливали с использованием конусов, давилок и живоловок в трех основных биотопах: тополево-чозениево-ивовом лесу, пойменном лиственничнике и редкостойном лиственничном лесу на надпойменной террасе (Докучаев и др., 2006; Киселев, Ямборко, 2014). В конуса для быстрой гибели зверьков добавляли воду. В давилках и живоловках в качестве приманки использовали хлеб, смоченный подсолнечным маслом. Относительная численность бурозубок рассчитывалась на основе данных их отлова конусами и выражалась в количестве пойманных животных на 100 конусо-суток. Зависимость показателей относительной численности разных видов бурозубок оценивалась с использованием рангового коэффициента корреляции Спирмена. Всего на Буюндинском стационаре было отловлено 2604 экз. бурозубок пяти видов (табл. 1).

Для характеристики сообщества использовались информационные индексы Симпсона, Шеннона и Пиелу (Одум, 1986). Индекс Симпсона ($\Sigma(n_i/N)^2$, где $n$ – число особей вида i; $N$ – общее число особей) позволяет оценить степень доминирования, индекс Шеннона ($-\Sigma\, n_i/N \ln(n_i/N)$) – степень разнообразия, индекс Пиелу ($H/\ln S$, где H – индекс Шеннона, $S$ – число видов) – равномерность (выровненность) распределения разных видов в сообществе. Статистическая обработка проведена с использованием пакета MS Excel 2010.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из представленных в табл. 1 данных видно, что выборки бурозубок из разных участков Сеймчано-Буюндинской впадины (пос. Сеймчан и пос. Верхняя Буюнда), а также с сопредельной территории (пос. Усть-Среднекан) сильно различались. Особенно выделялась сеймчанская выборка, в которой 77.8% приходилось на крупнозубую бурозубку, а равнозубой бурозубки была отловлена всего одна особь. Существенно отличалась данная выборка и по информационным индексам (табл. 2). Однако собранный в течение одного сезона материал не позволяет судить, насколько типичным было в 1964 г. соотношение видов бурозубок на данном участке Сеймчано-Буюндинской впадины. В сборах из-под Усть-Среднекана три вида (средняя, равнозубая и крупнозубая бурозубки) образовали последовательно убывающей ряд. Общее долевое участие этих видов составило 92.3%. В окрестностях Буюндинского стационара во все годы доминирующее положение в сообществе занимала средняя бурозубка (рис. 2), доля которой в совокупной выборке составила 74.1% (табл. 1). Равнозубая бурозубка здесь занимала положение субдоминанта, и лишь однажды в этой категории ее заменила крупнозу-

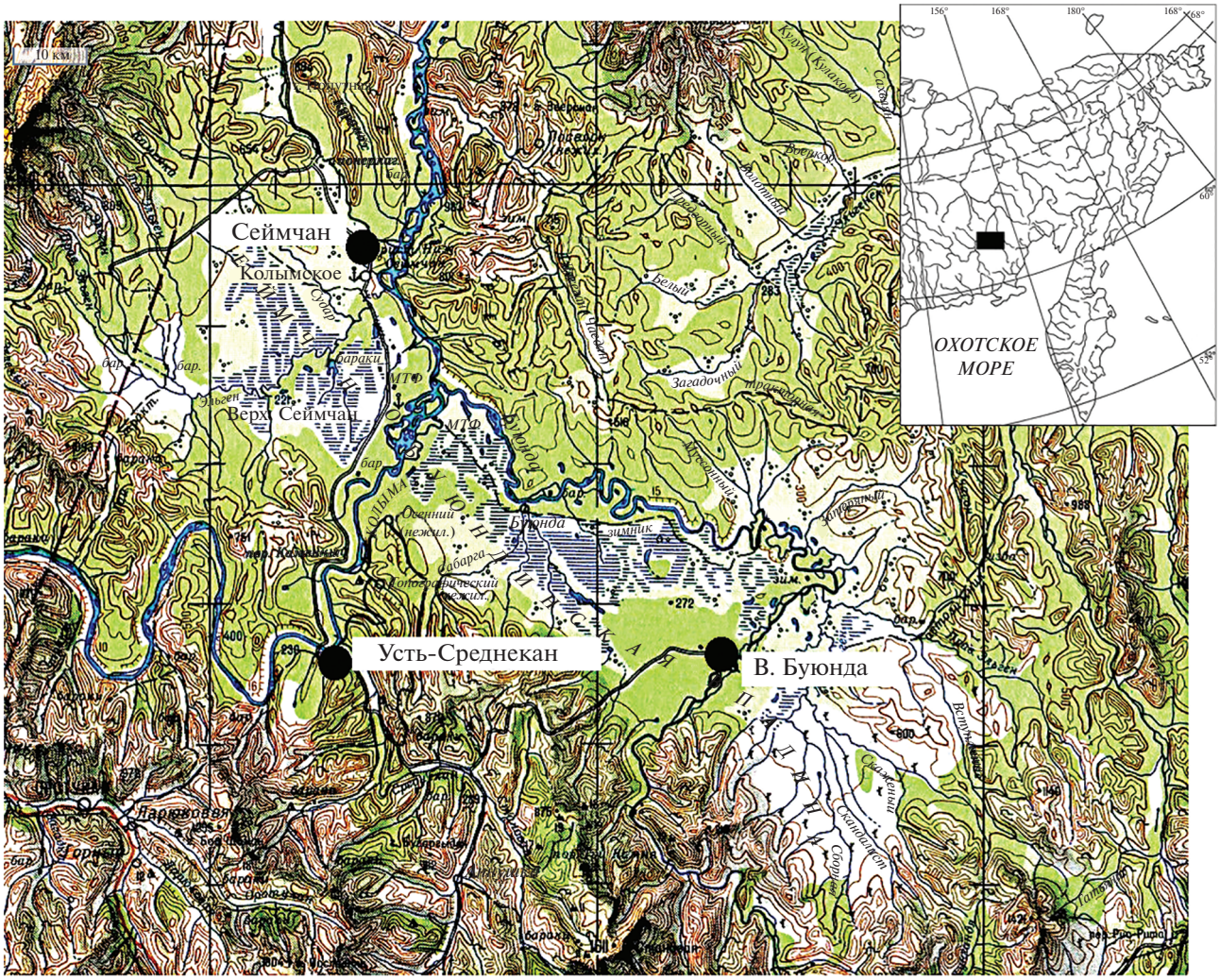


**Рис. 1.** Карта Сеймчано-Буюндинской впадины и места отлова бурозубок: поселки Сеймчан, Усть-Среднекан, Верхняя Буюнда.

бая бурозубка. Бурая и крошечная бурозубки были отнесены в категорию второстепенных видов, поскольку их суммарная доля составила лишь 2.4%. Обращает на себя внимание и тот факт, что, несмотря на десятилетние отловы и достаточную выборку (2604 экз.), в сообществе бурозубок с Верхней Буюнды отсутствовала тундровая бурозубка, тогда как под Сеймчаном и Усть-Среднеканом этот вид был представлен в уловах, хотя и в незначительном количестве (табл. 1). Низкая численность *S. tundrensis* характерна и для других верхнеколымских районов, а в Северном Приохотье этот вид появляется только на побережье залива Шелихова (Докучаев, Поспехов, 2008).

Анализ показал, что, несмотря на значительные колебания численности (рис. 3), сообщество бурозубок Буюндинского стационара характеризовалось довольно стабильной структурой. Средняя бурозубка здесь существенно преобладала в сборах во все годы исследований, составляя от 63 до 93.5%. Равнозубая бурозубка в большинстве лет занимала положение субдоминанта, лишь в 2006 г. уступив эту позицию крупнозубой бурозубке (рис. 2). В 2003 г. *S. isodon* и *S. daphaenodon* были представлены примерно в равных долях (18.0 и 15.1% соответственно). Увеличение долевого участия *S. daphaenodon* в сообществе в 2003 и 2006 гг. могло быть связано с фазой динамики численности *S. caecutiens*. Как отмечалось в ряде исследований (Ивантер, 1978; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Киселев, 2019), в регуляции численности второстепенных видов бурозубок важнейшая роль отводится взаимоотношению с видом-доминантом. Динамика численности *S. caecutiens* в районе стационара носила циклический характер (Киселев, Ямборко, 2014). В период исследований у этого вида были сформированы три следующих друг за другом популяционных цикла

**Таблица 1.** Виды бурозубок и их долевое участие в выборках из двух пунктов Сеймчано-Буюндинской впадины и пос. Усть-Среднекан

| Виды бурозубок | Пункты и годы сбора материала | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | пос. Усть-Среднекан, 1969 г. (Охотина, 1971) | | пос. Сеймчан, 1964 г. (Юдин и др., 1976) | | пос. Верхняя Буюнда, 2001–2010 гг. | |
| | экз. | % | экз. | % | экз. | % |
| *S. caecutiens* | 39 | 42.8 | 10 | 12.3 | 1931 | 74.1 |
| *S. isodon* | 28 | 30.8 | 1 | 1.2 | 406 | 15.6 |
| *S. daphaenodon* | 17 | 18.7 | 63 | 77.8 | 205 | 7.9 |
| *S. roboratus* | 3 | 3.3 | 3 | 3.7 | 46 | 1.8 |
| *S. tundrensis* | 2 | 2.2 | 2 | 2.5 | – | – |
| *S. minutissimus* | 2 | 2.2 | 2 | 2.5 | 16 | 0.6 |
| Всего | 91 | 100.0 | 81 | 100.0 | 2604 | 100.0 |

**Таблица 2.** Информационные индексы для выборок бурозубок из двух пунктов Сеймчано-Буюндинской впадины и пос. Усть-Среднекан

| Информационный индекс | Пункты и годы сбора материала | | |
|---|---|---|---|
| | пос. Усть-Среднекан, 1969 г. (Охотина, 1971) | пос. Сеймчан, 1964 г. (Юдин и др., 1976) | пос. Верхняя Буюнда, 2001–2010 гг. |
| Доминирования Симпсона | 0.623 | 0.315 | 0.581 |
| Разнообразия Шеннона | 0.813 | 1.320 | 0.816 |
| Выровненности Пиелу | 0.454 | 0.737 | 0.507 |
| Число видов бурозубок | 6 | 6 | 5 |

(2002–2004, 2005–2007 и 2008–2010 гг.) (рис. 3). В 2003 и 2006 гг., когда представленность *S. daphaenodon* в сообществе была максимальной, численность *S. caecutiens* находилась на стадии роста после депрессий в 2002 и 2005 гг. В третьем популяционном цикле средней бурозубки (2008–2010 гг.) фаза роста численности отсутствовала. После депрессии 2008 г. численность *S. caecutiens* в 2009 г. сразу достигла пиковых значений (рис. 3), и существенного увеличения доли *S. daphaenodon* в сообществе отмечено не было (рис. 2). Бурая и крошечная бурозубки всегда были малочисленными, их суммарная доля в уловах во все годы не превышала 4.5%.

Численность разных видов бурозубок, в целом, изменялась согласованно (рис. 3). Показатели относительной численности *S. isodon* достоверно коррелировали с таковыми доминирующего вида – *S. caecutiens* ($R_S = 0.8$, $p < 0.01$). Пики и минимумы численности *S. daphaenodon* и *S. caecutiens* также в большинстве лет совпадали, но связь показателей их относительной численности была недостоверна ($R_S = 0.6$, $p = 0.1$). Синхронизированная динамика численности сосуществующих видов бурозубок (в особенности доминирующих) отмечалась и в других исследованиях (Sheftel, 1989; Сергеев и др., 2001; Литвинов, Пожидаева, 2008; Литвинов и др., 2015; Бобрецов, 2016; Киселев, 2019). Такая особенность может указывать на то, что данное сообщество бурозубок представляет собой хорошо связанную, стабильную во времени структуру (Литвинов, Пожидаева, 2008).

Информационные индексы в сообществе бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины в большинстве лет различались незначительно (табл. 3). Наибольшими отклонениями рассматриваемых показателей выделялись 2003 и 2008 гг. В 2003 г. индекс Симпсона имел наименьшие за весь период исследований значения, а индексы Шеннона и Пиелу – наибольшие. Было это обусловлено тем, что в этот год представленность субдоминантов и второстепенных видов была максимальной (37% в совокупности). В 2008 г. (при общей глубокой депрессии численности бурозубок) ситуация была прямо противоположной. В этот год сообщество характеризовалось низкими индексами разнообразия и выровненности, тогда как индекс Симпсона был наибольшим за все время.

Минимальным числом (по три вида бурозубок) были отмечены только 2001 и 2008 гг. (см. табл. 3). Если ситуацию в 2001 г. можно объяснить небольшой выборкой (всего 22 экз.), то

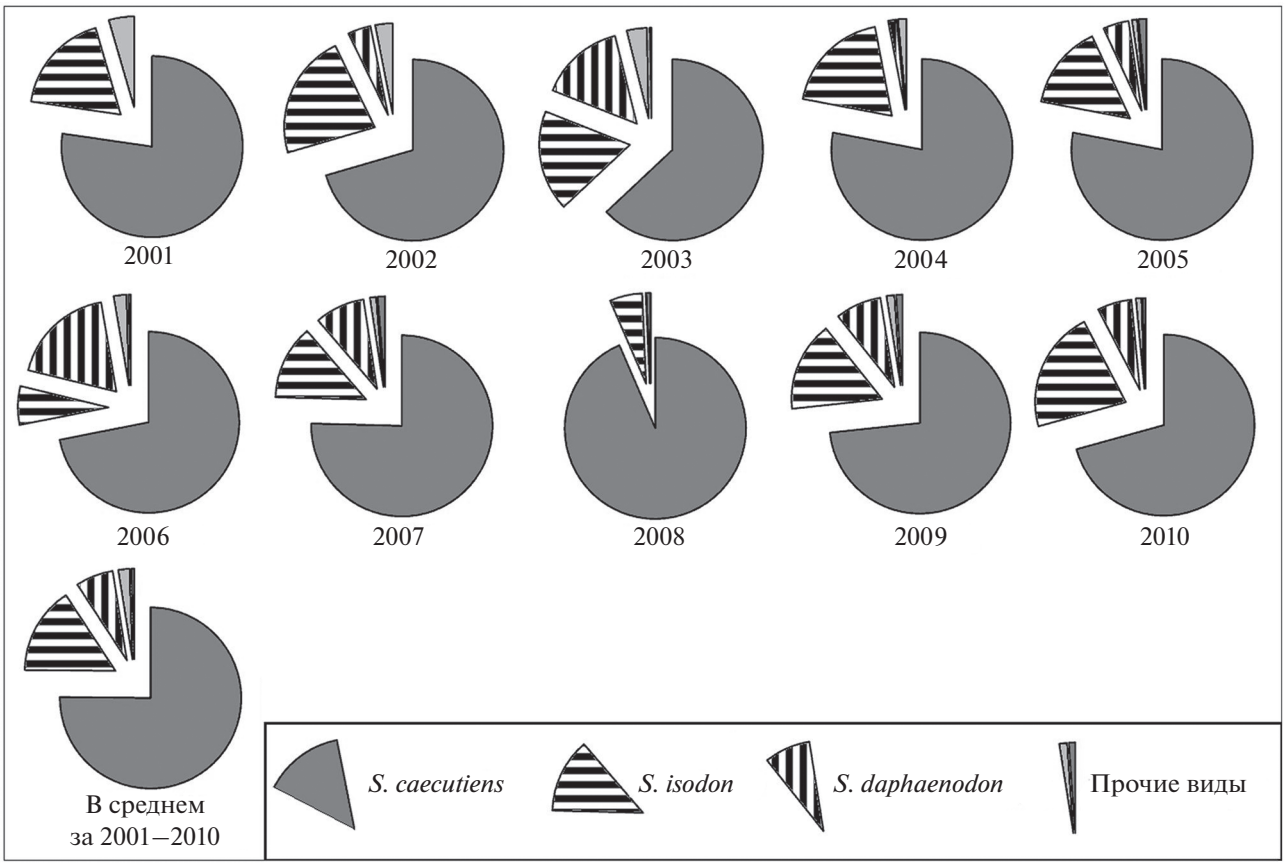


**Рис. 2.** Доля разных видов бурозубок в уловах в окрестностях пос. Верхняя Буюнда в период 2001–2010 гг.

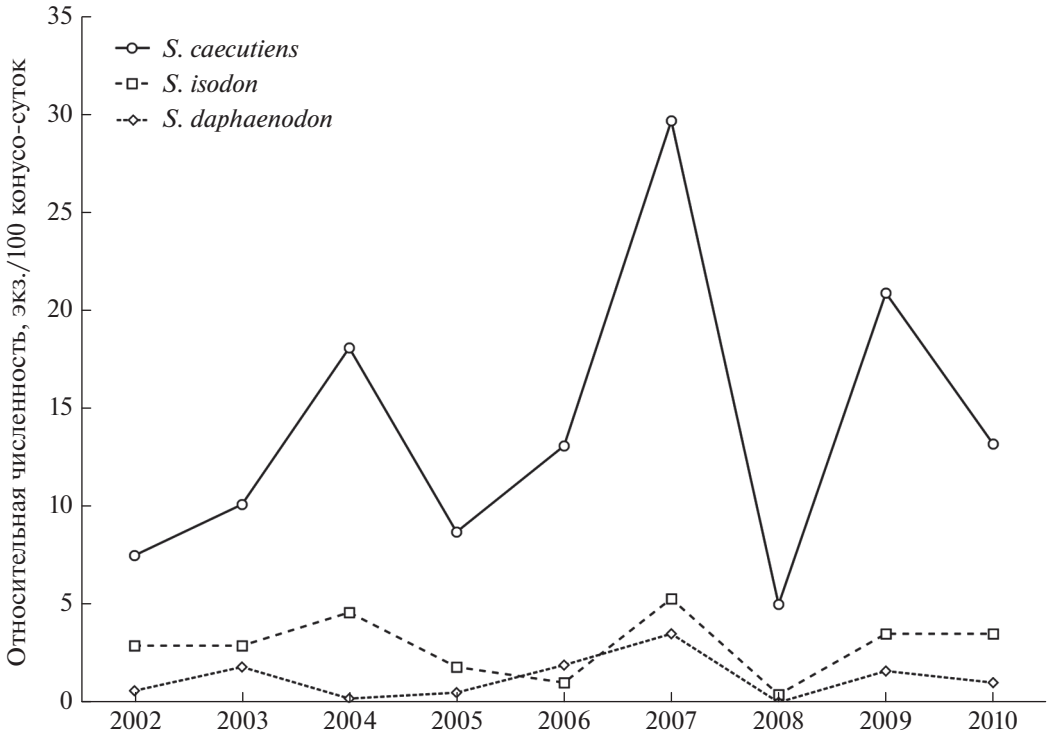


**Рис. 3.** Динамика численности средней, равнозубой и крупнозубой бурозубок в бассейне р. Буюнда в 2002–2010 гг. (усреднено за июль–август по всем биотопам).

**Таблица 3.** Информационные индексы сообщества бурозубок Буюндинского стационара в 2001–2010 гг.

| Информационный индекс | 2001 | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 | 2006 | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Доминирования Симпсона | 0.632 | 0.545 | 0.454 | 0.645 | 0.633 | 0.557 | 0.595 | 0.878 | 0.570 | 0.551 |
| Разнообразия Шеннона | 0.65 | 0.821 | 1.021 | 0.634 | 0.723 | 0.842 | 0.802 | 0.261 | 0.835 | 0.82 |
| Выровненности Пиелу | 0.592 | 0.592 | 0.634 | 0.457 | 0.449 | 0.523 | 0.498 | 0.238 | 0.519 | 0.509 |
| Всего видов | 3 | 4 | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 3 | 5 | 5 |
| Всего экз. | 22 | 193 | 338 | 405 | 218 | 260 | 460 | 154 | 356 | 198 |

отсутствие в уловах в 2008 г. части видов бурозубок скорее было связано с депрессией численности зверьков. Многочисленными исследованиями (Кошкина, 1966; Шефтель, 1983; Sheftel, 1989; Жигальский, Кшнясев, 2000; Жигальский, 2011) показано, что в популяциях многих видов мелких млекопитающих после лет с максимально высокой (пиковой) численностью, как правило, отмечается глубокая депрессия (популяционный “крах”). В 2007 г. численность бурозубок на Буюнде достигла максимальных за все годы значений (см. рис. 3). В 2008 г. в результате резкого сокращения их поголовья *S. daphaenodon* и *S. minutissimus* отсутствовали в уловах, а *S. roboratus* был представлен в единственном экземпляре.

Уже на ограниченном материале (Докучаев и др., 2006) было отмечено, что сообщество бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины имеет черты переходного характера между собственно колымским бассейном и Северным Приохотьем. Преобладание в сборах из-под Сеймчана в 1964 г. *S. daphaenodon* (табл. 1), сближает эту выборку с сообществом бурозубок из бассейна среднего течения р. Омолон (правого притока Колымы), где крупнозубая бурозубка в отдельные годы оказывалась в положении доминанта (Докучаев, 1990). “Колымский элемент” здесь также представляют тундровая и бурая бурозубки, отсутствующие на большей части Охотского побережья (Позвоночные ..., 1996; Андреев и др., 2006; Докучаев, Поспехов, 2008). С другой стороны, высокое долевое участие в сообществе бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины равнозубой бурозубки придает ему значительное сходство с сообществами в приохотских районах, где этот вид весьма обычен. При этом в окрестностях стационаров “Контакт” и “Абориген”, также расположенных в верховьях Колымы (Биологические ..., 1986), равнозубая бурозубка отлавливалась единичными экземплярами (Докучаев и др., 2006). В этой связи стоить отметить, что в бассейне Буюнды численность красно-серой полевки (*Craseomys rufocanus* (Sundevall 1846)) также существенно превышала таковую в других районах верховьев Колымы и была сопоставима с численность данного вида в Северном Приохотье (Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин и др., 2012). Переходный характер исследуемого сообщества бурозубок объясняется географическим местоположением Сеймчано-Буюндинской впадины, наличием обширного подруслового талика и сравнительно благоприятными климатическими условиями (территория защищена горами от проникновения холодных воздушных масс, как с севера, так и со стороны Охотского моря).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пределах Сеймчано-Буюндинской впадины сообщество бурозубок представлено шестью видами (средней, равнозубой, крупнозубой, бурой, крошечной и тундровой). При этом соотношение видов бурозубок на разных ее участках может сильно различаться. Так, среди 2604 экз. бурозубок, отловленных за 10-летний период в окрестностях пос. Верхняя Буюнда, *S. tundrensis* не была представлена, хотя ранее добывалась у пос. Сеймчан. В структуре сообщества бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины также выявлены существенные отличия от сообществ других территорий верхнеколымского бассейна. Здесь, при явном доминировании во все годы средней бурозубки, положение субдоминанта занимала равнозубая бурозубка. Столь высокая доля *S. isodon* в сообществе бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины сближает эту территорию с Северным Приохотьем, характеризующимся более мягкими климатическими условиями. В пределах верхнеколымского бассейна Сеймчано-Буюндинская впадина, таким образом, выступает своего рода “оазисом” для видов, проникших сюда с Охотского побережья. В целом изученное сообщество бурозубок характеризовалось относительной стабильностью, обусловленной согласованностью динамики численности составляющих его видов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.Н. Лазуткину и А.В. Ямборко за помощь в отлове бурозубок.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (№№ 02-04-48024 и 07-04-00069).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б.*, 2006. Наземные позвоночные Северо-Востока России: аннотированный каталог. Изд. 2-е, исправленное и дополненное. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 315 с.

*Андреев А.В.*, 2013. Эталоны природы Охотско-Колымского края. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 322 с.

Биологические стационары советского Севера, 1986. Магадан: Магаданское книжное издательство. 78 с. (Биологические проблемы Севера).

*Бобрецов А.В.*, 2016. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 381 с.

*Виноградов В.В.*, 2012. Многолетняя динамика и структура сообщества землероек (Soricidae) горной тайги Восточного Саяна // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 131–139.

*Докучаев Н.Е.*, 1990. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука. 160 с.

*Докучаев Н.Е.*, 1994. Структура и продуктивность сообществ землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) Чукотки // Зоологический журнал. Т. 73. № 9. С. 114–123.

*Докучаев Н.Е., Лазуткин А.Н., Ямборко А.В., Чернявский А.Ф.*, 2006. Бурозубки Сеймчано-Буюндинской впадины // Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России: Материалы Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А.П. Васьковского и в честь его 95-летия (Магадан 28–30 ноября 2006 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 338–340.

*Докучаев Н.Е., Поспехов В.В.*, 2008. Землеройки материкового побережья залива Шелихова (Охотское море) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IX международной научной конференции, посвященной 100-летию с начала Камчатской экспедиции ИРГО, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. (Петропавловск-Камчатский, 25–26 ноября 2008 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 308–310.

*Жигальский О.А.*, 2011. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Известия РАН. Серия биологическая. № 6. С. 733–746.

*Жигальский О.А., Кшнясев И.А.*, 2000. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. № 5. С. 376–383.

*Ивантер Э.В.*, 1978. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 95–112.

*Киселев С.В.*, 2019. Динамика численности и структура сообщества бурозубок в окрестностях г. Магадан (северное побережье Охотского моря) // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 564–574.

*Киселев С.В., Ямборко А.В.*, 2014. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне верхней Колымы // Зоологический журнал. Т. 93. № 9. С. 1106–1116.

*Клюкин Н.К.*, 1970. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука. С. 101–132.

*Кошкина Т.В.*, 1966. О периодических изменениях численности полевок (на примере Кольского полуострова) // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 71. Вып. 3. С. 14–26.

*Лазуткин А.Н., Ямборко А.В., Киселев С.В.*, 2007. Динамика численности лесных полевок и землероек Верхней Колымы // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). Материалы международного совещания (31 янв.–2 февр. 2007 г., г. Москва). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 249.

*Лазуткин А.Н., Ямборко А.В., Киселев С.В.*, 2012. Популяционная динамика лесных полевок (р. *Clethrionomys*) верховьев Колымы (р. Буюнда) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 4. С. 66–74.

*Литвинов Ю.Н., Пожидаева Л.В.*, 2008. Анализ параметров биоразнообразия сообществ землероек гор Алтая // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 793–798.

*Литвинов Ю.Н., Дупал Т.А., Ержанов Н.Т., Абылхасанов Т.Ж., Сенотрусова М.М. и др.*, 2015. Особенности организации сообществ землероек открытых ландшафтов Сибири и Северного Казахстана // Сибирский экологический журнал. № 2. С. 259–267.

*Локтионова Е.Ю., Нестеренко В.А., Бурковский О.А.*, 2016. Структура доминирования в таксоценах землероек Северного Сахалина // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 93–99.

*Михайлов В.М., Банцекина Т.В.*, 2001. Грунтово-фильтрационный талик в континентальной дельте р. Буюнда (Сеймчано-Буюндинская впадина) // Криосфера Земли. Т. 5. № 2. С. 20–28.

*Нестеренко В.А., Локтионова Е.Ю., Бурковский О.А.*, 2016. Динамика структуры таксоцена землероек на юге о-ва Сахалин // Сибирский экологический журнал. № 3. С. 333–342.

*Нестеренко В.А., Локтионова Е.Ю.*, 2017. Закономерности структурной динамики таксоценов землероек Сахалина // Известия РАН. Серия биологическая. № 4. С. 465–475.

*Одум Ю.*, 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. 376 с.

*Охотина М.В.*, 1971. Бурозубки (*Sorex*, Insectivora) Колымского нагорья // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Т. 2. Владивосток. С. 312–314.

Позвоночные животные Северо-Востока России, 1996. Владивосток: Дальнаука. 308 с.

*Сергеев В.Е., Ильяшенко В.Б., Онищенко С.С., Колегова И.А.*, 2001. Многолетняя динамика таксоцена бурозубок черневой тайги юга Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 785–790.

Справочник по климату СССР, 1966. Вып. 33. Магаданская область. Ч. 2. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеоиздат. 288 с.

*Хохряков А.П.*, 1989. Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука. 152 с.

*Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н.*, 2004. Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН. 150 с.

*Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н., Ямборко А.В.*, 2007. Динамика и демография популяций лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в таежной зоне правобережья Колымы // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 107–111.

*Шефтель Б.И.*, 1983. Зональные особенности населения насекомоядных млекопитающих енисейской тайги и лесотундры // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М.: Наука. С. 184–203.

*Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г.*, 1976. Мелкие млекопитающие Севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. 270 с.

*Ямборко А.В.*, 2008. Значение трофического фактора в регуляции численности рыжих лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в таежной зоне правобережья р. Колымы // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 72–76.

*Ямборко А.В., Киселев С.В.*, 2009. О синхронности флуктуаций лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia) и землероек-бурозубок (*Sorex*, Insectivora) // Вестник Северо-Восточного государственного университета. Вып. 11. С. 94–95.

*Sheftel B.I.*, 1989. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Annales Zoologici Fennici. V. 26. № 4. P. 357–369.

# SHREW COMMUNITY STRUCTURE (*SOREX*, EULIPOTYPHLA) IN THE SEIMCHANO-BUYUNDINSKAYA DEPRESSION, BASIN OF THE UPPER REACHES OF KOLYMA RIVER

**N. E. Dokuchaev[1, *], S. V. Kiselev[1, **]**

[1]*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

**e-mail: dokuchaev@ibpn.ru*

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

The Seymchano-Buyundinskaya Depression in the basin of the upper reaches of Kolyma River is distinguished by a number of natural and climatic features: the presence of an extensive ground-filtration talik, rich vegetation of the valley forest complex, and relatively high summer temperatures. The structure of shrew communities in the Seimchano-Buyundinskaya Depression also differs significantly from that of the adjacent territories. With an obvious dominance of *Sorex caecutiens*, *S. isodon* stably occupies a subdominant position there. Within the Okhotsk-Kolyma region, such a high proportion of *S. isodon* in the shrew community is more typical of northern Cisokhotia. Thus, the Seimchano-Buyundinskaya Depression is a kind of "oasis" for the species that must have entered the Upper Kolyma River from the Sea of Okhotsk coast.

*Keywords:* small mammals, ecology, Seimchano-Buyundinskaya Depression

**EDN:** BXUYCS
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 10, с. 1198–1200*

**РЕЦЕНЗИЯ**

# РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ Б.Д. АБАТУРОВА “ПИТАНИЕ И КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ ДИКИХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ”. М.: ТОВАРИЩЕСТВО НАУЧНЫХ ИЗДАНИЙ КМК, 2021. 208 с., рис. 22, табл. 35

# REVIEW OF THE BOOK BY B. D. ABATUROV “NUTRITION AND FORAGE RESOURCES OF WILD HERBIVOROUS MAMMALS IN STEPPE ECOSYSTEMS”. MOSCOW: KMK SCIENTIFIC PRESS, 2021. 208 p., FIGURES 22, TABLES 35

**© 2022 г. М.-Р. Д. Магомедов[a, b, *], К. З. Омаров[a, b, **]**
**M.-R. D. Magomedov[a, b, *], K. Z. Omarov[a, b, **]**

[a]*Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение Дагестанского Федерального исследовательского центра РАН, Махачкала, 367032 Россия*
[b]*Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, Махачкала, 367913 Россия*
**e-mail: mmrd@mail.ru*
***e-mail: omarovkz@mail.ru*

**DOI:** 10.31857/S0044513422100105

Питание диких растительноядных млекопитающих – один из недостаточно изученных и дискуссионных разделов териологии. Даже среди териологов широко распространены в корне неверные представления о том, что доступная животным растительная продукция в природных экосистемах превышает их потребности в пище и не может служить ограничивающим фактором. Эти заблуждения являются следствием того, что до настоящего времени практически отсутствуют данные по естественным потребностям и обеспеченности пищей диких растительноядных животных. Решение этой проблемы связано с выявлением механизмов взаимоотношения растительноядных млекопитающих с кормовыми ресурсами, которые во многом определяют границы их ареала, численность, состояние, а также определяют степень пригодности конкретных местообитаний для различных видов растительноядных животных. В то же время показать и доказать эти весьма сложные трофо-экологические связи далеко не всегда оказывается возможным, т.к. для этого необходимо проведение весьма трудоемких и корректно поставленных в полевых условиях экспериментов. Эта проблема в последние годы стала особенно остро обсуждаться в связи с непрекращающимися дискуссиями о роли выпаса скота в изменении качественного состояния пастбищ. Поэтому считаем весьма своевременным выход в свет монографии крупного специалиста в области трофо-экологии и трофо-энергетики растительноядных млекопитающих Б.Д. Абатурова, посвященной проблемам питания и обеспеченности кормовыми ресурсами диких растительноядных млекопитающих.

В монографии Б.Д. Абатурова замечено, что накопленные в сельскохозяйственном животноводстве знания малопригодны или совсем непригодны для понимания особенностей питания диких животных в естественной среде обитания. Закономерности питания диких и домашних животных кардинально различаются. Как известно, питание домашних животных полностью регулируется и управляется человеком и направлено на получение максимальной биологической продукции. При этом особенности питания диких животных во многом зависят от текущего состояния кормовых ресурсов в окружающей среде, и знание этих особенностей необходимо для понимания механизмов динамики природных популяций животных.

Слабая изученность питания диких травоядных в отличие от сельскохозяйственных животных связана и с отсутствием корректных методов оценки питания в естественной среде их обитания. Важнейшее достоинство данной монографии заключается в том числе и в разработке и применении специальных бесконтактных методов исследования, позволяющих оценить основные показатели питания диких растительноядных млекопитающих в естественной среде их

обитания. Многие из предложенных методов являются оригинальными и разработаны Б.Д. Абатуровым (Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва), благодаря чему ему удалось получить совершенно новые данные по различным аспектам экологии питания растительноядных млекопитающих.

Большое место в монографии отведено одному из ключевых показателей питания – переваримости кормовой растительности. Автором на многочисленных примерах представителей копытных и грызунов показаны важнейшие факторы, влияющие на переваримость, дан сравнительный анализ переваримости злаков и разнотравья и показаны особенности утилизация корма и питательных веществ в пищеварительном тракте. Получены ценные данные о том, что все исследованные виды копытных (сайгаки, верблюды, лошади) по показателям переваримости отрицательно реагируют на обилие злаковых трав в потребляемом корме. В данной главе приведен и анализ данных по утилизации корма и питательных веществ в пищеварительном тракте, выполненный на примере комплекса копытных африканской саванны. Показано, что среди основных питательных веществ быстрее и полнее утилизируются в пищеварительном тракте растворимые углеводы, входящие в состав фракции безазотистых экстрактивных веществ (БЭВ). По оценкам переваримости корма, у исследованных видов африканских жвачных (*Alcelaphus buselaphus*, *Damaliscus korrigum*, *Ourebia ourebi*, *Redunca redunca*, *Tragelaphus scriptum*) более половины БЭВ утилизируется уже в рубце, а в целом их переваримость составляет 80% (с колебаниями у разных видов 70–88%).

В отдельной главе монографии рассмотрена связь потребления корма с размерами тела растительноядных животных. Так, что для мелких животных (в основном грызунов) степенной показатель равен 0.698; а для крупных (преимущественно копытных) – 0.861. Оперируя большим фактическим материалом, автор приходит к выводу о том, что у мелких млекопитающих величина потребления в большей мере является функцией поверхности пищеварительного аппарата и зависит от скорости переработки пищи в зоне контакта пищевой массы со слизистой оболочкой органов пищеварения.

Оригинальные данные приведены в главе, посвященной переваримости и азотному балансу пастбищной растительности как мере обеспеченности пищей. Показано, что для полноценного функционирования популяции переваримость растительных кормов в периоды выкармливания приплода, роста, накопления жировых запасов перед зимним периодом со скудными кормовыми запасами должна быть не менее 68%, а содержание протеина не ниже 14%.

Актуальная дискуссия в монографии развернулась в главе, посвященной кормовой избирательности и обеспеченности животных пищей на пастбищах с разным составом растительности. Большой научный интерес представляют данные о сезонном питании бизонов, включая состав и качество кормов, избирательность и соотношение различных видов в потребляемых кормах, а также данные об их общей и частной переваримости по отдельным питательным веществам, дана количественная оценка потребления и усвоения кормов. В этой главе Б.Д. Абатуров выделяет причины падения численности сайгака по всему ареалу в конце XX и начале XXI веков. Как известно, многие ее связывают с нелегальной (браконьерской) добычей сайгаков. Б.Д. Абатуров обратил внимание на иной, не затронутый анализом многих авторов, важнейший фактор жизнеспособности популяции сайгаков – обеспеченность животных полноценным качественным кормом в местах их гибели. Хорошо известно, что именно в эти годы происходило коренное изменение растительности в основных местах обитания популяции сайгака в Калмыкии, которое было обусловлено климатическими сменами, снижением поголовья скота (овец) и которое выразилось в формировании фитоценозов с абсолютным доминированием ковылей (Мяло, Левит, 1996; Неронов, Чабовский, 2003; Золотокрылин, Виноградова, 2007). По мнению Б.Д. Абатурова, с которым трудно не согласиться, это дает основание полагать, что именно экспансия ковыльных фитоценозов в Черных землях Калмыкии послужила одной из причин ухудшения состояния популяции сайгака. Убедительны рассуждения Б.Д. Абатурова и о том, что среди требований сайгаков к качеству пастбищных кормовых ресурсов обязательным является наличие в составе пастбищных фитоценозов набора представителей разнотравья с высокой переваримостью, продолжительной вегетацией растений, охватывающей как засушливый летний период, так и холодный позднеосенний и даже зимний периоды. Важно отметить, что обоснование механизмов действия этого фактора основано на богатом многолетнем опыте работы Б.Д. Абатурова по изучению питания сайгаков. Выводы и заключения этой главы имеют не только важное научное значение, но и будут востребованы при планировании природоохранных мероприятий для сохранения и восстановления такого уникального и уязвимого вида как сайгак.

Большой интерес представляют материалы монографии, в которых анализируются и оцениваются экологические и биологические особенности совместной пастьбы нескольких видов копытных с разными типами пищевой адаптации и пищеварения (лошади, верблюды, бизоны, сайгаки). Показано, что с одной стороны, такая пастьба отражает разделение животных по эколо-

гическим нишам и ограничивает конкуренцию между совместно пасущимися видами, с другой стороны, выступает важным фактором сохранения видового разнообразия пастбищной растительности за счет различий в выборе разных по качеству кормовых видов.

В монографии отдельное место уделено количественной оценке пригодности растительных сообществ в качестве пастбищ для животных при современных сменах состава и кормового качества растительности. На примере сайгаков показано, что в период размножения в условиях выкармливания приплода обилие малопитательных злаков в растительности пастбища не должно превышать 31%, что и отражает пригодность степных растительных сообществ для обитания сайгаков. В монографии на большом фактическом материале весьма убедительно показано значение основных фитоценозов полупустынь в кормовой обеспеченности сайгаков, подтверждающее гипотезу их полупустынного происхождения. Не можем не отметить и интересные ретроспективные параллели, показывающие, что перегруженность естественных пастбищ овцами в пределах ареала сайгака в прошлые годы играла скорее положительную роль для популяции сайгаков. Красной нитью в этом разделе монографии проходит мысль о том, что сайгаки в процессе эволюции адаптировались к фитоценозам, подвергнутым высокой пастбищной нагрузке. Очевидно, поэтому изменение современной ситуации с выпасом домашнего скота в Северном Прикаспии могло служить одной из важнейших причин катастрофического снижения численности и ухудшения состояния популяции сайгака.

В теоретическом плане нам представляется важным, что изложенный в монографии материал затрагивает важную экологическую проблему функционирования степной экосистемы, которая по своей структуре и свойствам растительного покрова представляет естественное природное пастбище. В своей монографии Б.Д. Абатуров формирует представление о важной роли пастьбы (выпаса скота), которая еще до появления человека была обычным и естественным явлением, закономерным элементом функционирования степных экосистем.

Подводя итог анализу монографии Б.Д. Абатурова, отметим, что отечественная экология и териология пополнились фундаментальным и оригинальным как в теоретическом, так и в практическом плане исследованием, в котором дана комплексная характеристика практически всем аспектам питания и кормовым ресурсам диких растительноядных млекопитающих в пастбищных экосистемах. Б.Д. Абатуров, являясь крупным специалистом и признанным лидером в области изучения трофо-экологии и трофо-энергетики растительноядных млекопитающих, не только значительно расширил имеющиеся знания по этой научной проблеме, но и предложил совершенно новые идеи и оригинальные подходы в изучении питания растительноядных млекопитающих. Не сомневаемся, что эта монография будет востребована широким кругом специалистов (популяционных экологов и зоологов) в области трофологии растительноядных млекопитающих.