# СОДЕРЖАНИЕ

## Том 100, номер 7, 2021

Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Trichocercidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Рода Ascomorphella, Trichocerca	
А. Г. Рогозин	723
О распространении европейского лесного клеща <i>Ixodes ricinus</i> (Acarina, Ixodidae) в республике Карелия (Россия)  Л. А. Беспятова, С. В. Бугмырин	745
Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами рода <i>Trametes</i> Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) на Южном Урале Б. В. Красуцкий	756
Анализ авифауны Алданского нагорья (северо-восток байкальской горной страны) <i>Е. В. Шемякин, Л. Г. Вартапетов, А. П. Исаев, А. Г. Ларионов, Н. Н. Егоров</i>	770
Причины снижения численности западных подвидов гуменника (Anser fabalis fabalis и Anser fabalis rossicus): о чем говорят данные кольцевания? И. Н. Панов, К. Е. Литвин, Б. С. Эббинге, С. Б. Розенфельд	790
К биологии пустынной каменки ( <i>Oenanthe deserti</i> , Muscicapidae, Aves) на краю ареала в Северном Прикаспии А. В. Матюхин, А. С. Опаев, Ю. Ю. Давыдова	802
Морфотипическая характеристика первого верхнего моляра (M1) бурого ( <i>Ursus arctos</i> ) и белого ( <i>Ursus maritimus</i> ) медведей (Carnivora, Ursidae)  Д. О. Гимранов	809
Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы ( <i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Pinnipedia). 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на острове Тонкий (Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видеонаблюдений	
Е. А. Петров, А. Б. Купчинский, В. А. Фиалков, А. А. Бадардинов	823

## **Contents**

## Volume 100, No 7, 2021

Material to the Fauna and Ecology of Rotifers in the Urals. The Family Trichocercidae	
(Rotifera, Eurotatoria, Ploima). The Genera Ascomorphella and Trichocerca  A. G. Rogozin	723
On the Distribution of the Castor Bean Tick, <i>Ixodes ricinus</i> (Acarina, Ixodidae), in the Republic of Karelia, Russia	715
L. A. Bespyatova, S. V. Bugmyrin	745
Beetles (Coleoptera) Associated with Xylotrophic Fungi of the Genus <i>Trametes</i> Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) in the Southern Urals	
B. V. Krasutsky	756
An Analysis of the Avifauna of the Aldan Highlands, Northeast of the Baikal Mountainous Country E. V. Shemyakin, L. G. Vartapetov, A. P. Isaev, A. G. Larionov, N. N. Egorov	770
Reasons for a Numbers Decline in Two Western Subspecies of the Bean Goose (Anser fabalis fabalis and Anser fabalis rossicus): What Do Ringing Data Tell Us?  I. N. Panov, K. E. Litvin, B. S. Ebbinge, S. B. Rozenfeld	790
Breeding Biology of the Desert Heatear ( <i>Oenanthe deserti</i> , Muscicapidae, Aves) in an Edge Population in Northwestern Kazakhstan  A. V. Matyukhin, A. S. Opaev, Yu. Yu. Davydova	802
Morphotypic Characteristics of the First Molar (M1) of the Brown ( <i>Ursus arctos</i> ) and Polar ( <i>Ursus maritimus</i> ) Bears (Carnivora, Ursidae)	
D. O. Gimranov	809
The Importance of Coastal Rookeries in the Life of the Baikal Seal ( <i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Pinnipedia) 3. Functioning of the Baikal Seal Rookeries on Tonkiy Island. Ushkany Islands, Lake Baikal, Based on Video Observations	
E. A. Petrov, A. B. Kupchinsky, V. A. Fialkov, A. A. Badardinov	823

УЛК 595.182+234.85

## МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ КОЛОВРАТОК УРАЛА. CEMEЙCTBO TRICHOCERCIDAE (ROTIFERA, EUROTATORIA, PLOIMA). POДА ASCOMORPHELLA, TRICHOCERCA

#### © 2021 г. А. Г. Рогозин\*

Южно-Уральский Федеральный научный центр Минералогии и Геоэкологии Уральского отделения РАН, Челябинская обл., Миасс, 456317 Россия \*e-mail: rogozin57@gmail.com
Поступила в редакцию 15.05.2020 г.
После доработки 16.07.2020 г.
Принята к публикации 24.07.2020 г.

Обобщен материал по распространению на Урале родов коловраток (Rotifera) из семейства Trichocercidae на основе исследований автора и анализа литературных источников. Указаны места находок, приведены данные по морфологии, биологии, количественному развитию и индикаторным свойствам видов в водоемах Урала.

Ключевые слова: Rotifera, Eurotatoria, Ploima, Trichocercidae, коловратки, Урал, фауна, распростране-

ние, биология видов

**DOI:** 10.31857/S0044513421070114

Настоящая работа — дальнейшее обобщение материала по коловраткам отряда Ploima на Урале. Она продолжает сведение в единое целое накопленных за столетие данных по фауне и экологии Rotifera Урала на основе материалов, опубликованных в период с 1910 г. по настоящее время, а также собственных исследований автора, проведенных на водоемах Южного Урала и Зауралья с 1986 по 2019 г. В предыдущих работах (Рогозин, 2018, 2019, 2020) было рассмотрено семейство Brachionidae. В настоящей статье рассматривается еще одно крупное семейство — Trichocercidae Harring 1913. Для тех видов, по которым у нас было достаточно количественных данных для расчетов, приведены индивидуальная индикаторная значимость и индикаторный вес (последний можно рассматривать также как показатель стено-/эврибионтности, Рогозин, 2018б), характеризующие особенности биологии видов (отношение к температуре воды (Рогозин и др., 2015), сапробности (Рогозин, 2018а) и трофическому типу водоема (Рогозин, 2018б)). Полученные на местном материале, эти данные наиболее объективны в региональных географических условиях. В случае отсутствия подобных сведений использованы литературные данные, применимость которых, конечно, более ограничена.

В семейство Trichocercidae в настоящее время входят 3 рода — *Ascomorphella* Wiszniewski 1953, *Trichocerca* Lamarck 1801 и *Elosa* Lord 1891 (Кути-

кова, 1970; Shiel, Koste, 1992), первые два встречаются в водоемах Урала.

Род *Ascomorphella* Wiszniewski 1953. Монотипический род с единственным представителем — *A. volvocilola* (Plate 1886).

#### Ascomorphella volvocilola (Plate 1886)

До сих пор единственная находка вида в одном экземпляре сделана Опариной (1923) в оз. Песчаном в прибрежье Камы (окрестности Перми). Обнаружен в колониальной водоросли *Volvox globator* L. 1758. Общая длина особи 138 мкм.

Один из немногих паразитических видов коловраток, обитает в вольвоксах. Специфика местообитания может служить объяснением исключительной редкости находок A. volvocilola в регионе. Как отметил Кирк (Kirk, 1998), успешное внедрение и размножение коловратки в колонии водоросли (в развивающихся весной ооспорах) требует высокой численности вольвокса в конкретном водоеме в течение очень долгого времени. Это, как правило, не реализуется в уральских водоемах, здесь вольвоксы хотя и широко распространены, но малочисленны и довольно редко встречаются. Не способствует успеху A. volvocilola и слишком короткий вегетативный сезон. В более южных регионах эта коловратка способна существенно влиять на популяции Volvox (Ganf et al., 1983).

Сладечеком (Sládeček, 1983) отнесен к бетамезосапробам (индивидуальный сапробный инлекс 1.5).

А. volvocilola распространен во всех зоогеографических зонах, кроме Антарктики и Пацифики. В России известен из многих, преимущественно западных регионов.

Род *Trichocerca* Lamarck 1801. Обширный род включает более сотни видов, из которых на Урале обнаружено 25. Два из них — *T. gracilis* (Tessin 1890) и *T. sejunctipes* (Gosse 1886) — в настоящее время считают species inquirenda (Segers, 2007).

#### Trichocerca bicristata (Gosse 1887)

Две находки на Урале сделаны в оз. Песчаное и р. Курья в прибрежье Камы (Опарина, 1923) и в пойменных озерах Камы (Вершинин, 1953). Оценка численности дана вербально: "немного" и "единичные экземпляры". Встречался в июле и августе. По замерам Опариной длина тела 289, ширина 120 мкм, длина левого пальца ноги 240 мкм, что соответствует средним значениям для вида.

Обитатель зарослей водной растительности, детрита и песка, изредка встречается в планктоне (Кутикова, 1970). По другим данным — пелагический вид (Morales-Baquero et al., 1989). В небольших заросших водоемах может достигать высокой численности и может быть доминирующим видом (Green, 2001). Очевидно, эвритермный, встречается при температуре от 8 до 24.5°С (Shiel, Koste, 1992). Об этом же свидетельствуют находки вида на широте Полярного Урала на п-ве Ямал (Богданов и др., 1997). По некоторым сведениям (Хие et al., 2014), предпочитает эвтрофные воды, богатые биогенными веществами. По данным Сладечека (Sládeček, 1983), олигосапроб (1.0) с высоким индикаторным весом.

Вид распространен по всей территории России. Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Антарктики.

#### Trichocerca bidens (Lucks 1912)

Вид был неоднократно встречен в озерах Ильменской группы на Южном Урале в предгорьях Ильменского хребта (Аргаяш, Большой Кисегач, Большое Миассово, Сириккуль и др.) экспедициями А.О. Таусон и Н.В. Бондаренко, эти данные относятся к концу 1930-х гг. и не были опубликованы. Кутикова (1970) упоминает этот вид для Челябинской обл., но литературный источник, которым она пользовалась, установить не удалось. В опубликованных материалах этот вид указан для Среднего Предуралья (р. Кама и пойменные озера — Таусон, 1946, 1947; Вершинин, 1953). Во всех случаях были обнаружены единичные особи. Наша единственная находка *T. bidens* сде-

лана в оз. Большое Миассово. Размеры: длина тела 180-186, длина пальцев ноги 52-55 мкм. Вид встречался в пелагиали в июле в верхнем слое воды (0-10 м), прогретом до  $22^{\circ}$ С. Плотность популяции 600-800 экз./м<sup>3</sup>.

Обитатель торфяных болот и неглубоких заросших и заболоченных водоемов (Кутикова, 1970). Может быть приурочен к зоне сапропелей в небольших озерах глубиной до 11 м (Jersabek, 1995) или к речным илистым отложениям с суглинком и макрофитным детритом на мелководье (Ермолаева, 2015). По-видимому, эвритермный вид, поскольку встречается в больших количествах как в относительно холодных  $(8-12^{\circ}C)$ , так и прогретых свыше 30°C водах (Chittapun et al., 2007). Эврибионтен также по отношению к концентрации кислорода и pH воды (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Как показали исследования высокогорных водоемов Мексики, вид индифферентен к содержанию биогенных веществ и мутности (Muñoz-Colmenares, Sarma, 2017). Сладечеком (Sládeček, 1983) отнесен к олигобетамезосапробам (1.3) с хорошим индикаторным весом.

В России распространен по всей территории. Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Антарктики.

#### Trichocerca brachyura (Gosse 1851)

Первая находка на Урале — в мелководном заросшем оз. Черненькое в предгорьях Ильменского хребта на Южном Урале (неопубликованные данные А.О. Таусон, 1937 г.). В дальнейшем был встречен в Предуралье в р. Кама (Таусон, 1946, 1947) и на Среднем Урале в оз. Шарташ (Балабанова, 1949).

Обитатель мелких заросших водоемов, болот, псаммона (Кутикова, 1970). Может быть доминантом в сообществах коловраток эвтрофных водоемов с низкой прозрачностью (Geng et al., 2005). Тем не менее Сладечеком (Sládeček, 1983) отнесен к олигосапробам (1.1) с высоким индикаторным весом, что может быть связано с приуроченностью к болотным водам. Проточность, по-видимому, отрицательно влияет на развитие *T. brachyura* (Czerniawski, Domagała, 2010).

Распространен на всей территории России. Встречается во всех зоогеографических областях Земли.

## *Trichocerca capucina* (Wierzejski et Zacharias 1893) (рис. 1*a*)

Первые и весьма многочисленные находки вида в южноуральских озерах Каслинской и Ильменской групп (Акакуль, Алабуга, Аргаяш, Большие Касли, Большое и Малое Миассово, Киреты, Сунгуль, Увильды и др.) относятся к началу про-



**Рис. 1.** Trichocercidae из южноуральских водоемов: a-Trichocerca capucina (Wierzejski et Zacharias 1893) из оз. Еловое, b-T. dixonnuttalli (Jennings 1903) из оз. Малый Теренкуль.

шлого века (Фурман, Тиебо, 1910). Они были впоследствии неоднократно подтверждены (Масленникова, 1941; Подлесный, Троицкая, 1941; Рогозин, 2009). Встречен и в водоемах лесостепного Зауралья (Макарцева, 1978; Огородникова, 1977). Самая южная находка на Урале — в р. Урал в степных районах Оренбуржья (Муравейский, 1923; Акатова, 1954). Достаточно много находок на Среднем Урале и в Предуралье, особенно в р. Кама и озерах ее бассейна (Балабанова, 1949; Красновская, 1949; Таусон, 1934, 1946 и др.).

Размеры по нашим данным: длина тела 370—398, левого пальца ноги 110—115, правого 33—37 мкм. Опарина (1923) приводит длину тела 260, левого пальца 80 мкм.

Планктонный вид, встречающийся в пелагиали и фитали (Кутикова, 1970). Наши данные с этим согласуются: хотя коловратка встречалась и в небольших заросших водоемах, основное местообитание на Урале — пелагиаль крупных озер. По всему массиву данных (более 560 проб) встречаемость *Т. сарисіпа* составляет 10%, в том числе в пелагиали — более 80%. Теплолюбивый вид, как и большинство *Trichocerca* (Segers, 2003), что под-

тверждают наши данные по уральским водоемам (Рогозин и др., 2015). *Trichocerca capucina* — термобионт (2.4), крайне редко встречающийся в холодных водах (с температурой не ниже  $8^{\circ}$ C). Поэтому и на Урале, и в других регионах Земли с умеренным климатом является "летним" видом (Herzig, 1987), в очень холодных и медленно прогреваемых водоемах может достигать максимума развития осенью (Makarov et al., 2019). В исследованных нами озерах Южного Урала Т. capucina в подавляющем большинстве случаев встречалась в июле и августе, в период максимального прогрева воды и лишь изредка — в июне и сентябре. В исследованных нами глубоких озерах (свыше 20 м) *Т. сарисіпа* концентрировалась преимущественно в верхних наиболее теплых слоях воды (0-10 м), никогда не опускаясь ниже глубины 15 м. Подобные же результаты получены и в более теплых регионах планеты (Baloch et al., 1998). Это подтверждает характеристику коловратки как эпилимнического вида (Matveeva, 1986) и соответствует свойствам термобионта, обитающего в умеренном климате. Что касается других свойств вида, то Т. capucina стенобионтный галофоб, избегающий минерализации более  $200 \text{ мг/дм}^3$  (Bielańska-Grajner, Cudak, 2014).

Наибольшая плотность популяции — 14.5 тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $0.103 \text{ г/м}^3$  — отмечена в оз. Большое Миассово в восточных предгорьях Ильменского хребта на Южном Урале в августе. Средняя же численность Т. capucina невелика и составляет  $1930 \pm 872$  экз./м<sup>3</sup>, часто не превышая 1 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Большинство уральских авторов оценивают численность Т. capucina по глазомерной шкале как "немного" или "единично" (Масленникова, 1941; Макарцева, 1978 и др.), в отдельных случаях отмечают массовое размножение в конце лета (озеро Аргаяш, Макарцева, 1978). Малочисленность может объясняться разными причинами. Во-первых, тем, что это – хищная коловратка (питается, высасывая яйца других планктонных коловраток, Schmidt-Rhaesa, 2014), и в силу специфики питания не достигает массового развития. Во-вторых, стенобионтость с ярко выраженным предпочтением хорошо прогретых вод сильно укорачивает ллительность вегетации в холодных уральских водоемах и не позволяет Т. сарисіпа достигать высокой численности. В-третьих, вид пелагический, предпочитающий относительно крупные водоемы, а в них пелагиаль в уральском климате прогревается особенно медленно. Первая причина, очевидно, основная, т.к. постоянно низкая численность Т. capucina отмечена и в теплых, круглогодично прогретых водах (Ramírez García et al., 2002).

Согласно нашим данным Т. capucina мезотрофный вид (индивидуальный индекс 1.3) с довольно высоким показателем стенобионтности (3.62). Это отличается от материалов ряда авторов, считающих *Trichocerca*, в том числе и *T. ca*pucina приуроченными к эвтрофным водам (Ruttner-Kolisko, 1974; Bērzinš, Peiler, 1989; Geng et al., 2005). Такое противоречие может быть связано как с более точным методом количественного определения индикаторных свойств (Рогозин и др., 2015; Рогозин, 2018б) в отношении трофности водоема, так и с различиями этих свойств в разных природно-географических зонах. Несмотря на теплолюбивость и, следовательно, встречаемость в период наибольшей продуктивности водоемов, вид в условиях Урала устойчиво приурочен к олиго- и мезотрофным озерам. Выявленные нами сапробные свойства Т. capucina кардинально отличаются от данных Сладечека по Европе. Сладечек (Sládeček, 1983) относит вид к олигосапробам (1.2) с высоким индикаторным весом, на Урале он показывает себя как бетаальфамезосапроб (2.1), тяготеющий к умеренно загрязненным водам. Особенного противоречия с мезотрофностью вида здесь нет, поскольку сапробность не является полным аналогом трофности, хотя эти понятия иногда используются как синонимы (Шитиков и др., 2003). Противоречие с данными Сладечека по сапробности достаточно характерно для данных по водоемам Урала и уже обсуждалось нами в отдельной работе (Рогозин, 2018а).

Вид известен на всей территории России. Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Пацифики и Антарктики.

#### Trichocerca cavia (Gosse 1886)

Вид упомянут в монографии Кутиковой (1970) как встречающийся в Челябинской области (Южный Урал), однако первоначальный источник сведений обнаружить не удалось, авторство, место и время той находки пока неизвестны. Второй и пока последний раз *Т. cavia* на Урале была обнаружена нами в заросшем мелководном оз. Большой Таткуль (восточные предгорья Ильменского хребта на Южном Урале) в прибрежной зоне среди роголистника, урути и элодеи. Размеры: длина тела 90—117, длина пальцев ноги 30—35 мкм. Данных о количественном развитии нет, встречались единичные особи.

Литературные данные по биологии *Т. cavia* скудны. Как и многие другие виды рода, обитает преимущественно в заросших, заболоченных водоемах, часто среди погруженных мхов, иногда встречается в планктоне; в зарослевых участках может быть весьма многочисленным (Ejsmont-Karabin, 1995). Согласно данным Сладечека (Sládeček, 1983) — хороший индикатор олигобетамезосапробности.

Известен во многих регионах России от Центра до Восточной Сибири. Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Пацифики и Антарктики.

#### Trichocerca collaris (Rousselet 1896)

Единственное упоминание о находке вида на Урале имеется в рукописном отчете студента МГУ Н.В. Бондаренко (1938 г.), работавшего на Ильменском озере (предгорья Ильменского хребта на Южном Урале, окрестности г. Миасс). Ссылка на него приводится в монографии автора (Рогозин, 1995). Trichocerca collaris известен во многих водоемах Центральной России, в Поволжье, на Крайнем Севере. Как и предыдущий, этот вид – обитатель заросших водоемов и болот, где встречается среди микроводорослевых матов, мхов (Riccia, Sphagnum). По-видимому, эвритермный (диапазон от 8 до 28°C) и встречается, например, как в низовьях Енисея (Грезе, 1957), так и в верховьях Нила (Iskaros et al., 2008). Обычно приурочен к кислым водам (с рН до 3.7) (Pejler, Bērziņš, 1993; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Как и многие другие "болотные" виды — олигобетамезосапроб (Sladeček, 1983).

Известен во многих регионах России от Центра до Восточной Сибири. Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Пацифики и Антарктики.

#### Trichocerca cylindrica (Imhof 1891)

Первые находки в южноуральских озерах Каслинской группы (Аргаяш, Большие Касли, Киреты) относятся к началу прошлого века (Фурман, Тиебо, 1910). Впоследствии вид обнаружили и в других озерах восточных предгорий Южного Урала – Аракуль, Большое и Малое Миассово (Драбкова, Сорокин, 1979; Любимова, 1981; Макарцева, 1978; Рогозин, 1995), а также многих других водоемах Ильменской группы (рукописные материалы А.О. Таусон, Н.В. Бондаренко и др.). Встречен и в озерах лесостепного Зауралья – Кундравинском (Козлова, 1966), Смолино (Речкалов. Марушкина. 2005). Аргазинском волохранилище на р. Миасс (Козлова, Шилкова, 1966) и в степных водоемах (Любимова, 1975). Самое южное обнаружение на Урале – в р. Урал в степных районах Оренбуржья (Акатова, 1954). Достаточно много находок на Среднем Урале и в Предуралье, особенно в р. Кама и озерах ее бассейна (Таусон, 1934, 1935, 1946; Вершинин, 1953). Самая северная точка, где встречена *T. cylindrica* на Урале, – притоки Нижней Оби (Богданов и др., 2005). Размеры по нашим данным: длина тела 300-320, левого пальца ноги 250-262, правого 18-22 мкм.

Планктонный вид, обитающий также в зоне фитали (Кутикова, 1970). Встречаемость по всему массиву наших проб в озерах Южного Урала составляет менее 1.5%, а из них в пелагиали озер – 75%. Биология вида сходна с рассматривавшимся выше Т. сарисіпа. Термобионт (2.4), приуроченный к периоду максимального прогрева воды (август-начало сентября), при этом держится в эпилимнионе, не опускаясь ниже 10 м глубины, или в мелководных заливах. Отмечена обратная зависимость среднесуточной численности T. cylindrica от температуры воды (Ермолаева и др., 2016). Несмотря на выраженную теплолюбивость T. cylindrica, в настоящее время принято считать, что субтропических и тропических регионах встречается его вид-двойник *T. chattoni* (de Beauchamp 1907), а *Т. cylindrica* "холодноводный" (так в источнике - Segers, 2003), хотя правильнее считать его тепловодным, но приуроченным к водоемам умеренного климата.

Мяэметс (Mäemets, 1983) для эстонских озер, а вслед за ним и Андроникова (1996) по совокупности литературных данных относят *Т. cylindrica* к индикаторным эвтрофным видам. По нашим данным, *Т. cylindrica* — типичный мезотрофный вид с индивидуальным трофическим индексом 1.0 и наибольшей индикаторной значимостью (5.0), т.е. является стенобионтом. Хотя в подавляющем

большинстве работ не приводятся количественные данные по *T. cylindrica*, лишь одна из зарегистрированных на Урале встреч *T. cylindrica* (включая неопубликованные материалы) относится к эвтрофным водоемам, остальные встречи — к мезои олигомезотрофным водоемам. Следовательно, на Урале *T. cylindrica* не может считаться не только индикатором эвтрофии, но и вообще видом, предпочитающим эвтрофные условия. Спорность эвтрофного индикаторного статуса *T. cylindrica* обсуждалась и ранее (Pejler, Bērziņš, 1993).

Индивидуальный сапробный индекс *T. cylindrica* по нашим данным 1.4 (с индикаторной значимостью 3.62. Это согласуется с приводимыми Сладечеком (Sládeček, 1983) — 1.2 и 4 соответственно.

Согласно нашим данным, наибольшая численность T. cylindrica 1.6 тыс.  $3 \times 3./ M^3$ , средняя за сезон  $-1200 \pm 210$   $3 \times 3./ M^3$ , вид встречался только в августе и сентябре при наибольшем прогреве воды. Летне-осенний максимум в развитии вида (при сходных количественных показателях) отмечен и в озерах Северной Америки (Stemberger et al., 1979), и в северной Индии (Irfan et al., 2013).

Питается водорослями, преимущественно золотистыми (Barrabin, 2000), и яйцами других планктонных коловраток (Schmidt-Rhaesa, 2014).

В озерах Южного Урала *T. cylindrica* иногда бывает одним из основных видов планктона. Любимова (1981) приводит 60% встречаемость вида в олиготрофном оз. Аракуль (восточные предгорья Южного Урала) при биомассе в среднем за сезон 0.003 г/м<sup>3</sup>. Согласно ее же данным (Любимова, 1975), T. cylindrica - один из массовых видов в прудах Чесменского рыбхоза в лесостепной зоне на юге Челябинской обл. Trichocerca cylindrica – одна из руководящих форм планктона в оз. Аргаяш (предлесостепное Зауралье) по материалам ленинградских гидробиологов (Макарцева, 1978; Драбкова, Сорокин, 1979). Большей частью вид малочислен (600-900 экз./м<sup>3</sup>), и наибольшего развития в уральских озерах достигает только в конце лета (Козлова, 1966; Козлова, Шилкова, 1966). То что *T. cylindrica* нередко имеет очень высокую встречаемость при низкой численности, отмечали и зарубежные исследователи (Stanachkova et al., 2017).

Известен во многих регионах России от Карелии до Дальнего Востока. Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Пацифики и Антарктики.

## Trichocerca dixonnuttalli (Jennings 1903) (рис. 1b)

Впервые отмечен в озерах восточных предгорий Южного Урала Ильменское и Малое Миассово в середине 1930-х гг. экспедицией А.О. Таусон (как *Diurella inermis*; данные не опубликова-



**Рис. 2.** Trichocercidae из южноуральских водоемов: a-Trichocerca elongata (Gosse 1886) из оз. Большой Еланчик, b-T. longiseta (Schrank 1802) из Миньярского пруда на р. Сим.

ны), а затем в нижнем течении р. Урал (Акатова, 1954), собственно, уже за пределами Урала даже в его широком понимании. Мы встречали этот вид в предгорьях Ильменского хребта в планктоне озер Большое Миассово (Рогозин, 1995, упомянут как *Т. inermis*) и Малый Теренкуль (Рогозин, 2009а). Размеры по нашим данным: длина тела 89—113, левого пальца ноги 38—48, правого 23—27 мкм.

Немногочисленные данные по двум озерам не позволяют сделать обоснованные выводы о биологии вида. Он встречался только в летние месяцы или в начале осени (с июня по начало сентября). Численность колебалась от 300 до 24 тыс. экз./м³ и была максимальной в июле в литорали. Учитывая сезон встречаемости и трофические типы озер, можно предполагать термофильные свойства *Т. dixonnuttalli* и приуроченность к мезоэвтрофным водам. По совокупности имеющихся данных мы можем отнести *Т. dixonnuttalli* к бетамезосапробам, тогда как по Сладечеку (Sládeček, 1983) — это ярко выраженный олигосапроб. По литературным данным, встречается в водоемах от ультраолиготрофных до эвтрофных, как среди

растительности, так и в пелагиали (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), а также в псаммоне и во мху (Кутикова, 1970; Набережный, 1984).

Широко распространен на территории европейской части России и на Северном Кавказе. По-видимому, отсутствует или редок восточнее Урала. Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Пацифики и Антарктики.

# Trichocerca elongata (Gosse 1886) (рис. 2a)

Впервые найден в Среднем Приуралье в окрестностях Перми (Оборинский пруд, Опарина, 1923), в дальнейшем в Каме (Таусон, 1946) и озерах ее поймы (Вершинин, 1953), в озерах восточных предгорий Южного Урала Большой Кисегач, Сириккуль, Черненькое (данные А.О. Таусон и Н.В. Бондаренко конца 1930-х гг., не опубликованы), Большое и Малое Миассово, Большой Еланчик (данные автора). Найден также в реках Урал (Акатова, 1954) и Миасс (Шершневское водохранилище, данные автора). Самое северное нахождение — в притоках Нижней Оби (Богданов

и др., 2004). Размеры по нашим данным: длина тела 357—395, левого пальца ноги 280—300, правого — 55—59 мкм. Опарина (1923) приводит длину тела 340, левого пальца 272 мкм.

Обитатель прибрежий водоемов, преимущественно фитали, часто среди нитчатых водорослей, водных мхов, полупогруженных макрофитов (Кутикова, 1970; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). По нашим данным, стенобионтный термофильный вид (2.1), встречающийся в теплое время года в прогретых водах (с июля по сентябрь). Отмечена обратная зависимость среднесуточной численности *T. elongata* от температуры воды (Ермолаева и др., 2016). Как показали мексиканские исследователи, температурный режим действует на T. elongata кумулятивно с концентрацией растворенного кислорода и хлорофилла a (Contreras et al., 2009). Помимо температуры воды, существенное значение для T. elongata имеет водородный показатель (рН), причем только при обитании в литоральной зоне; в пелагиали значимыми оказываются концентрации нитратов и фосфатов (Vázquez-Sánchez et al., 2014). Это совпадает с данными китайских исследователей, отмечавших предпочтение T. elongata богатых биогенными веществами озер (Xue et al., 2014). По-видимому эвригалинный вид, встречающийся помимо пресных и даже ультрапресных (исследованные озера Урала) в соленых водах (Saygi et al., 2011). Питается зелеными нитчатыми водорослями (Oedogoniales), возможно, монофаг (Pourriot, 1970).

Согласно нашим данным, *T. elongata* относится к стенобионтным мезотрофным видам (индивидуальный трофический индекс 1.0), по отношению к органическому загрязнению воды — бетамезосапроб (1.8). Здесь обнаруживается существенное отличие от данных по Центральной Европе (Sládeček, 1983), где коловратка проявляет себя как олигосапроб (1.0).

Наибольшая численность популяции *T. elonga-ta* отмечена в сентябре в мезотрофном оз. Большой Еланчик — 12 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В основном этот показатель колебался между 400 и 2 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Как и другие виды рода, вид обычно немногочислен, очевидно, ввиду достаточно узкого экологического диапазона и специфики питания. В более теплом климате эта коловратка может быть одним из доминирующих видов планктона, причем в эвтрофных водах (Хие et al., 2014), где она демонстрирует хорошую устойчивость к выеданию планктоядными рыбами (Yoshida et al., 2003).

Известен по всей территории России. Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Пацифики и Антарктики.

#### Trichocerca gracilis (Tessin 1890)

Известны две находки на Урале — в р. Кама (Таусон, 1946) и в озерах ее поймы (Вершинин, 1953). В настоящее время большинством исследователей признано, что *T. gracilis* — species inquirenda ввиду неудовлетворительного описания (Segers, 2007). Установить, с каким из валидных видов имели дело А.О. Таусон и Н.В. Вершинин, пока не представилось возможным. Тем не менее, мы приводим упоминание о *T. gracilis*, т.к. будущие исследования рано или поздно позволят ответить на этот вопрос.

#### Trichocerca iernis (Gosse 1887)

На Урале известны две находки этого вида — в Приуралье в р. Кама (Таусон, 1947) и на Среднем Урале в оз. Шарташ в Екатеринбурге (Балабанова, 1949). Данные о количественном развитии не приводятся.

Обитатель водной растительности (Кутикова, 1970), в частности роголистника (Green et al., 1984) и пузырчатки (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). В летнее время может достигать значительной численности, более 300 тыс. экз./м<sup>3</sup> (Gürbüzer et al., 2017). Хотя вид признан эвритермным (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), на распространение и развитие популяций *T. iernis* положительное влияние оказывают температура воды, а также сравнительно высокая минерализация и щелочные условия (рН до 8.76 – Jersabek, Bolortsetseg, 2010), в то же время он избегает вод с высоким содержанием биогенных веществ (Adamczuk et al., 2015). По другим данным коловратка предпочитает неглубокие богатые растворенным органическим веществом водоемы (Arimoro, Oganah, 2010). Олигосапроб (Sládeček, 1983).

Имеет космополитическое распространение, и не найден только в Антарктиде. В России известен в основном западнее Урала. Редкость находок на Урале, скорее всего, связана с малой изученностью фитали большинства даже хорошо исследованных водоемов.

#### Trichocerca longiseta (Schrank 1802) (рис. 2b)

Первые находки вида сделаны еще в 1923 г. в Приуралье в озерах Источное, Осиновое, Песчаное и в р. Юрчим в Пермском крае (Опарина, 1923). Впоследствии обнаружен в р. Кама (Таусон, 1947) и пойменных озерах ее среднего течения (Вершинин, 1953). В южном Приуралье встречен в р. Урал (Акатова, 1954). На Южном Урале найден в озерах восточных предгорий (Большое Миассово — Рогозин, 1995; Большой Ишкуль, Тургояк — неопубликованные данные автора), а в западных предгорьях — в Миньярском пруду на р. Сим (Ро-

гозин, 2007). Распространяется вплоть до Полярного Урала (озера восточного макросклона и притоки Нижней Оби — Богданов и др., 2004, 2005). Размеры по нашим данным: длина тела 221—355, передних шипов — 13—18 и 46—49, левого пальца — 112—186, правого пальца 22—26 мкм. Опарина (1923) приводит длину тела 306, левого пальца — 170, переднего наибольшего шипа — 51 мкм.

Как и большинство других видов рода — житель фитали в прибрежной зоне водоемов, псаммона, реже встречается в планктоне (Кутикова, 1970). Рядом исследователей считается перифитонным видом, обитает среди зеленых нитчатых водорослей, сфагновых мхов, ила и крупнозернистого детрита в стоячих и текучих водах (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). По данным некоторых исследований, *Т. longiseta* сохраняет одинаково высокое обилие и в пелагической области, и среди макрофитов при инвазии последних в зону открытой воды (Sipaúba-Tavares et al., 2017). Предпочитает хорошо прогретые воды с щелочной реакцией и высоким содержанием растворенного кислорода (Duggan et al., 1998).

Единичные находки не позволяют дать заключение об экологии вида в Уральском регионе. В работах уральских гидробиологов количественные данные о нем отсутствуют. Согласно литературным данным, *T. longiseta* эвритермный, эвригалинный вид (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), обитающий в чистых водах (олигосапроб по: Sládeček, 1983). В наших пробах численность коловратки составляла от 50 до 1.1 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Вид может достигать высокой плотности популяции и выступать в качестве субдоминанта в зоопланктонных сообществах (Kim, Joo, 2000).

Распространен по всей территории России. Сравнительная редкость находок на Урале связана, как и в случаях с другими *Trichocerca*, со слабой изученностью населяемых биотопов и относительной малочисленностью. Встречается во всех зоогеографических областях Земли, кроме Антарктики.

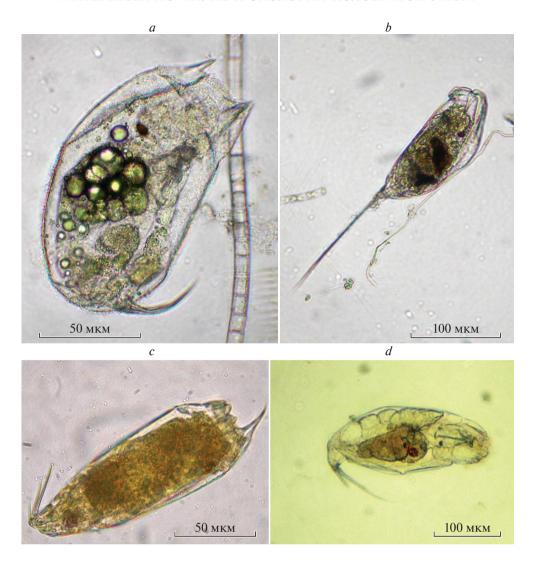
## **Trichocerca porcellus** (Gosse 1886) (рис. 3*a*)

Первые находки вида сделаны в начале 1920-х гг. в озерах Дикое, Источное, Ласьвинское бассейна р. Кама (Опарина, 1923). Несколько позже был обнаружен в р. Кама и ее пойменных озерах (Таусон, 1946, 1947; Вершинин, 1953). В конце 1930-х гг. благодаря рыбохозяйственным исследованиям гидробиологов на озерах Уфалейско-Каслинской и Кисегач-Миассовской групп в восточных предгорьях Южного Урала (Большой Иртяш, Большой Ишкуль, Большие Касли, Киреты, Малое Миассово, Силач, Синара, Сунгуль и др.) были сделаны многочисленные находки этого вида

(Масленникова, 1941; неопубликованные материалы Н.В. Бондаренко и А.О. Таусон). Последние по времени обнаружения вида сделаны автором в озерах восточных предгорий Южного Урала Аракуль, Большой Еланчик, Иткуль, Большое Миассово, Малый Теренкуль и в Аргазинском водохранилище на р. Миасс уже в нынешнем тысячелетии. Размеры по нашим данным: длина тела 123—157, левого пальца ноги 48—57, правого 38—42 мкм. Опарина (1923) приводит длину тела 140—170, пальцев 50 мкм.

По литературным данным, *T. porcellus* — обитатель придонных участков и фитали озер, болот, псаммона, перифитона, встречается и в пелагиали (Кутикова, 1970). Как эуплантонный вид отмечен в эвтрофных водоемах (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), с чем согласуются наши данные – в эвтрофном оз. Малый Теренкуль вид встречался только в планктоне. В то же время, отмечен в пелагиали мезотрофных и олиготрофных озер (Аракуль, Большой Еланчик, Иткуль). Это согласуется с данными Матвеевой (Matveeva, 1986) по мезотрофному оз. Глубокое в Московской обл., в котором *T. porcellus* появился в 1980-е гг. именно в пелагиали; в Южной Америке нередко становится одним из доминирующих в олиготрофных водоемах (Schmid-Araya, 1993). В оз. Большое Миассово обнаружен как в псаммоне прибрежной зоны, так и в эпилимнионе пелагиали. В целом, в исследованных озерах Урала ведет себя скорее как эупланктонный вид. Размеры по нашим данным: длина тела 130-144, левого пальца ноги -45-48, правого пальца -37-40 мкм.

По отношению к температурному фактору коловратка может считаться эвритермным видом (индикаторный вес, означающий по-существу стенобионтность, очень низкий – 1.33) с незначительным предпочтением холодных вод (индивидуальный термоиндекс – 1.3). В литературе также характеризуется как эвритермный (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). По отношению к трофности водоема T. porcellus показывает себя на Урале как мезоэвтроф (индивидуальная индикаторная значимость 1.6 со средним индикаторным весом 2.96), что соответствует данным по эстонским озерам (Mäemets, 1983), а по отношению к органическому загрязнению - как бетамезосапроб (индивидуальная индикаторная значимость 1.7 с хорошим индикаторным весом 3.98), тогда как в Европе ведет себя как олигосапроб (1.2 по: Sládeček, 1983). Согласно данным других исследователей. T. porcellus вообще демонстрирует черты эврибионта с безразличным отношением к таким факторам среды, как температура и прозрачность воды, минерализация, содержание растворенного кислорода, концентрация биогенных веществ (Adamczuk et al., 2015). Отмечена и его устойчивость к кислым водам (Jersabek, Bolortsetseg, 2010).



**Рис. 3.** Trichocercidae из южноуральских водоемов: a-Trichocerca porcellus (Gosse 1886) из Аргазинского водохранилища на р. Миасс, b-T. rattus f. carinata (Ehrenberg 1830) из оз. Сугояк, c-T. similis (Wierzejski 1893) из оз. Большой Еланчик, d-T. tenuior (Gosse 1886) из р. Малый Кизил.

Очевидно благодаря своей экологической пластичности T. porcellus один из наиболее обильных и распространенных видов рода на Урале. Максимальная численность, отмеченная нами, -10.8 тыс. экз./м<sup>3</sup> в верхнем створе Аргазинского водохранилища в августе. Средняя по всему массиву проб  $2820 \pm 1614$  экз./м<sup>3</sup>. Первые встречи вида — в июне, основное развитие приходится на середину лета, а также на позднюю осень. Например, в Аргазинском водохранилище средняя численность в ноябре была свыше 5.5 тыс. тыс. экз./м<sup>3</sup>. Такая сезонная динамика определяется эвритермностью T. porcellus, которая также отражается и в вертикальном распределении вида, - он бывает многочислен как в хорошо прогретом эпилимнионе, так и в более холодпридонных слоях воды. Это подтверждает данные об эврибионтности вида в отношении растворенного кислорода. Так, в оз. Большое Миассово в августе численность T. porcellus в поверхностном слое воды (0-5 м) составляла 1 тыс. экз./м³ при температуре  $21.3^{\circ}$ С и 105% насыщении воды кислородом, а в гиполимнионе (15-20 м глубины) - 3.8 тыс. экз./м³ при температуре  $8.3^{\circ}$ С и 2% содержании кислорода.

Вид известен на всей территории России, от Заполярья до южных регионов. Распространен во всех зоогеографических областях, кроме Пацифики и Антарктики.

#### Trichocerca pusilla (Lauterborn 1898)

Первая находка вида сделана на южной границе региона в р. Урал в Оренбурге (Муравейский, 1923). Затем был обнаружен во многих озерах восточно-предгорного лимнологического района

Южного Урала: Большой Иртяш, Большой Ишкуль, Большие Касли, Киреты, Кундравинское, Малое Миассово, Силач, Синара, Сириккуль, Сунгуль и др. (Масленникова, 1941 и неопубликованные материалы А.О. Таусон). Нами этот вид встречен в озерах Южного Урала Серебры и Табанкуль. На Среднем Урале найден в р. Кама и пойменных озерах ее среднего течения (Керенцева и др., 1946; Таусон, 1947; Вершинин, 1953). Размеры по нашим данным: длина 65—105, левого пальца ноги — 38—48 мкм.

Эупланктонный вид, встречающийся также в потамопланктоне среди макрофитов (Кутикова, 1970; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Большинство находок *T. pusilla* на Урале сделано именно в пелагическом планктоне. К сожалению, авторы не указывали численность коловратки, глазомерные оценки обилия в неопубликованных работах -"единично" или "мало". Имеющиеся собственные данные недостаточны и не позволяют автору дать количественную оценку экологических свойств вида в уральских водоемах. Учитывая летнюю встречаемость (в большинстве случаев июнь-август), можно предположить, что вид относится к теплолюбивым. Мы встречали T. pusilla при температуре воды не ниже 18°C. По литературным данным, летний или летне-осенний вид (Herzig, 1987), обитает при температуре выше 10°C (Jersabek, Bolortsetseg, 2010) или даже 12°C (May et al., 2001). Есть указания на температурный оптимум развития вида в пределах 25-29°C (Yin et al., 2018). Фуссманн (Fussmann, 1993) прямо называет его "летним" стенотермным видом. Важность температурного фактора для T. pusilla показана и другими исследованиями, причем помимо теплых вод он предпочитает и высокое содержание кислорода (Adamczuk et al., 2015). Хотя считается, что вид эвригалинный (Jersabek, Bolortsetseg, 2010) и переносит минерализацию до 4 г/м<sup>3</sup> (Bielańska-Grainer, Cudak, 2014), на Урале он пока обнаружен только в пресных водах.

Trichocerca pusilla отнесен к мезоэвтрофным (Mäemets, 1983) или типично эвтрофным видам (Kuczyńska-Kippen, Pronin, 2018; Yin et al., 2018). Некоторые ученые даже относят T. pusilla к индикаторам эвтрофных условий (Cannon, Stemberger, 1978). Обилие вида положительно коррелирует с содержанием в воде нитратов, нитритов и фосфатов (Plangklang et al., 2019). Однако, согласно другим данным, T. pusilla избегает высокого содержания биогенных вешеств азотной и фосфорной групп (Adamczuk et al., 2015). Подавляющее большинство озер на Урале, в которых он найден, относятся к мезотрофному или олигомезотрофному типу. Однако, как уже упоминалось, в них он встречался единично или в малом обилии. Наши находки в мезоэвтрофном оз. Серебры и эвтрофном оз. Табанкуль показывают численность вида от 15 до 38 тыс. экз./м³. В мезотрофном с признаками эвтрофии китайском оз. Сианху была зарегистрирована численность *Т. pusilla* свыше 10 тыс. экз./м³, и он являлся одним из доминирующих видов (Wen et al., 2017). Очевидно, коловратка предпочитает эвтрофные воды, но обитает и в других типах водоемов вплоть до олигомезотрофных. Тем более что ее индикаторные свойства соответствуют олигосапробности (1.3 по: Sládeček, 1983).

Численность представителей Trichocerca свыше 10 тыс. экз./м<sup>3</sup> весьма значительна для уральских водоемов, однако T. pusilla может быть более обильным. По сведениям Мэй с соавторами (Мау et al., 2001), вид питается колониальными диатомовыми водорослями рода Aulacoseira, от развития которых главным образом и зависит численность коловратки, которая достигает пика в 1-3 млн экз./м<sup>3</sup> в период "цветения" и падая до 100 тыс. экз./м<sup>3</sup> в период депрессии водорослей. Aulacoseira широко распространены и обильны в водоемах региона, однако подобных вспышек численности *T. pusilla* здесь не наблюдается. Возможно, дело в том, что развитие этих диатомовых в озерах Урала происходит при температуре воды ниже оптимума T. pusilla.

Вид известен на всей территории России. Распространен во всех зоогеографических областях Земли, кроме Антарктики.

# Trichocerca rattus (Müller 1776) (puc. 3b)

Вид представлен на Урале двумя формами, помимо типичной T. rattus f. rattus (Müller 1776) это T. rattus f. carinata (Ehrenberg 1830). Первая находка на Урале – в оз. Песчаное в окрестностях Перми (Опарина, 1923, типичная форма). На Среднем Урале в дальнейшем обнаружен в р. Кама (Керенцева и др., 1946 – типичная форма, Тауcoh, 1946 - T. rattus f. carinata). На Южном Урале также известны обе формы: в озерах предгорий Ильменского хребта Кармаккуль, Савелькуль, Сириккуль и предлесостепном оз. Кундравинское (неопубликованные данные А.О. Таусон и автора) – типичная, в лесостепном оз. Сугояк в окрестностях Челябинска — T. rattus f. carinata (данные автора). Trichocerca rattus распространяется вплоть до Полярного Урала, где обнаружена в водоемах бассейна р. Кара (Богданова, 2003) и озерах его восточного макросклона (Богданов и др. 2004). Размеры по нашим данным: типичная форма длина тела 182–187, левого пальца ноги – 170—172 мкм; f. carinata длина тела 157—168, левого пальца 142-148 мкм. Опарина (1923) для типичной формы приводит длину тела 204, левого паль- $\mu$ а — 153 мкм.

Перифитонный и бентосный вид, встречающийся преимущественно в заболоченных водоемах, редко в планктоне и псаммоне (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). В оз. Савелькуль (предгорья Ильменского хребта на Южном Урале) найден нами в песчаном заторфованном грунте, заросшем фонтиналисом (Fontinalis antipyretica) и тростником (Phragmites australis) на глубине 0.2 м. В лесостепном оз. Сугояк в окрестностях Челябинска встречен в прибрежной заболоченной зоне среди тростника, болотницы (Eleocharis mamillata) и осок (Carex spp.).

Недостаток собственных данных и отсутствие литературных материалов о количественном развитии вида в водоемах региона не позволяют оценить экологические свойства вида в условиях Урала. По литературным источникам эвритермный с некоторым предпочтением холодных вод (Jersabek, Bolortsetseg, 2010) или даже криофильный (Segers, 2003), что согласуется с данными о распространении вида вплоть до Полярного Урала (редкий случай для представителей рода Trichocerca). Это один из немногих видов коловраток, обнаруженных в Антарктиде. Относительно содержания кислорода и рН воды вид демонстрирует черты эврибионта (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Питается колониальными нитчатыми водорослями, разрывая нити и высасывая содержимое клеток (Ecology and General Biology, 2014). Как и многие другие виды, приуроченные к болотным местообитаниям, *T. rattus* выраженный олигосапроб (1.0—1.1, Sládeček, 1983).

По нашим наблюдениям, численность T. rattus колеблется от 600 до 9 тыс. 9кз./ $m^3$ , причем он более многочислен у поверхности субстрата, чем в открытой воде. Это совпадает с данными Хани и соавторов (Harney et al., 2013): в одном из индийских прудов численность вида в перифитоне достигала 8-9 тыс. 9кз./ $m^3$ . Согласно глазомерным оценкам обилие T. rattus в неопубликованных работах уральских гидробиологов определено как "единично", "очень мало" и "немного", при этом в оз. Сириккуль это один из основных видов зоопланктона по встречаемости.

Известен на всей территории России. Распространен во всех зоогеографических областях Земли.

#### Trichocerca rousseleti (Voigt 1902)

Первая находка — в оз. Малый Кисегач в восточных предгорьях Южного Урала (1938 г., неопубликованные материалы Н.В. Бондаренко). В Предуралье обнаружен в р. Кама и ее пойменных озерах (Таусон, 1946; Вершинин, 1953). Количественные данные по развитию *Т. rousseleti* авторы не приводят.

Редкость находок этого вида на Урале вызывает удивление, поскольку он обитает в наиболее

изученном гидробиологами биотопе — планктоне озер и рек, где нередко бывает одним из доминирующих видов (Yoshida et al., 2000; Haberman, Künapp, 2002). Нам за 35 лет исследований южноуральского планктона он не встретился ни разу.

По-видимому, эвритермный вид. С одной стороны, относится к типично летним в озерах северного полушария (Herzig, 1987) и достигает максимума развития в летнее время при наибольшем прогреве воды, как, например, в крупных озерах Эстонии (Haberman, Künapp, 2002), когда в августе он составляет до 20% численности зоопланктона (Haberman, 1995). С другой стороны, отмечен как холодноводный (Segers, 2003). Обилие *Т. rousseleti* может регулироваться веслоногими раками, в частности, *Eurytemora affinis* (Brandl, 2005).

Отмечен как индикатор эвтрофии эстонскими исследователями (Haberman, Künapp, 2002; Haldna, Haberman, 2014), однако встречается в озерах всех трофических типов от эвтрофных до ультраолиготрофных (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Озеро Малый Кисегач, в котором сделана единственная находка *Т. rousseleti* на Южном Урале, — олигомезотрофное. Вряд ли вид может считаться индикатором эвтрофии, по крайней мере, он себя таковым не показывает за пределами Эстонии. Статус вида как олигосапроба (1.0) с высоким индикаторным весом (5) (Sládeček, 1983) также не согласуется с характеристикой индикатора эвтрофии.

Известен на всей территории России, а также во всех зоогеографических областях, кроме Неотропической, Антарктики, Пацифики.

#### Trichocerca ruttneri Donner 1953

Единственная на Урале находка сделана автором в заболоченном озерном деривате в бассейне оз. Большое Миассово в восточных предгорьях Ильменского хребта на Южном Урале. Размеры: длина тела 120, левого пальца ноги -51, правого пальца ноги - 22 мкм. В основном обитает в планктоне озер (Кутикова, 1970), где может быть одним из многочисленных и доминирующих видов (Dagne et al., 2008; Dorak, 2013). В вышеупомянутой работе Дагне с соавторами указано, что максимальной численности (до 200 тыс. экз./м<sup>3</sup>) T. ruttneri достигает в июне, и это имеет место в субэкваториальном климате. Как летний вид, численность которого значимо зависит от температуры воды, *Т. ruttneri* упомянут и в последней цитированной работе, посвященной водоемам субтропиков. Зегерс (Segers, 2003) напрямую называет вид тепловодным. Только в июне и июле он встречался в водоемах Эстонии (Viro, Haberman, 2005). Очевидно, вид является термобионтом, встречающимся при температуре от 13.5°C и выше (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Возможно,

теплолюбивостью вида с его тяготением к районам субтропического, тропического и субэкваториального климата объясняется редкость находок как на Урале, так и на территории России в целом. Тем не менее *T. ruttneri* — всесветно распространенный вид, неизвестный лишь в Пацифике и Антарктике.

#### Trichocerca sejunctipes (Gosse 1886)

Единственная находка на Урале — в восточных предгорьях Ильменского хребта на Южном Урале в оз. Малый Теренкуль (Рогозин, 2009а). Вид был обозначен как species inquirenda Зегерсом (Segers, 2007). Точная идентификация вида требует дальнейших исследований.

## *Trichocerca similis* (Wierzejski 1893) (puc. 3*c*)

Все находки этого вида сделаны только на Южном Урале в озерах восточных предгорий и прилегающей лесостепи. Первые сведения относятся к середине 1970-х гг., когда *Т. similis* был обнаружен экспедицией ленинградских гидробиологов в озерах Аргаяш, Малое Миассово и Кундравинское (Макарцева, 1978; Драбкова, Сорокин, 1979). В дальнейшем встречен в других озерах этого района — Большое Миассово (Рогозин, 2000), Табанкуль (Рогозин, 2006), Увильды (Рогозин, 2009), Большой Еланчик, Еловое, Иткуль, Большой Ишкуль, Большой Кисегач, Малый Теренкуль, Тургояк, а также в Аргазинском и Шершневском водохранилищах на р. Миасс (материалы автора).

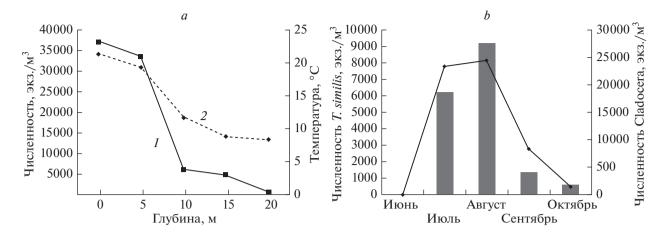
Размеры по нашим данным: длина тела 128—154, длина левого пальца 39—49, правого пальца — 24—32 мкм. Длина передних шипов по 24—30 мкм.

Эупланктонный вид пресноводных озер и прудов, в том числе заболоченных (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), по некоторым сведениям предпочитает полигумозные водоемы (Mäemets, 1983; Pejler, Bērziņš, 1993) и даже может считаться индикатором таких вод (Steinberg, 2003). Часто встречается среди водной растительности, в потамопланктоне (Кутикова, 1970; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Все наши находки вида на Урале относятся к пелагическим и, реже, литоральным участкам довольно крупных озер и, как правило, не приурочены ни к растительности, ни к заболоченным водам. Это одна из наиболее часто встречающихся планктонных коловраток из Trichocerсіdae, вторая по частоте после Т. capucina (7.6% по всему массиву проб).

По отношению к температурному фактору коловратка согласно нашим исследованиям, — термобионт (термоиндекс вида 2.8 с показателем стенобионтности 4.03). Встречалась в летний период с июля по сентябрь (крайне редко в июне и

октябре), преимущественно в августе, когда вода в уральских озерах достигает максимального прогрева. Как правило, в августе вид имеет не только наивысшую встречаемость, но и наиболее многочислен. В менее суровом климате сезонное развитие T. similis гораздо длительнее, но и там для T. similis характерен летне-осенний пик численности, когда вид может быть одним из доминирующих видов зоопланктона (Eckert, Walz, 1998; Ramírez-Garćia et al., 2002), в том числе в сильно прогретых (свыше 30°С) водоемах (Plangklang et al., 2019). В то же время имеются сведения об эвритермности вида (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), и даже о том, что с ростом температуры воды обилие T. similis снижается (Nandini et al., 2005). Тем не менее в условиях Урала *T. similis* проявляет себя как выраженный термобионт. Это подтверждается не только сезонной динамикой, но и вертикальным распределением T. similis в толще воды, которое было изучено нами в оз. Большое Миассово (предгорья Ильменского хребта в окрестностях г. Миасс). Вертикальное распределение, очевидно, определяется термобионтностью вида — наибольшая численность зарегистрирована в эпилимнионе (рис. 4a), ниже термоклина обилие вида резко снижается и становится минимальным в придонных, наиболее холодных слоях. Схожие результаты получены при исследовании водоемов в Мексике (Nandini et al., 2008). В целом, как показал Деветтер (Devetter, 1998), температурный фактор — один из наиболее значимых для развития T. similis.

Численность вида также положительно коррелирует с концентрацией растворенного кислорода (Plangklang et al., 2019). Коловратка предпочитает пресные воды, хотя может встречаться и в солоноватых (Bielańska-Grajner, Cudak, 2014). Мы находили *T. similis* только в пресных и даже ультрапресных озерах Южного Урала. Среди других абиотических факторов среды на *T. similis* благоприятно влияют повышенное содержание фосфатов и ионов аммония, а водоемов с высокой прозрачностью коловратка, по-видимому, избегает (Adamczuk et al., 2015, Czerniawski et al., 2013). Последнее не удивительно, т.к. *T. similis* по литературным данным, приурочена к эвтрофным условиям (Frutos et al., 2009), может встречаться даже в гипертрофных водоемах (Mäemets, 1983). Однако на Урале коловратка проявляет себя как мезоэвтроф (индивидуальная индикаторная значимость 1.5 с индикаторным весом 3.55). Этому соответствует и то, что она в условиях Урала является альфамезосапробом (индикаторная значимость 3.0, индикаторный вес 4.92). По данным Сладечека (Sládeček, 1983), в водоемах Европы T. similis — олигосапроб (индикаторная значимость 1.3, индикаторный вес 4). Олигосапробность мало сочетается с приуроченностью к эвтрофным и гипертрофным водам и в данном слу-



**Рис. 4.** Динамика численности *Trichocerca similis* в оз. Большое Миассово (Южный Урал): a — вертикальное распределение (1 — численность, 2 — температура), b — сезонная динамика T. similis и Cladocera.

чае, скорее всего, связана с обитанием *T. similis* в гумифицированных водоемах Европы. Очевидно, биология вида различается в разных ландшафтно-географических зонах Земли.

Как и другие виды рода, *T. similis* — альгофаг с широким спектром потребляемых водорослей, в полигумозных водоемах питается золотистыми (Chrysophyta) (Pejler, Bērziņš, 1993), обильными в таких водах.

По данным многих исследователей, будучи одним из обычных составляющих зоопланктона, T. similis, как правило, немногочислен и его обилие обычно составляет 1.0-1.2 тыс. экз./м³ (Ramírez-Garćia et al., 2002; Güher, 2019; Nandini et al., 2008). По всему массиву наших проб средняя численность вида составила  $10836 \pm 9302$ , а максимальная -206.4 тыс. экз./м³ (гиперэвтрофное оз. Табанкуль в восточных предгорьях Ильменского хребта), что значительно превышает величину, обычно указываемую для T. similis.

Если рассматривать сезонную динамику вида, то можно еще раз отметить нехарактерный для большинства планктонных коловраток летний (июль—август) пик численности (рис. 4b). Обычно в этот период происходит конкурентное исключение коловраток кладоцерами, которые в разгар лета достигают наибольшего обилия. В данном случае, как мы видим (рис. 4b), не только нет конкуренции за пищевые ресурсы, но наблюдается синхронная динамика T. similis и Cladocera, определяемая, очевидно, сходной реакцией на температурный фактор. Согласно имеющимся данным. T. similis не испытывает характерного для коловраток конкурентного вытеснения со стороны мелких кладоцер (Eckert, Walz, 1998) и дафний (Gilbert, 1989), что и подтверждают наши наблюдения. Известно, что хищные кладоцеры и личинки Chaoborus существенно влияют на популяцию *T. similis* (Devetter, 1998; Wallace, Starkweather,

1983), однако летняя численность взрослых копепод и коретры в исследованных озерах очень низка. Вопрос о способах избегания *T. similis* конкурентного вытеснения со стороны кладоцер требует дополнительных исследований.

Широко распространенный вид, известный на всей европейской территории России, а также отдельными находками на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке. Встречается во всех зоогеографических областях Земли, кроме Антарктики.

#### Trichocerca stylata (Gosse 1851)

Первые находки вида на Урале сделаны еще в начале 20 в. (Фурман, Тиебо, 1910) в озерах восточных предгорий Южного Урала Большой Иртяш, Кажакуль, Большие Касли, Киреты и др. В дальнейшем обнаружен практически во всех исследованных озерах этого района, относящихся к Каслинской и Кисегач-Миассовской системам (Масленникова, 1941; неопубликованные материалы Н.В. Бондаренко, А.О. Таусон и автора). Отмечен в лесостепном Зауралье (оз. Кундравинское – Макарцева, 1978). Найден и в более южных районах — в бассейнах рек Урал и Сакмара в районе Оренбурга (Муравейский, 1923). В Предуралье зарегистрирован в р. Кама и озерах ее бассейна (Опарина, 1923; Таусон, 1934; Керенцева и др., 1946; Вершинин, 1953), на Среднем Урале – в оз. Большой Шарташ в окрестностях Екатеринбурга (Балабанова, 1949).

Размеры исследованных особей из оз. Большой Кисегач: длина тела 131—152, левого пальца—43—47 мкм, правый палец рудиментарный. Опарина (1923) приводит длину тела 130, левого пальца—35—43 мкм, длину переднего шипа 17 мкм.

Эупланктонный вид в пресных озерах и реках, реже встречается в потамопланктоне, в болотистых и солоноватых водах, согласно некоторым

данным галофоб (Кутикова, 1970; Jersabek, Bolortsetseg, 2010).

Во всех уральских работах, где упомянут *Т. styl-ata*, его численность не указана, наших данных недостаточно для определения аутэкологических характеристик вида. Согласно литературным данным, это, как и большинство *Trichocerca*, летний стенотермно—тепловодный вид (Herzig, 1987; Bērziņš, Pejler, 1989). Есть данные и о весеннем максимуме развития *Т. stylata* (May, O'Hare, 2005). В уральских озерах и реках он обнаруживался преимущественно в июле и августе в период максимального прогрева воды. Отмечена также приуроченность к нейтральным и слабощелочным водам (Bērziņš, Pejler, 1987), которые, кстати, характерны для предгорных водоемов Урала.

Некоторыми авторами *T. stylata* считается индикатором гипертрофных условий (Rosińska et al., 2019), хотя для вида характерна отрицательная реакция на высокое содержание в воде нитратов (Mantovano et al., 2019), а по данным Сладечека (Sládeček, 1983), *T. stylata* — олигосапроб (индикаторная значимость 1.3, индикаторный вес 4). Все находки на Южном Урале сделаны в озерах мезотрофного или олиготрофного типа, а в эвтрофных или тем более гипертрофных озерах он ни разу не встречался.

Единственная находка T. stylata с количественными данными сделана нами в олиготрофном оз. Большой Кисегач в восточных предгорьях Ильменского хребта на Южном Урале (численность 8.4 тыс. экз./м $^3$ , биомасса 0.0075 г/м $^3$ ) в августе в литоральной зоне. В большинстве озер Южного Урала, по глазомерной оценке авторов работ, численность T. stylata охарактеризована как "единично" или "редко". Одной из основных форм зоопланктона по встречаемости в количестве "много" обнаружена только в озерах Кундравинское (лесостепное, с повышенной минерализацией) и Большой Ишкуль (ультрапресное предгорное) (Рогозин, 1995). Как один из доминирующих видов отмечен многими авторами в водоемах разных природно-географических зон (May, O'Hare, 2005; Frutos et al., 2009; Mantovano et al., 2019 и другие).

В России распространен повсеместно. Встречается во всех зоогеографических областях Земли, кроме Антарктики.

#### *Trichocerca sulcata* (Jennings 1894)

Обнаружен в восточных предгорьях Ильменского хребта на Южном Урале в озерах Аргаяш и Ильменское (неопубликованные данные А.О. Таусон) и в р. Кама (Таусон, 1946).

Обитатель прибрежной зоны водоемов среди водной растительности (Кутикова, 1970), может считаться тихопланктонным (Miracle et al., 1995).

Отнесен к олигосапробам (1.1) с высоким индикаторным весом (5) (Sládeček, 1983).

В России встречается нечасто, но известен, по крайней мере, от европейской территории до Алтая. Распространен в Голарктике, в Неотропической и Австрало-Полинезийской зоогеографических областях.

## Trichocerca tenuior (Gosse 1886) (рис. 3d)

Впервые был найден в начале 1920-х гг. в Приуралье в водоемах бассейна Камы и в самой реке, где впоследствии был встречен неоднократно (Опарина, 1923; Таусон, 1946, 1947; Вершинин, 1953). На Южном Урале обнаружен нами в озерах восточных предгорий Большой Ишкуль, Большое Миассово (данные не опубликованы), в Аргазинском водохранилище на р. Миасс (Рогозин, 2013), в р. Малый Кизил (приток Урала, данные автора). В других районах пока неизвестен, однако встречался вблизи границ Полярного Урала на полуострове Ямал (Богданов и др., 1997). Размеры по нашим данным: длина тела 170-187, левого пальца -54-55, правого пальца -35-37 мкм. Опарина (1923) приводит длину тела 170, левого пальца -69, правого -40 мкм.

Trichocerca tenuior обитатель псаммона и перифитона в литорали водоемов, в прудах и болотах, редко встречается в открытой воде (Кутикова, 1970; Segers, 2003). Обнаружен как в летние месяцы в период сильного прогрева воды, так и в конце осени при остывании воды ниже 8°C, что соответствует указаниям на его эвритермность (Jersabek, Bolortsetseg, 2010; Bertani et al., 2011). Это же подтверждается и данными о распространении вида до Заполярья. Предпочитает нейтральные воды с pH 7 (Bērziņš, Pejler, 1987). На распространение и развитие вида влияет проточность водоема – при ее усилении в литоральной зоне T. tenuior исчезает из планктона (Визер и др., 2016). Trichocerca tenuior относится к олигобетамезосапробам (Sládeček, 1983), индикаторные свойства вида посредственные.

Наибольшая зарегистрированная нами численность *Т. tenuior* составляла 1.2 тыс. экз./м<sup>3</sup> (верхний створ Аргазинского водохранилища). Для большинства фито- и псаммофильных видов *Trichocerca* это обычная величина, по данным других исследований, *Т. tenuior* может быть одним из доминирующих видов в фитали (Duggan et al., 1998).

В России известен на всей территории. Встречается везде, кроме Антарктиды.



**Рис. 5.** Trichocercidae из южноуральских водоемов: a - Trichocerca tigris (Müller 1786) из оз. Большое Миассово, b - T. weberi (Jennings 1903) из Аргазинского водохранилища на р. Миасс.

## Trichocerca tigris (Müller 1786) (рис. 5a)

Впервые выявлен в Приуралье в р. Кама и пойменных озерах ее бассейна в конце 1940-х — начале 1950-х гг. (Таусон, 1946, 1947; Вершинин, 1953). На Южном Урале встречен автором в оз. Большое Миассово (восточные предгорья Ильменского хребта) в небольшом заросшем заливе в июле. В других районах Урала неизвестен, однако найден вблизи границ Полярного Урала в нижней Оби и Обской губе (Ермолаева, 2017).

Размеры по нашим данным: длина тела 231, пальцев 105—107 мкм. Данных о количественном развитии в уральских водоемах нет.

Как и многие другие *Trichocerca*, обитатель фитали в стоячих и текучих водах, болот (Кутикова, 1970) и временных водоемов (Куликова, 2015). Встречается среди детрита, песка, во мхах, на макрофитах в перифитоне (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Может входить в состав комплекса комменсалов на двустворчатых моллюсках (Bołtruszko, 2010). Во многих водоемах Европы *T. tigris* — один из доминирующих видов в литоральной зоне (The production ecology..., 2009). Как и другие виды рода — олигосапроб с хорошим индикаторным весом (Sládeček, 1983).

Известен на всей территории России, имеет космополитическое распространение, включая Антарктику.

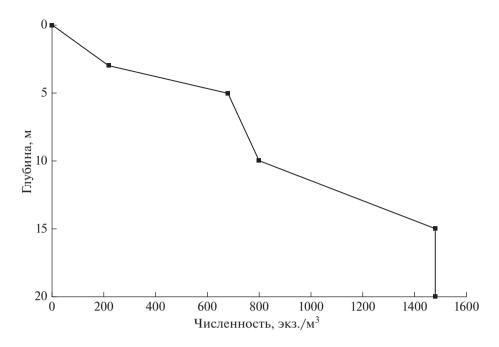
## Trichocerca weberi (Jennings 1903) (рис. 5b)

Впервые найден в Приуралье, в болоте на берегу р. Кама (Опарина, 1923). Дальнейшие немногочисленные находки сделаны на Южном Урале — в оз. Большое Миассово в предгорьях Ильменского хребта (Рогозин, Щетинина, 1989) и в Аргазинском водохранилище на р. Миасс (Рогозин, 2013). Размеры по нашим данным: длина

тела 92—97, длина пальцев 34—36 мкм. Опарина (1923) приводит длину тела 125 мкм.

Обитатель прудов и болот (Кутикова, 1970), литорали озер среди макрофитов, мхов, детрита. реже в открытой воде, в пелагиали (De Smet, 1993; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Нам встречался в пелагической области водоемов на глубине от 3 до 22 м при температуре от 6.9 до 24.9°С. Широкий температурный диапазон встречаемости вида отмечен и в других случаях, некоторые авторы считают его эвритермным (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Согласно нашим расчетам, T. weberi криофильный вид (1.0) с показателем стено-/эврибионтности 2.0, предпочитающий воды с температурой не выше 13°С. Косвенно такие биологические свойства вида подтверждает факт его распространения за Полярным Кругом (Ермолаева, 2017). Коловратка обитает при содержании кислорода в широком диапазоне (от 2 до 13 мг/л), оптимум, по-видимому, составляет 8 мг/л (Bērziņš, Pejler, 1989). Столь же широк диапазон pH (5.96-8.95), при котором встречается вид (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), что позволяет ему жить как в кислых болотных, так и в щелочных водах в период массового "цветения" водорослей. Сведения о приуроченности *T. weberi* к водам определенной трофности, по-видимому, отсутствуют. Нам вид встречался в мезотрофных условиях, имеются данные об обитании в эвтрофных и дистрофных (очевидно, олигодистрофных) водоемах (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Сладечек (Sládeček, 1983) определяет *T. weberi* как отличный индикатор олигосапробных вод (1.1).

 $Trichocerca\ weberi\ -$  одна из немногих хищных коловраток, наибольшего обилия достигает в условиях массового развития детритоядных видов и альгофагов (Cervantes-Martinez, Gutiérrez-Aguirre, 2015). Численность  $T.\ weberi$ , как и большинства видов рода, обычно невелика. Нами зарегистрированы величины от 600 до 3.7 тыс. экз./м $^3$ .



**Рис. 6.** Распределение численности *Trichocerca weberi* (Jennings 1903) по глубине южноуральского оз. Большое Миассово в июле.

Такие показатели соответствуют данным других исследователей: в водоемах Польши — 1 тыс. экз./ $M^3$ (Goździejewska, Tucholski, 2011), в водоемах Мексики в благоприятных условиях может достигать обилия в 5 тыс. экз./м³ (Cervantes-Martinez, Gutiérrez-Aguirre, 2015). Тихопланктонный характер вида подтверждается данными о его вертикальном распределении, изученном нами в летний период в оз. Большое Миассово в восточных предгорьях Ильменского хребта на Южном Урале (рис. 6). Несмотря на встречаемость по всей толще воды, кроме поверхностного слоя, *T. weberi* концентрируется в глубоких слоях, значительно ниже термоклина. Наибольшая численность вида  $(3.7 \text{ тыс. экз./м}^3)$  отмечена в этом же озере на глубине 10 м в литоральной зоне (дно - 10.5 м).

Известен на всей территории России, имеет космополитическое распространение (кроме Антарктики).

Род *Trichocerca* на Урале представлен широко распространенными как в России, так и на всей планете видами. Большинство из них — обитатели мелких, часто заболоченных водоемов и болот, заросшей литорали озер и рек, живущие в перифитоне, псаммоне и среди донного детрита, и лишь немногие относятся к эупланктонным или тихопланктонным видам. Работы уральских гидробиологов посвящены преимущественно исследованию планктона. Сочетание этих обстоятельств приводит к тому, что на Урале обнаружено значительное число видов *Trichocerca*, однако находки большинства из них редки, а сведения о

количественном развитии фрагментарны или вовсе отсутствуют. Лишь несколько эупланктонных видов (*T. capucina*, *T. cylindrica*, *T. porcellus*, *T. similis*) изучены относительно неплохо. Следует учесть и тот момент, что коловратки семейства Trichocercidae редко образуют многочисленные популяции, и вероятность их находок в рутинно обрабатываемых гидробиологических пробах не очень велика. Аутэкологические характеристики уральских представителей *Trichocerca* приведены в табл. 1.

Распространение большинства видов рода тяготеет к южным районам Урала. Очевидно, это связано с теплолюбивостью многих их них. Даже те *Trichocerca*, которые в ротаториологической литературе признаны эвритермными, на самом деле могут не являться таковыми. Обитание вида в широком диапазоне температур не обязательно означает его эвритермность, важно то, как его обилие и встречаемость распределяются по градиенту температурного фактора (Рогозин и др., 2015). По нашим данным, это распределение для *Trichocerca* смещено в сторону теплых вод.

Неисследованость на Урале многих характерных местообитаний Trichocercidae позволяет предполагать, что список видов этого семейства еще будет пополнен новыми находками. Вероятно, будут обнаружены *Т. intermedia* (Stenroos 1898), найденный на сопредельной территории в Северном Казахстане в заросшем эвтрофном оз. Ситово (Ермолаева, 2013), *T. lophoessa* (Gosse 1886) и *Т. mucosa* (Stokes 1896), известные из водо-

Средняя численость, экз./м<sup>3</sup> Вил Экологические свойства Максимальная численность, экз./м<sup>3</sup> bicristata tpl, pph, psm, eut?, etr?, o? bidens bts, psm, eut?, o- $\beta$ ? 800 brachyura pph, psm, o? epl, tbi, hlp, mtr,  $\beta$ - $\alpha$ 14500  $1930 \pm 872$ capucina tpl, pph, o-β? cavia collaris pph, bts, eut, acp, o-β? cvlindrica epl, tbi, mtr, o 1600  $1200 \pm 210$ dixonnuttali epl, psm, pph, met, β 24000 elongata pph, tph, ehl, mtr, β 12000 iernis pph, eut?, alp, o? tpl, pph, psm, eut?,ehl?, o? longiseta 1100 tpl, pph, psm, bts, eut, ehl?, met, β 10800  $2820 \pm 1614$ porcellus pusilla epl, pph, tph?, oxp?,etr?, o? 38000 rattus pph, bts, psm, tpl, eut?, o? 9000 epl, eut?, etr?, o? rousseleti ruttneri epl, pph, tbi?, o? similis epl, pph?, tbi, oxp, hlp, met, α 206400  $10800 \pm 2800$ stvlata epl, pph, tph?, hlp, o? 8400 sulcata tpl?, pph?, o? psm, pph, tpl, eut, o-β? 1200 tenuior

**Таблица 1.** Основные биологические характеристики видов рода *Trichocerca* на Урале

Примечания. epl — эупланктонный, tpl — тихопланктонный, pph — перифитонный, psm — псаммофильный, bts — бентосный; eut — эвритермный, tbi — термобионт, tph — термофил, cph — криофил;ehl — эвригалинный, hlp — галофоб; аср — ацидофил, alp — алкалифил; oxp — оксифил; mtr — мезотрофный, met — мезоэвтрофный, etr — эвтрофный; о — олигосапроб, о- $\beta$  — олигобетамезосапроб,  $\beta$ — $\alpha$  — бетаальфамезосапроб,  $\alpha$  — альфамезосапроб.

3700

емов Поволжья, а кроме того, будет будет обнаружен *Т. uncinata* (Voigt 1902), который населяет рдесты в фитали озер, псаммон и болотные местообитания, и встречен в водоемах как к западу, так и к востоку от Урала.

pph, psm, bts, o?

epl, pph?, bts?, cph, mtr, o?

tigris

weberi

Проведенное исследование еще раз показало, насколько слабо изучена гидрофауна Урала. Фактически, этот итог 110-летнего изучения местных водоемов дает лишь самую начальную основу для дальнейших работ по выявлению биологического разнообразия этой огромной территории.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Неоценимую помощь в сборе и обработке материала, оформлении иллюстраций оказала лаборант ЮУФНЦ Минералогии и Геоэкологии УрО РАН О.В. Щетинина, которой автор искренне благодарен.

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме ЮУФНЦ Минералогии и Геоэкологии УрО РАН № АААА-А19-119101490003-1.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

 $970 \pm 679$ 

Акатова Н.А., 1954. Исследование зоопланктона р. Урала и некоторых водоемов поймы в районе дер. Январцево Западно-Казахстанской области // Труды Зоологического ин-та АН СССР. Т. 16. С. 517—531.

Андроникова И.Н., 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука. 189 с.

*Балабанова 3.М.* 1949. Материалы к озеру Большой Шарташ // Труды Уральского отделения ВНИИОРХ. Т. 4. С. 75—128.

Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Головатин М.Г., Добринский Н.Л., Корытин Н.С., Кряжимский Ф.В., Магомедова М.А., Мельниченко И.П., Морозова Л.М., Пасхальный С.П., Сосин В.Ф., Штро В.Г., 1997. Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспортировки газа. Екатеринбург: Изд-во УРЦ "Аэрокосмология". 192 с.

Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Мельниченко И.П., Степанов Л.Н., Ярушина М.И., 2004. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрО РАН. 168 с.

Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л., Мельниченко И.П., Степанов Л.Н., Ярушина М.И., 2005.

- Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Харбей, Лонготъеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 236 с.
- Богданова Е.Н., 2003. К изучению зоопланктона Полярного Урала (зоопланктон бассейна р. Кара) // Биологические ресурсы Полярного Урала. Вып. 3. Ч. 2. С. 23—29.
- Вершинин Н.В., 1953. К биологии пойменных озер р. Камы, затопляемых Молотовским водохранилищем // Известия Естественно-научного ин-та при Молотовском гос. ун-те. Т. 13. Вып. 7. С. 519—564.
- Визер Л.С. Прусевич Л.С., Визер А.М., Дорогин М.А., Матвеева Е.П., 2016. Зоопланктон Новосибирского водохранилища в период экстремальной водности // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 3. № 2. С. 92—99.
- *Грезе Б.С.*, 1957. Кормовые ресурсы рыб р. Енисея // Известия ВНИИОРХ. Т. 61. С. 3–284.
- *Драбкова В.Г., Сорокин И.Н.*, 1979. Озеро и его водосбор единая природная система. Л.: Наука. 196 с.
- *Ермолаева Н.И.*, 2013. Некоторые результаты исследования зоопланктона озер Северного Казахстана // Аридные экосистемы. Т. 19. № 4. С. 91—103.
- *Ермолаева Н.И.*, 2015. Зоопланктон и качество воды р. Ишим в северном Казахстане // Аридные экосистемы. Т. 21. № 3. С. 72-83.
- Ермолаева Н.И., 2017. Видовой состав и пространственное распределение зоопланктона Обской губы и Гыданской губы // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии. Труды III Всерос. научной конференции с международным участием. Институт водных и экологических проблем СО РАН. С. 91—99.
- Ермолаева Н.И., Зарубина Е.Ю., Двуреченская С.Я., 2016. Суточная динамика гидрохимических показателей и зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища // Поволжский экологических журнал. № 2. С. 155—166.
- Керенцева Н.П., Набоких Л.Н., Егошин В.В., 1946. Гидробиология р. Камы на участке Оханск-Галево // Ученые записки Молотовского гос. ун-та. Т. 4. Вып. 2. С. 17—26.
- Козлова И.В., 1966. Планктон озера Кундравинского // Труды Уральского отделения СибНИИРХ. Т. 7. С. 77—83.
- Козлова И.В., Шилкова Е.В., 1966. Планктон Аргазинского водохранилища // Труды Уральского отделения СибНИИРХ. Т. 7. С. 17—24.
- Красновская М.П., 1949. Карась озера Янычково и его значение как основного объекта хозяйства Вверхне-Тавдинских озер, Свердловской области // Труды Уральского отделения ВНИИОРХ. Т. 4. С. 213—273.
- Куликова Т.П., 2015. Зоопланктон водных объектов города Петрозаводска (Карелия) // Труды Карельского научного центра РАН. № 2. С. 71–88.
- *Кутикова Л.А.*, 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука. 744 с.
- Любимова Т.С., 1975. Продукционные возможности зоопланктона выростных прудов Чесменского рыбхоза // Труды Уральского отделения СибНИИРХ. Т. 9. Вып. 1. С. 201–210.

- Любимова Т.С., 1981. Зоопланктон горного озера Аракуль (Южный Урал) и его продукция // Гидробиологическая характеристика различных рыбохозяйственных водоемов Европейской части РСФСР. Сборник научных трудов НИИ озерного и речного рыбного хозяйства. № 162. С. 56—68.
- Масленникова Л.И., 1941. Материалы по гидробиологии Уфалейских озер // Труды Уральского отделения ВНИИОРХ. Т. 3. С. 24—36.
- Макарцева Е.С., 1978. Видовой состав и продуктивность зоопланктона // Эколого-продукционные особенности озер различных ландшафтов Южного Урала. Л.: Наука. С. 150—188.
- Муравейский С.Д., 1923. Наблюдения над весенним планктоном реки Урала и его стариц // Русский гидробиологический журнал. Т. 2. С. 14—23.
- Набережный А.И., 1984. Коловратки водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца. 328 с.
- Огородникова Е.М., 1977. Зоопланктон Шершневского водохранилища и его роль в оценке качества воды // Вопросы биогенного загрязнения и регулирования качества вод Урала. Красноярск: Изд-во СибНИИ гидротехники и мелиорации. С. 27—39.
- Опарина Н.Я., 1923. К фауне коловраток окрестностей г. Перми // Труды Биологического научно-исследовательского ин-та при Пермском гос. ун-те. Т. 1. Вып. 9—10. С. 165—175.
- Подлесный А.В., Троицкая В.И., 1941. Ильменские озера и их рыбохозяйственная оценка // Труды Уральского отделения ВНИИОРХ. Т. 3. С. 121—174.
- Речкалов В.В., Марушкина Е.В., 2005. Исследование видового состава и динамики зоопланктона озера Синеглазово // Вестник Челябинского гос. ун-та. Т. 12. № 1. С. 15—22.
- Рогозин А.Г., Щетинина О.В., 1989. Кадастр коловраток Ильменского заповедника // Фауна и флора Ильменского заповедника. Свердловск: УрО АН СССР. С. 42–52.
- Рогозин А.Г., 1995. Коловратки Челябинской области. Миасс: ИГЗ УрО РАН. 128 с.
- Рогозин А.Г., 2000. Зоопланктон / Экология озера Большое Миассово. Миасс: ИГЗ УрО РАН. С. 128—165.
- Рогозин А.Г., 2006. Зоопланктон гипертрофного водоема на примере озера Табанкуль (Южный Урал): биологическое разнообразие и биология некоторых видов коловраток // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 78–82.
- Рогозин А.Г., 2007. О зоопланктоне водоемов западных предгорий Южного Урала (Миньярский пруд на реке Сим) // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 75—79.
- Рогозин А.Г., 2009. Зоопланктон озера Увильды // Известия Челябинского научного центра. Вып. 1. С. 62–67.
- Рогозин А.Г., 2009а. Зоопланктон озера Малый Теренкуль // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 28—33.
- Рогозин А.Г., 2013. Зоопланктон Аргазинского водохранилища (Южный Урал) и его многолетние изменения // Биология внутренних вод. № 2. С. 25–33.

- Рогозин А.Г., 2018. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Brachionidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Рода *Anuraeopsis, Brachionus*, Notholca // Зоологический журнал. Т. 97. № 7. С. 773—783.
- Рогозин А.Г., 2018а. Виды зоопланктона индикаторы сапробности в водоемах Урала // Вода: химия и экология. № 7–9. С. 103–109.
- Рогозин А.Г., 2018б. О системе биоиндикации трофических условий в водоемах // Химия, физика, биология, математика: теоретические и прикладные исследования: Сборник статей по материалам XI—XII Междунар. научно-практической конференции "Химия, физика, биология, математика: теоретические и прикладные исследования". № 5—6(6). М.: Интернаука. С. 10—15.
- Рогозин А.Г., 2019. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Brachionidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Род *Keratella* // Зоологический журнал. Т. 98. № 7. С. 732—748.
- Рогозин А.Г., 2020. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Brachionidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Рода *Kellicottia, Plationus, Platyias* // Зоологический журнал. Т. 99. № 3. С. 243—252.
- Рогозин А.Г., Снитько Л.В., Тимошкин О.А., 2015. Термоиндикаторные свойства видов зоопланктона и их измерение // Водные ресурсы. Т. 42. № 1. С. 85—91.
- Таусон А.О., 1934. Гидробиологический очерк озер верхней Камы // Труды Пермского биологического ин-та. Т. 6. Вып. 1–2. С. 103–118.
- *Таусон А.О.*, 1935. Дикое озеро и его биология // Ученые записки Пермского гос. ун-та. Т. 1. Вып. 2—3. С. 3—55.
- Таусон А.О., 1946. Зоопланктон р. Камы на участке с. Галево р. Белая // Известия Естественно-научного ин-та при Молотовском гос. ун-те. Т. 12. Вып. 5. С. 155—167.
- *Таусон А.О.*, 1947. Планктон верхней Камы // Ученые записки Молотовского гос. ун-та. Т. 4. Вып. 2. С. 3—16.
- Фурман О., Тиебо М., 1910. Фауна некоторых озер Урала: Предварительная заметка // Труды Уральского общества любителей естествознания. Т. 30. С. 69—82.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д., 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН. 463 с.
- Adamczuk M., Mieczan T., Tarkowska-Kukuryk M., Demetraki-Paleolog A., 2015. Rotatoria—Cladocera—Copepoda relations in the long-term monitoring of water quality in lakes with trophic variation (E. Poland) // Environmental Earth Sciences. V. 73. P. 8189—8196.
- *Arimoro F.O., Oganah A.O.,* 2010. Zooplankton community responses in a perturbed tropical stream in the Niger delta, Nigeria // The Open Environmental & Biological Monitoring Journal. V. 3. P. 1–11.
- Baloch W.A., Maeda H., Saisho T., 1998. Seasonal abundance and vertical distribution of zooplankton in Lake Ikeda, Southern Japan // Microbes and Environments. V. 13. № 1. P. 1–8.
- Barrabin J.M., 2000. The rotifers of Spanish reservoirs: Ecological, systematical and zoogeographical remarks // Limnetica. V. 19. P. 91–167.

- Bertani I., Segers H., Rossetti G., 2011. Biodiversity down by the flow: new records of monogonont rotifers for Italy found in the Po River // Journal of Limnology. V. 70. № 2. P. 321–328.
- Bērziņš B., Pejler B., 1987. Rotifer occurrence in relation to pH // Hydrobiologia. V. 147. P. 107—116.
- Bērziņš B., Pejler B., 1989. Rotifer occurrence in relation to temperature // Hydrobiologia. V. 175. P. 223–231.
- Bielańska-Grajner I., Cudak A., 2014. Effects of salinity on species diversity of rotifers in anthropogenic water bodies // Polish Journal of Environmental Studies. V. 23. № 1. P. 27–34.
- Bołtruszko J.M., 2010. Epizoic communities of Rotifera on freshwater bivalves // International Journal of Oceanography and Hydrobiology. V. 39. № 4. P. 75–82.
- Brandl Z., 2005. Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey // Hydrobiologia. V. 546. P. 475–489.
- Cannon J.E., Stemberger R.S., 1978. Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality // Transactions of American Microscopy Society. V. 97. № 1. P. 16–35.
- Cervantes-Martinez A., Gutiérrez-Aguirre M.A., 2015. Physicochemistry and zooplankton of two karstic sinkholes in the Yucatan Peninsula, Mexico // Journal of Limnology. V. 74. № 2. P. 382–393.
- Chittapun S., Pholpunthin P., Segers S., 2007. Diversity of rotifer fauna from five coastal peat swamps on Phuket Island, Southern Thailand // Science Asia. V. 33. P. 383–387.
- Contreras J.J., Sarma S.S.S., Merino-Ibarra M., Nandini S., 2009. Seasonal changes in the rotifer (Rotifera) diversity from a tropical high altitude reservoir (Valle de Bravo, Mexico) // Journal of Environmental Biology. V. 30. № 2. P. 191–195.
- Czerniawski R., Domagała J., 2010. Zooplankton communities of two lake outlets in relation to abiotic factors // Central European journal of biology. V. 5. № 2. P. 240–255.
- Czerniawski R., Pilecka-Rapacz M., Domagała J., 2013. Zooplankton communities of inter-connected sections of lower River Oder (NW Poland) // Central European Journal of Biology. V. 8. № 1. P. 18–29.
- Dagne A., Herzig A., Jersabek C.D., Tadesse Z., 2008. Abundance, species composition and spatial distribution of planktonic rotifers and crustaceans in Lake Ziway (Rift Valley, Ethiopia) // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. V. 93. № 2. P. 210—226.
- De Smet W.H., 1993. Report on rotifers from Barentsøya, Svalbard (78°30′ N). Fauna Norvegica. Series A. V. 14. P. 1–26.
- Devetter M., 1998. Influence of environmental factors on the rotifer assemblage in an artificial lake // Hydrobiologia. V. 387/388. P. 171–178.
- Dorak Z., 2013. Zooplankton abundance in the lower Sakarya River basin (Turkey): Impact of environmental variables // Journal Black Sea/Mediterranean Environment. V. 19. № 1. P. 1–22.
- Duggan I.C., Green J.D., Thompson K., Shiel R.J., 1998. Rotifers in relation to littoral ecotone structure in Lake Ro-

- tomanuka, North Island, New Zealand // Hydrobiologia. V. 387. P. 179–197.
- Eckert B., Walz N., 1998. Zooplankton succession and thermal stratification in the polymictic shallow Muggelsee (Berlin, Germany): A case for the intermediate disturbance hypothesis? // Hydrobiologia. V. 387/388. P. 199–206.
- Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. 2014. V. 1. Amsterdam: Academic Press. 1118 p.
- *Ejsmont-Karabin J.*, 1995. Rotifer occurrence in relation to age, depth and trophic state of quarry lakes // Hydrobiologia. V. 313/314. P. 21–28.
- Frutos M.S., Neif P.D., Neif J.J., 2009. Zooplankton abundance and species diversity in two lakes with different trophic state (Corrientes, Argentina) // Acta Limnologica Brasiliensia. V. 21. № 3. P. 367–375.
- Fussmann G., 1993. Abundance, succession and morphological variation of planktonic rotifers during autumnal circulation in a hypertrophic lake Heiligensee, Berlin) // Hydrobiologia. V. 255/256. P. 353–360.
- Ganf G.G., Shiel J.J., Merrick C.J., 1983. Parasitism: the possible cause of the collapse of a Volvox population in Mount Bold Reservoir, South Australia. Australian Journal of Marine and Freshwater Research. V. 34. № 3. P. 489–494.
- Geng H., Xie P., Deng D., Zhou Q., 2005. The rotifer assemblage in a shallow, eutrophic chinese lake and its relationships with cyanobacterial blooms and crustacean zooplankton // Journal of Freshwater Ecology. V. 20. № 1. P. 93–100.
- Gilbert J.J., 1989. The effect of Daphnia interference on a natural rotifer and ciliate community: Short-term bottle experiments // Limnology and Oceanography. V. 34. № 3. P. 606–617.
- Goździejewska A., Tucholski S., 2011. Zooplankton of fish culture ponds periodically fed with treated wastewater // Polish Journal of Environmental Studies. V. 20. № 1. P. 67–79.
- *Green J.*, 2001. Variability and instability of planktonic rotifer associations in Lesotho, southern Africa // Hydrobiologia. V. 446. Issue 1. P. 187–194.
- Green J., Moghraby A.I. el, Ali M.M., 1984. A faunistic reconaissance of Lakes Kundi and Keliak, western Sudan / Limnology and Marine Biology in the Sudan. Dordrecht: Springer. 374 p.
- Güher H., 2019. Diversity and abundance of Rotifera in Kadıköy reservoir of Turkey // Journal of the Institute of Science and Technology. V. 9. № 2. P. 636–646.
- Gürbüzer P., Buyurgan Ő., Tekatli C., Altindağ A., 2017. Species diversity and community structure of zooplankton in three different types of water body within the Sakarya River Basin, Turkey // Turkish Journal of Zoology. V. 41. № 6. P. 848–859.
- Haberman J., 1995. Dominant rotifers of Võrtsjärv (Estonia) // Hydrobiologia. V. 313/314. P. 313-317.
- Haberman J., Künapp H., 2002. Mean zooplankter weight as a characteristic feature of an aquatic ecosystem // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology. V. 51. Issue 1. P. 26–44.
- Haldna M., Haberman J., 2014. Indices of zooplankton community as valuable tools in assessing the trophic

- state and water quality of eutrophic lakes: Long term study of Lake Võrtsjärv // Journal of Limnology. V. 72. № 2. P. 61–71.
- Harney N.V., Dhamani A.A., Andrew R.J., 2013. Rotifer diversity of Malhara pond of Bhadrawati, Disthandrapur (M.S.), India // International Journal of Life Sciences. V. 1. № 1. P. 32–36.
- *Herzig A.*, 1987. The analysis of planktonic rotifer populations: A plea for long-term investigations // Hydrobiologia. V. 147. P. 163–180.
- *Irfan J., Yousuf A.R., Parveen M.*, 2013. Species composition and habitat preference of Rotifera in Ahansar Lake // Journal of Computer Engineering. V. 9. Issue 1. P. 41–48.
- *Iskaros I., Bishai R.M., Mokhtar F.M.*, 2008. Comparative study of zooplankton in Aswan reservoir and the river Nile at Aswan, Egypt // Egyptian Journal of Aquatic Reseach. V. 34. № 2. P. 260–284.
- *Jersabek C.D.*, 1995. Distribution and ecology of rotifer communities in high-altitude alpine sites a multivariate approach // Hydrobiologia. V. 313/314. P. 75—89.
- Jersabek C.D., Bolortsetseg E., 2010. Mongolian rotifers (Rotifera, Monogononta) a checklist with annotations on global distribution and autecology // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. V. 159. P. 119–168.
- Kim H.-W., Joo G.-J., 2000. The longitudinal distribution and community dynamics of zooplankton in a regulated large river: a case study of the Nakdong River (Korea) // Hydrobiologia. V. 438. P. 171–184.
- Kirk D.L., 1998. Volvox: A Search for the molecular and genetic origins of multicellularity and cellular differentiation. Cambridge: Cambridge University Press. 400 p.
- Kuczyńska-Kippen N., Pronin M., 2018. Diversity and zooplankton species associated with certain hydroperiods and fish state in field ponds // Ecological Indicators. V. 90. P. 171–178.
- Makarov M.M., Kucher K.N., Naumova E.Yu., 2019. Vertical distribution of zooplankton after rapid change in temperature and chlorophyll concentration // Limnology and Freshwater Biology. № 1. P. 177–180.
- Mantovano T., Braghin L., Schwind L.T.F., Tiburcio V.G., Bonecker C.C., Lansac-Tôha F.A., 2019. Zooplankton communities show contrasting productivity variables thresholds in dammed and undammed systems // Limnetica. V. 38. № 2. P. 669–682.
- Matveeva L.K., 1986. Pelagic rotifers of Lake Glubokoe from 1897 to 1984 // Hydrobiologia. V. 141. P. 45–54.
- May L., Bailey-Watts A., Kirika A., 2001. The relationship between *Trichocerca pusilla* (Jennings), *Aulacoseira* spp. and water temperature in Loch Leven, Scotland, U.K. // Hydrobiologia. V. 446. P. 29–34.
- May L., O'Hare M., 2005. Changes in rotifer species composition and abundance along a trophic gradient in Loch Lomond, Scotland, UK // Hydrobiologia. V. 546. P. 397–404.
- *Mäemets A.*, 1983. Rotifers as indicators of lake types in Estonia // Hydrobiologia. V. 104. Issue 1. P. 357–361.
- Miracle M.R., Alfonso M.T., Vicente E., Koste W., 1995. Rotifers of spring pools in the coastal marshland of Albufera of Valencia Natural Park // Limnetica. V. 11. № 2. P. 39–47.

- Morales-Baquero R., Cruz-Pizarro L., Carillo P., 1989. Patterns in the composition of the rotifer communities from high mountain lakes and ponds in Sierra Nevada (Spain) // Hydrobiologia. V. 186/187. P. 215—221.
- Muñoz-Colmenares M., Sarma S.S.S., 2017. Seasonal variations of rotifers from the high altitude Llano reservoir (State of Mexico, Mexico) // Journal of Environmental Biology. V. 38. P. 1171–1181.
- Nandini S., Ramírez-García P., Sarma S.S.S., 2005. Seasonal variations in the species diversity of planktonic rotifers in Lake Xochimilco, Mexico // Journal of Freshwater Ecology. V. 20. Issue 2. P. 287–294.
- Nandini S., Merine-Ibarra M., Sarma S.S.S., 2008. Seasonal changes in the zooplankton abundances of the reservoir Valle de Bravo (State of Mexico, Mexico) // Lake and Reservoir Management. V. 24. P. 321–330.
- Pejler B., Bērziņš B., 1993. On the ecology of Trichocercidae (Rotifera) // Hydrobiologia. V. 263. P. 55–59.
- Plangklang N., Boonyanusith C., Athibai S., 2019. Species richness and abundance of monogonont rotifers in relation to environmental factors in the UNESCO Sakaerat Biosphere Reserve, Thailand // Journal of Threatened Taxa. V. 11. № 9. P. 14087–14100.
- Pourriot R., 1970. Quelques Trichocerca (Rotifères) et leurs régimes alimentaires // Annales d'Hydrobiologie. V. 1. P. 155–171.
- Ramírez-García P., Nandini S., Sarma S.S.S., Robles Valderrama E., Cuesta I., Hurtado M.D., 2002. Seasonal variations of zooplankton abundance in the freshwater reservoir Valle Bravo (Mexico) // Hydrobiologia. V. 467. Issue 1. P. 99–108.
- Rosińska J., Romanowicz-Brzozowska W., Kozak A., Gołdyn R., 2019. Zooplankton changes during bottom-up and top-down control due to sustainable restoration in a shallow urban lake // Environmental Science and Pollution Research International. V. 26. № 19. P. 19575—19587.
- Ruttner-Kolisko A., 1974. Plankton rotifers. Biology and taxonomy. Die Binnengewasser. V. 26. Part 1. 146 p.
- Saygi Y., Gündüz E., Demircalp F.Y., Çağlar S.S., 2011. Seasonal patterns of the zooplankton community in the shallow, brackish Liman Lake in Kızılırmak Delta, Turkey // Turkish Journal of Zoology. V. 35. № 6. P. 783–792.
- Schmid-Araya J.M., 1993. Rotifer communities from some Araucanian lakes of southern Chile // Hydrobiologia. V. 255. Issue 1. P. 397–409.
- Schmidt-Rhaesa A. (ed.), 2014. Gastrotricha and Gnathifera: Hangbook of Zoology. Göttingen: Hubert & Co. GmbH & Co. KG. 365 p.
- Segers H.H., 2003. A biogeographical analysis of rotifers of the genus Trichocerca Lamarck, 1801 (Trichocercidae, Monogononta, Rotifera), with notes on taxonomy // Hydrobiologia. V. 500. P. 103–114.
- Segers H.H., 2007. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution // Zootaxa. Vol. 1564. P. 1–104.
- Shiel R., Koste W., 1992. Rotifera from Australian inland waters. VIII. Trichocercidae (Rotifera: Monogononta) // Transactions of the Royal Society of South Australia, incorporating the records of the South Australian Museum. V. 116. № 1. P. 1–27.

- Sipaúba-Tavares L.H., Anatriello C.B., Milstein A., Millan R.N., Scardoeli-Truzzi B., 2017. Macrophyte—environment relationships during a monospecific and a multispecific massive invasion in a fishpond // Tropical Plant Research. V. 4. Issue 3. P. 471–479.
- Sládeček V., 1983. Rotifers as indicators of water quality // Hydrobiologia. V. 100. P. 169–201.
- Stanachkova M., Stefanova M., Kozuharov D., Raikova-Petrova G., Fikovska E., 2017. Community structure of zooplankton as key factor for self-purification capacity of Iskar reservoir // Ecological Engineering and Environment Protection. V. 9. P. 39–46.
- Steinberg C.E.W., 2003. Ecology of humic substances in freshwaters. Berlin—Heidelberg: Springer-Verlag. 281 p.
- Stemberger R.S., Cannon J.E., Bricker F.J., 1979. Spatial and seasonal structure of rotifer communities in Lake Huron. Duluth: Environmental Research Laboratory Office of United States EPA. 162 p.
- The production ecology of wetlands: the IBP synthesis, 2009. New York: Cambridge University Press. 592 p.
- Vázquez-Sánchez A., Reyes-Vanegas G., Nandini S., Sarma S.S.S., 2014. Diversity and abundance of rotifers during an annual cycle in the reservoir Valerio Trujano // Inland Waters. V. 4. P. 293–302.
- Viro T., Haberman J., 2005. Annotated list of rotifers of Lake Võrtsjärv // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology, ecology. V. 54. № 1. P. 53–66.
- Wallace R.L., Starkweather P.L., 1983. Clearance rates of sessile rotifers: In situ determinations // Hydrobiologia. V. 104. Issue 1. P. 379–383.
- Wen X., Zhai P., Feng R. Yang R., Xi Y., 2017. Comparative analysis of the spatio-temporal dynamics of rotifer community structure based on taxonomic indices and functional groups in two subtropical lakes // Scientific Reports. V. 7. № 578. https://doi.org/10.1038/s41598-017-00666-y
- Xue D., Weisong F., Li W., Ye S., Liu J., Zhang T., Zhongjie L., 2014. Response of rotifer community to environmental changes in five shallow lakes in the middle reach of Changjiang River, China // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. V. 32. № 5. P. 1083–1091.
- Yin L., Yu J., Yinjiang Z., Linxuan C., Lijing C., 2018. Rotifer community structure and its response to environmental factors in the Backshore Wetland of Expo Garden, Shanghai // Aquaculture and Fisheries. V. 3. Issue 2. P. 90–97.
- Yoshida T., Ban S., Takenouchi T., Aono T., Ishikawa Y., Mikami H., Takano K., Imada K., Yasutomi R., Takeuchi K., 2000. Top-down control of population dynamics of the dominant rotifers in two mesotrophic lakes in Hokkaido, Japan // Archiv für Hydrobiologie. V. 148. № 4. P. 481–498.
- Yoshida T., Urabe J., Elser J.J., 2003. Assessment of 'top-down' and 'bottom-up' forces as determinants of rotifer distribution among lakes in Ontario, Canada // Ecological Research. V. 18. P. 639–650.

# MATERIAL TO THE FAUNA AND ECOLOGY OF ROTIFERS IN THE URALS. THE FAMILY TRICHOCERCIDAE (ROTIFERA, EUROTATORIA, PLOIMA). THE GENERA ASCOMORPHELLA AND TRICHOCERCA

#### A. G. Rogozin\*

South Urals Federal Research Center of Mineralogy and Geoecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Miass, 456317 Russia \*e-mail: rogozin57@gmail.com

Information on the fauna and distribution of the rotifer genera *Ascomorphella* and *Trichocerca*, family Trichocercidae, in the Urals is summarized based both on the author's original research and an analysis of literature sources. Data on their localities, biology and quantitative development in the Urals' waters are presented. Altogether, 23–25 species of Trichocercidae are known to inhabit this region of Russia. *Trichocerca capucina*, *T. cylindrica*, *T. porcellus* and *T. similis* are the most common species in the Urals, while the others are rare and little-known because their habitats are still poorly prospected. Some species of Trichocercidae documented from the adjacent regions may be discovered in the Urals due to climate change.

Keywords: Rotifera, Eurotatoria, Ploima, Trichocercidae, rotifers, Urals, fauna, distribution, species biology

УДК 595.421.(470.22)

## О РАСПРОСТРАНЕНИИ ЕВРОПЕЙСКОГО ЛЕСНОГО КЛЕЩА IXODES RICINUS (ACARINA, IXODIDAE) В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ (РОССИЯ)

© 2021 г. Л. А. Беспятова<sup>а, \*</sup>, С. В. Бугмырин<sup>а, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН, ФИЦ КарНЦ РАН, Петрозаводск, 185910 Россия
\*e-mail: gamasina@mail.ru

\*\*e-mail: sbugmyr@mail.ru
Поступила в редакцию 09.06.2020 г.
После доработки 27.06.2020 г.
Принята к публикации 05.07.2020 г.

Иксодовые клещи *Ixodes ricinus* (L. 1758) и *I. persulcatus* Sch. 1930 — основные переносчики возбудителей клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов в Карелии. Границы распространения природных очагов этих инфекций полностью совпадают с распространением таежного и европейского лесного клещей, что и обусловливает актуальность изучения особенностей их пространственного размещения. Представлены результаты многолетних маршрутных исследований, свидетельствующие об изменениях в распространении и численности *I. ricinus* по сравнению с ситуацией в 1950-е гг. прошлого века. Современная общая картина географического распределения *I. ricinus* в Карелии характеризуется сокращением территории его распространения, неравномерным расселением и низкой численностью. В целом, оптимальные условия обитания этого вида ограничиваются юго-западной агроклиматической зоной (в значительной мере территорией Лахденпохского административного района), где он был распространен и ранее. Изменения встречаемости *I. ricinus* коснулись как его одиночного обитания, так и симпатрии с *I. persulcatus*. Уменьшились территории одиночного обитания *I. ricinus* в западных и симпатрии в центральных районах южной зоны, а также увеличились территории их совместного обитания в юго-западной агроклиматической зоне (Питкярантский и Сортавальский районы).

*Ключевые слова:* иксодовые клещи, *Ixodes ricinus, Ixodes persulcatus*, распространение, численность, мелкие млекопитающие, агроклиматические зоны, граница ареала

**DOI:** 10.31857/S0044513421070035

Европейский лесной клещ (*Ixodes ricinus* (L. 1758)) и таежный клещ (*I. persulcatus* Schulze 1930) — главные переносчики и долговременные хранители возбудителей опасных заболеваний человека: клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов (Коренберг и др., 2013).

Клещ *I. ricinus* — характерный представитель европейской лесной фауны (Померанцев, 1948) и ее автохтон (Филиппова, 1977). Границы ареала клеща в пределах территории бывшего Советского Союза подробно описаны (Филиппова, 1977; Коренберг, 1979, 1985). Восточная часть области распространения *I. ricinus* лежит в пределах России, где он занимает обширную территорию от ее западных границ примерно до среднего течения Волги. Ареал лесного клеща претерпел существенные изменения в ледниковый период, а после отступления ледника произошла экспансия этого вида к северо-востоку и востоку, причем продвижение в восточном направлении, видимо,

еще не закончилось (Коренберг, 1979). В настоящее время на севере Европы отмечается рост численности *I. ricinus* (Jaenson et al., 2012; Alfredsson et al., 2017; Laaksonen et al., 2017; Hvidsten et al., 2020).

В Карелии границы распространения природных очагов клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов полностью совпадают с распространением иксодовых клещей *I. ricinus* и *I. persulcatus*, что обусловливает актуальность изучения особенностей их пространственного размещения. Изучение было начато еще в 30-е годы прошлого века. Первые находки *I. ricinus* на территории республики зарегистрированы Оленевым (1934, 1939), отметившим, что его встречаемость ограничена только южными районами республики в пределах 61°—62° с.ш. В пятидесятые годы было показано, что наиболее северный пункт обитания европейского лесного клеща — Карельская Масельга (63.16° с.ш.) в Медвежье-

горском р-не, но массовое размножение вида ограничено 62° с.ш. Зона симпатрии двух видов клещей зафиксирована в окрестностях г. Петрозаводск, а также чуть севернее в окрестности с. Кончезеро (62.13° с.ш.) Кондопожского р-на. В этих местах европейский лесной клещ встречался значительно реже, чем таежный (Хейсин, 1950). Позднее были проведены систематические исследования распространения, экологии и численности иксодовых клещей. По результатам масштабных экспедиций (более чем 300 пунктов сбора клещей с коров, растительности и с мелких млекопитающих) создана карта-схема распространения этих видов иксодовых клещей на территории республики. Установлено, что широтная граница распространения I. ricinus в Карелии проходит по линии чуть севернее городов Сортавала и Суоярви к южному побережью оз. Сегозеро и окрестностям г. Медвежьегорск, а долготная (восточная) — по линии  $34^{\circ} - 35^{\circ}$  в.д. Показано, что клещ *I. ricinus* неравномерно расселен по территории республики и встречается только в южных районах, причем преимущественно в их западных частях. Очаги его массового размножения были сосредоточены в Лахденпохском, Сортавальском и Питкярантском районах, а также на юге Суоярвского и Прионежского (современные названия) районов. Было четко определено, что I. ricinus отсутствовал в восточной подзоне южной зоны: в Медвежьегорском, Пудожском и Кондопожского (без его самой северо-восточной части) районов, в северной части Прионежского и восточной Пряжинского районов. Вся остальная территория южной зоны была территорией симпатрии I. ricinus и I. persulcatus (Лутта, 1976).

Эколого-фаунистические исследования по иксодовым клещам были продолжены в 1975—1980 гг. в окрестностях 86 населенных пунктах 9 районов республики (Бобровских, 1989), что позволило внести некоторые коррективы в распространение *I. ricinus*. Этот вид был, в частности, обнаружен в Суоярвском р-не при обследовании только 4 пунктов в его восточной части, а также в Пряжинском (обследовано 22 пункта) и Медвежьегорском (обнаружен единичный экземпляр на территории Кижского архипелага) районах.

За последние десятилетия в условиях трансформации ландшафтов и климатических флуктуаций произошли значительные изменения встречаемости европейского лесного и таежного клещей на северной периферии их обитания. В настоящее время на большей части территории Карелии в сборах иксодовых клещей значительно преобладает *I. persulcatus* (Беспятова, Бугмырин 2013; 2017; Bugmyrin et al., 2013; Бугмырин и др., 2014; 2016). Накопленные фактические данные позволяют дать более полную картину современного распространения европейского лесного клеща на территории Карелии.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные по распространению и численности иксодовых клещей получены в результате рекогносцировочных маршрутных экспедиций (сборы клещей с растительности и мелких млекопитающих) и материала от ветеринарных клиник. Полевые исследования проходили в мае—августе 1992—2018 гг. в 12 административных районах и 2 городских округах Республики Карелия. Клещи, снятые с домашних животных, были переданы нам сотрудниками ветеринарных учреждений Сортавальского и Калевальского районов и городских округов Костомукши, Сортавалы и Петрозаводска.

Сборы активных фаз (самок и самцов) развития клещей выполнены стандартными методами с растительности на флаг (0.7 × 1.1 м), с последующим перерасчетом особей на флаго-километр (фл-км). Осмотр флага на маршруте проводили через каждые 2—2.5 м. Живых клещей собирали в увлажненный марлевый бинт. Всего отработано 941 фл-км (табл. 1). Все находки *I. ricinus* и *I. persulcatus*, сделанные на территории Карелии в 2007—2018 гг., с указанием даты сбора и координат, занесены в базу данных GBIF (Видтугіп et al., 2020). Карта распространения *I. ricinus* в Карелии по результатам сборов клещей на флаг (рис. 1) создана с помощь приложения SimpleMappr (Shorthouse, 2010).

Материал по личинкам и нимфам иксодовых клещей собран при разовых и стационарных исследованиях паразитов мелких млекопитающих, которые проводились в 1992 по 2018 гг. в различных районах Карелии (табл. 2). Мелких млекопитающих отлавливали давилками Геро. Осмотр животных и сбор эктопаразитов проведен по общепринятой методике. Всего было обследовано 5874 экз. мелких млекопитающих, большая часть из которых (4400 экз.) отловлена на базе научного стационара ИБ КарНЦ РАН (д. Гомсельга, Кондопожский р-н).

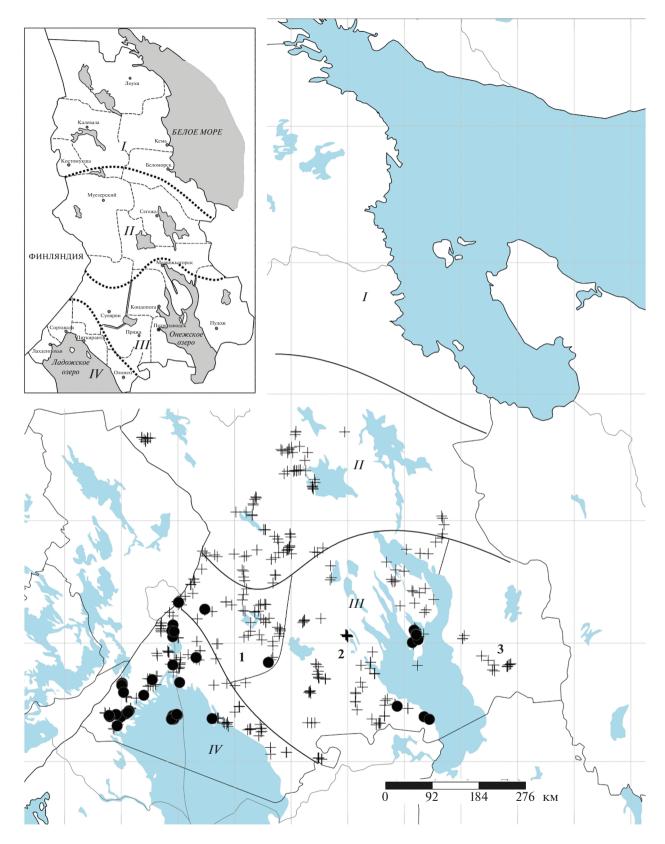
Для характеристики географического распространения I. ricinus мы воспользовались классификацией природного агроклиматического районирования территории Карелии, предложенной Романовым (1961). Согласно условиям теплообеспеченности и природным характеристикам (рельеф, геологические особенности, распределение и характер растительного покрова и др.) в республике выделено четыре агроклиматические зоны: северная, средняя, южная и юго-западная (рис. 1). Территория северной агроклиматической зоны самая обширная, занимает треть территории республики, включает площади административных районов республики, расположенных севернее 64.5° с.ш. (Лоухский, Калевальский и Кемский районы, а также северная часть Беломорского р-на). Климат суровый: весна на-

**Таблица 1.** Количество отработанных флаго-километров и обилие активных взрослых особей *Ixodes ricinus* в разных агроклиматических зонах Карелии (2007—2018 гг.)

Зона и район	Количество флаго-километров	Численность клещей на 1 флаго-километр
	Средняя агроклиматическая зона	
Муезерский	39	0
Медвежьегорский	32	0
Суоярвский	25	0
Всего	96	0
	Южная агроклиматическая зона	
Кондопожский	171	0
Медвежьегорский	154	0.04
Олонецкий	20	0
Петрозаводск	47	0
Прионежский	54	0.17
Пряжинский	20	0
Пудожский	12	0
Суоярвский	85	0.05
Всего	563	0.04
	Юго-западная агроклиматическая зона	L
Лахденпохский	71	1.3
Питкярантский	78	0.2
Сортавальский	119	0.9
Суоярвский	14	0.2
Всего	282	0.77

**Таблица 2.** Количество обследованных мелких млекопитающих и собранных личинок  $I.\ ricinus$  в разных районах Карелии

Административный район	Период исследований (месяц и год)	Обследовано мелких млекопитающих	Собрано личинок <i>I. ricinus</i>
	Северная агроклиматичес	ская зона	
Беломорский	Авг. 2004	20	0
Калевальский	Авг. 2011	93	0
Кемский	Авг. 2011	31	0
Костомушский гор. окр.	Сент. 2007, июль 2011	144	0
Лоухский	Июль 1998, окт. 1999, авг. 2004	56	0
	Средняя агроклиматичес	кая зона	I
Медвежьегорский	Июнь 2010, июнь 2008	22	0
Муезерский	Июнь, сент. 2005, 2012, 2013	68	0
Сегежский	Авг. 2004	28	0
	Южная агроклиматичеся	кая зона	I
Кондопожский	Апр.—нояб. 1994—2018	4400	0
Медвежьегорский	Авг. 2005—2007, 2012—2014, 2017	677	1
Прионежский	Авг. 2004	30	0
Пудожский	Июнь, авг. 1992, 1994, 1997—2001	150	0
	<ul><li>Юго-западная агроклиматич</li></ul>	неская зона	I
Лахденпохский	Авг. 2015	29	2
Питкярантский	Июль 2002, авг. 2012, авг. 2013	104	4
Сортавальский	Авг. 2002	22	0



**Рис. 1.** Находки *I. ricinus* по результатам сборов иксодовых клещей с растительности на флаг в 2007—2018 гг. + – учетные маршруты, где *I. ricinus* отмечен не был; ● – маршруты, где был отмечен *I. ricinus*. Агроклиматические зоны Карелии (Романов, 1961): I – северная, II – средняя, III – южная (подзоны южной зоны: 1 – западная, 2 – центральная, 3 – восточная), IV — юго-западная. На врезке – административная карта республики Карелия; пунктирными линиями обозначены границы административных районов.

ступает поздно (конец мая—начало июня), осень рано (вторая декада августа); изотерма среднегодовой температуры ниже 0°C, среднемесячная температура июля 13-14°C, число дней со снежным покровом 169-190. Северная природно-климатическая зона относится к геоботанической "северной подзоне тайги" и характеризуется типичным "карельским рельефом": коренные породы выходят на поверхность, почвы глубоко зернистые, песчаные. Значительная территория зоны заболочена (34%). Леса хвойные, преобладают редкоствольные, малорослые сосняки, встречаются ельники-зеленомошники. Средняя агроклиматическая зона занимает значительную территорию, расположенную в основном между 64.5° и 63° с.ш. (Муезерский, Сегежский, северная часть Медвежьегорского и Суоярвского районов). Рельеф зоны характеризуется большой расчлененностью и облесенностью. Здесь проходит граница растительности двух подзон — северной и средней тайги. В климатическом отношении среднюю зону считают переходной между северной и южной: среднегодовая температура 1.0—  $1.5^{\circ}$ С, среднеиюльская  $15-16^{\circ}$ С; безморозный период 90-110 дней; период со среднесуточной температурой воздуха выше 10°C 90-95 дней; среднее количество дней со снежным покровом более 170 дней. Южная агроклиматическая зона располагается южнее 63° с.ш. (центральная часть Суоярвского, Кондопожский, Пряжинский, южная часть Медвежьегорского и восточная часть Олонецкого районов). Руководствуясь границами административных районов, в долготном направлении южную зону мы условно подразделили на три подзоны: западная (Суоярвский р-н), центральная (Пряжинский, Кондопожский, Прионежский и Медвежьегорский р-ны) и восточная (Пудожский р-н). Для зоны типичны хвойные и мелколиственные леса, возникшие на местах сплошных рубок коренных лесов. В таких лесах хорошо развит травяной покров. Вторичные леса являются наиболее благоприятными для развития пастбищных клещей.

Юго-западная агроклиматическая зона включает всю северную и большую часть северо-востока Приладожской низменности, территории Лахденпохского, Сортавальского и Питкярантского районов, а также южную часть Суоярвского и юго-западную Олонецкого районов. С севера зона защищена от холодных ветров отрогами Западно-Карельской возвышенности, с запада проникают теплые возвышенные массы с Атлантики, с юга — теплые ветры с Ладожского озера. Среднегодовая температура воздуха около 3°C, среднемесячная июля 16.7—17°C, безморозный период длится 120-140 дней; число дней со снежным покровом 150-160 дней. Для зоны свойственно более раннее наступление весны (первая половина апреля) и более позднее осеннее похолодание

(первые заморозки бывают и после 25 сентября). Зима мягкая с неустойчивой температурой воздуха. Мягкость климата обусловлена характером рельефа и преобладанием южных и юго-западных ветров с Ладожского озера, незамерзающего даже зимой.

Видовая идентификация взрослых иксодовых клещей выполнена прижизненно под бинокуляром (16×), определение личинок — с помощью микроскопа Olympus CX 41 с цифровым модулем визуализации и документирования VIDI-GAM (оборудование Центра коллективного пользования КарНЦ РАН).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Из трех агроклиматических зон Карелии (средней, южной и юго-западной), исследованных на обнаружение иксодовых клещей с растительности, активные взрослые особи *I. ricinus* были обнаружены только в южной — 20 особей (в трех районах) и юго-западной — 217 особей (в четырех районах) (табл. 1). При этом количество пройденных флаго-километров в юго-западной зоне было в 2 раза меньше, чем в южной агроклиматической зоне.

В юго-западной агроклиматической зоне І. ricinus был обнаружен во всех ее районах и с высокой численностью (табл. 1, 3). В этой зоне собрано наибольшее число особей (около 92%), а в двух ее районах (Лахденпохском и Сортавальском) - более 84% (табл. 1). В Лахденпохском р-не клещ был отмечен в окрестностях всех пяти обследованных населенных пунктов в первой декаде июня и августа 2015 г., где было собрано 92 особи *I. ricinus* (самок и самцов), что и определило его высокую численность здесь 1.3 на фл-км (табл. 1, 3). При этом в самой северной точке Лахденпохского р-на (Сикопохья, 61.6° с.ш., 30.0° в.д.) в июне были собраны и 2 самки таежного клеща (вид впервые отмечен в этом районе Карелии). В видовом составе клешей абсолютно доминировал *I. ricinus* (98%). В Сортавальском, Питкярантском и Суоярвском районах взрослые особи *I. ricinus* были собраны только в 3 точках двух первых районов и в 2 точках — в последнем. Доля I. ricinus в общих сборах иксодовых клещей в этих районах составила 22, 4.4 и 1.5% соответственно. Наиболее высокой численность клеща была в Сортавальском р-не, где она в четыре раза превышала численность в двух других районах (табл. 1, 3). Из ветеринарных клиник Питкярантского и Сортавальского районов за сезон активности в 2015 г. с собак были переданы 13 взрослых *I. ricinus* (табл. 4).

**В южной агроклиматической зоне** в сборах с растительности лесной клещ был обнаружен лишь в трех районах: в Суоярвском, Медвежьегорском и Прионежском и с невысокой числен-

**Таблица 3.** Точки совместного обнаружения и численность иксодовых клещей в сборах с растительности на флаг  $(2009-2018\ \text{гг.})$  в двух агроклиматических зонах

сографическое наименование, Пройдено флаго-к		Численность клещей на 1 флаго-км м		
даты сбора	Проидено флаго-км	Ixodes ricinus		Ixodes persulcatus
	Юго-западная агрокл	иматическая зона		
Пахденпохский р-н				
Сикопохья, 61.6561° N 30.0127° Е				
17.06.2015	15.2	1.3		0.1
09.08.2015	10	2.3		0
Лумиваара, 61.4405° N 30.1192° Е				
16.06.2015	11.8	0.4		0
07.08.2015	14.4	1.6		0
Куркиеки, 61.3075° N 29.8909° Е			•	
10.08.2015	4.2	0.5		0
Элинсенваара, 61.4019° N 29.9069	9° E			
16.06.2015	3.1	0.3		0
10.08.2015	4.4	2.7		0
Кортела, 61.5644° N 30.3958° Е	ı		ı	
18.06.2015	2.8	6		0
Сортавальский р-н	ļ l		I	
Сортавала, 61.6954° N 30.5458° E				
21.05.2009	18.1	0.06		0.3
Вяртсиля, 62.1034° N 30.8922° E	I I		I	
23–24.05.2011	11.2	0.3	1	3.6
о. Валаам, 61.3891° N 30.9671° E			I	
12–13.06.2013	33.1	0.5	ĺ	3.7
03-04.06.2014	27.7	1.6		4.0
08-10.06.2015	27.7	1.6		3.7
Питкярантский р-н	]	1.0	l	3.7
Харлу, 61.8186° N 30.9097° Е				
08.06.2010	17	0.06	ı	0.2
о. Мантсинсаари, 61.3668° N, 31.0	l l	0.00		0.2
3. Мантсинсаари, 01.3008 11, 31.0 05.06.2013	7.2	0.1	I	3.6
о. Мякисало, 61.6718° N 31.03° E	1.2	0.1		5.0
о. мякисало, 61.6/18° № 31.03° Е 06.08.2012	6.4	1.6	ı	0
		1.6		-
04.06.2013	11.4	0.2		0.2
Суоярвский р-он	D			
Пеппясюрья, 61.8795° N 31.3241°		0.2	ı	12.0
09.06.2010	9.5	0.2		13.9
Соанлахти, 62.0537° N 30.9084° E		0.2	ı	15.1
09.06.2010	4.3	0.2		15.1
	Южная агроклима	тическая зона		
Суоярвский р-н				
Хюрсюля, 61.8396° N 32.5976° E	1		ı	
24.05.2010	2.8	1		43
Корписелькя, 62.3425° N 31.003°	E			
26.05.2011	7.6	2		17

Таблица 3. Окончание

Географическое наименование,	П	Численность клещей на 1 флаго-км	
даты сбора	Пройдено флаго-км	Ixodes ricinus	Ixodes persulcatus
оз. Толвоярви, 62.2804° N 31.474	5° E		1
10-11.06.2011	4.5	1	13
Медвежьегорский р-н (Кижский	шхерный р-н)		ı
Подъельники, $62.1074^{\circ}$ N $35.1718^{\circ}$	E		
29.05.2012	1.7	0.6	2.9
о. Мяль, 62.0052° N 35.1416° E			
12.08.2017	0.4	2.5	0
о. Мальковец, 62.0745° N 35.2031	° E		ı
01.06.2016	1.9	0.5	2.1
16.06.2017	1.5	0.7	4.7
03.06.2018	1.5	0.7	1.3
Корба (о. Большой Клименецки	й), 62.0285° N 35.2404°	Е	·!
01.06.2016	1.2	0.8	0
02.06.2018	1.0	1.0	2.0
Прионежский р-н	!		·!
Педасельга, 61.4716° N 34.8720° Б	3		
24.05.2012	3.6	0.3	4.4
Шелтозеро, 61.3827° N 35.3482° I	3		1
24.05.2012	6.0	0.5	4.0
06.07.2012	5.8	0.7	0.5
25.05.2013	1.6	0.6	21.2

ностью с колебанием по районам от 0.05 до 0.17 на фл-км (табл. 1).

В Прионежском, Суоярвском и Медвежьегорском районах клещ был отмечен единично в 2, 3 и 4 точках. Доля *I. ricinus* в общих сборах иксодовых клещей в этих районах составила 2.4, 0.6 и 0.5%, соответственно. Наиболее высокой численность клеща была в Прионежском р-не (табл. 1, 3). В Суоярвском р-не была зафиксирована самая северная точка сбора лесного клеща с растительности для Карелии (урочище Корписелькя, 62.3° с.ш.). В Медвежьегорском р-не 3 самки европейского лесного клеща были сняты с домашних животных и человека, в Петрозаводском городском округе – 5 самок с собак в июне, июле и августе (табл. 4). В Пряжинском р-не на растительности клещи не были обнаружены, единичная находка самки I. ricinus была сделана на собаке (табл. 4).

В северной агроклиматической зоне Карелии специальных сборов клещей не проводили. Клещи были сняты с домашних животных (собак и кошек) в мае, июне и августе и переданы нам ветеринарными службами (табл. 4). Всего было снято 5 экз. клещей (самки), в том числе по одной самке из двух точек Калевальского р-на и 3 самки

из 2 точек городского округа г. Костомукша. Наиболее северной точкой находок клеща (с кошки) был пос. Калевала (65.2° с.ш.).

Мы не располагаем данными по ежедекадной сезонной активности взрослых особей клеща *I. ricinus* за период наших исследований. Вместе с тем, сборы в Лахденпохском р-не и Питкярантском (о-в Мякисало) были выполнены на одних и тех же маршрутах в июне и августе. Относительная численность *I. ricinus* в августе была существенно выше, чем в июне (табл. 3).

Сборы эктопаразитов с мелких млекопитающих проведены в 21 точке. Неполовозрелые особи *I. ricinus* были отмечены на мелких млекопитающих только в трех точках из трех районов: Лахденпохского (пос. Лумиваара, 61.4572° с.ш., 30.1652° в.д.), Медвежьегорского (о-в М. Леликовский Кижского шхерного р-на, 61.9890° с.ш., 35.1500° в.д.) и Питкярантского (о-в Мякисало, 61.6683° с.ш., 31.0364° в.д.). Были обнаружены только личинки *I. ricinus*, которые паразитировали исключительно на европейской рыжей полевке (*Myodes glareolus* Schreb.) в августе — в период сбора мелких млекопитающих. Численность клеща на фазе личинки была низкой во всех местах сбора. При проведении многолетних сборов эк-

**Таблица 4.** Пункты обнаружения *Ixodes ricinus* на собаках, кошках и людях (2008—2017 гг.)

Пункты (координаты)	Года и даты сбора	Ixodes ricinus
	Юго-западная агроклиматическая зона	
Сортавальский р-н		
г. Сортавала* (61.7058° N 30.6975 E)	Август-сентябрь 2010	8 самок
Питкярантский р-н	·	
пос. Ляскеля (61.7621° N 31.0108° E)	11.06.2010	1 самка
о. Мякисало, (61.6724° N 31.0295° E)	Июль 2011	2 самки, 2 самца
	Южная агроклиматическая зона	
Медвежьегорский р-н		
1. Жарниково (62.0551° N 35.2099° E)	Июнь 2010	1 самка
о. Южный Олений (62.0492° N 35.355° E)	04.08.2014	2 самки
Городской округ г. Петрозаводск	1	
г. Петрозаводск*	Июнь 2010	2 самки
(61.7687° N 34.3403° E)	Июль 2010	2 самки
	Август 2010	1 самка
<b>Тряжинский р-н</b>	·	
ı. Чална 61.9045° N 34.1624° E)	14.08.2010	1 самка
	Северная агроклиматическая зона	
Городской округ г. Костомукша		
с. Костомукша 64.5710° N 30.5767° E)	2011	1 самка
1. Толлорека (64.8902° N 30.5301° E)	2008, 2009	2 самки
Калевальский р-н	1	
пос. Калевала (65.2003° N 31.1873° E)	10.08.2015	1 самка
д. Юшкозеро (64.7452° N 32.0998° E)	15.07.2015	1 самка

<sup>\*</sup> Клещи предоставлены ветеринарными клиниками (г. Сортавала, г. Петрозаводск).

топаразитов мелких млекопитающих в Кижском шхерном р-не единственная личинка была обнаружена только в августе 2013 г. на о-в М. Леликовский. В 2015 г. две личинки (встречаемость 7%, индекс обилия 0.07) были отмечены на мелких млекопитающих в пос. Лумиваара (Лахденпохский р-н). На о-в Мякисало Питкярантского р-на при проведении исследований в 2012 и 2013 гг. собраны 4 личинки *I. ricinus*, встречаемость и индекс обилия составили 5% и 0.05 соответственно.

Таким образом, наиболее высокие показатели численности *I. ricinus* зафиксированы на территории юго-западной агроклиматической зоны (численность 0.77 на фл-км). В Лахденпохском р-не, где клещ расселился повсеместно, численность в июне—августе на маршрутах варьировала от 0.3 до 2.7 экз. на фл-км. Эти значения обилия клеща были самыми высокими относительно других районов юго-западной агроклиматической зоны. В южной агроклиматической зоне численность клеща была значительно ниже, чем в юго-запад-

ной. В целом, в весенне-летний период наблюдалось повышение активности клеща к августу, что хорошо иллюстрируется данными по численности в двух районах юго-западной агроклиматической зоны.

#### ОБСУЖЛЕНИЕ

В результате многолетних маршрутных исследований, проведенных на территории республики Карелия, нам удалось установить определенные изменения в распространении и численности клеща *I. ricinus* относительно начального периода изучения в 1950-е гг.

Карелия является географической зоной, где проходят северная и восточная границы ареала лесного клеща по территории России. Широтная (северная) граница распространения *I. ricinus* в регионе во времени оказалась более стабильной. В отличие от Швеции (Lindgren et al., 2000; Jaenson et al., 2012) и Финляндии (Laaksonen et al., 2017), мы не отмечаем продвижения на север I. ricinus при сравнении с данными 1950-х. Наиболее северные точки сбора клеща на флаг с растительности были расположены чуть севернее 62° с.ш. Единичные находки клеща на домашних животных севернее широты, где возможно его развитие, можно отнести к категории случайных заносов. Обнаружение взрослых клещей на значительном расстоянии от границ его ареала, может быть связано с транспортировкой нимф  $I.\ ric$ inus птицами во время их весенних перелетов (Hasle et al., 2009; Movila et al., 2013; Ciebiera et al., 2019), а также с заносом домашними животными при их перевозке из южных районов (Коренберг и др., 2013).

Долготная граница более лабильна и зависит в значительной степени от характера лесонасаждений и орографических особенностей региона. В настоящий период очаги обитания клеща частично поменяли свою локализацию. Так же как и в начальный период изучения иксодовых клещей в Карелии, основные очаги массового обитания были сосредоточены в юго-западной агроклиматической зоне. В первую очередь это касается Лахденпохского р-на, где нам удалось показать практически повсеместное распространение на этой территории *I. ricinus* с наиболее высокими показателями численности относительно остальных районов. Территории Сортавальского и Питкярантского районов стали зонами симпатрии I. ricinus и I. persulcatus с явным доминированием таежного клеща. Существенное влияние на численность и распространение лесного клеща оказывает и деятельность человека. Являясь умеренно гигрофильным видом, I. ricinus заселяет осветленные и более прогреваемые леса. Ранее А.С. Лутта было показано, что в Карелии лесной европейский клещ часто встречается в сравнительно молодых лиственных лесах, которые благодаря повторным выборочным рубкам леса сильно изреживаются, в них появляются поляны, а травяной покров составляет смесь луговых, лесных и сорных форм. Такие участки леса связаны с деятельностью человека, они очищаются и местами приобретают парковый характер (Лутта и др., 1954, 1959, 1959а; Лутта, 1976).

За весь период настоящих исследований мы не отмечали нимф лесного клеща ни при учетах клещей на флаг, ни при осмотре мелких млекопитающих. Отсутствие нимф на мелких млекопитающих связано с низкой численностью *I. ricinus* в районе исследования.

В настоящее время для европейского лесного клеша в Карелии характерны сокрашение общей территорией распространения, неравномерность расселения и низкая численность. В целом, оптимальные условия обитания для клеща ограничиваются юго-западной агроклиматической зоной и, в большей мере, территорией Лахденпохского р-на, где этот вид был распространен и ранее. За несколько десятилетий сильные изменения границ ареала клеща коснулись как зон его одиночного, так и совместного обитания с таежным клещом. Уменьшились территории одиночного обитания *I. ricinus* в западных и симпатрии в центральных районах южной зоны, а также увеличились территории их совместного обитания в югозападной агроклиматической зоне (Питкярантский и Сортавальский районы).

Существенное влияние на снижение численности европейского лесного клеща в Карелии могло оказать антропогенное воздействие: сокращение площадей местообитаний, оптимальных для развития клеща, и уменьшение поголовья крупного рогатого скота. В перспективе можно ожидать незначительное (мозаичное) продвижение клеща в восточном направлении и снижение численности в зонах его обитания.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю признательность своим коллегам Г.Г. Каргановой, О.А. Беловой, И.С. Холодилову, Л.В. Гмыль (ФНЦИРИП имени М.П. Чумакова РАН, Москва) и А.В. Коросову (ПетрГУ, Петрозаводск) за участие в многолетних совместных экспедиционных исследованиях. Особую благодарность мы выражаем Э.И. Коренбергу (ФГБ БЦ НИЦЭМ имени Н.Ф. Гамалеи) за ценные советы и полезные комментарии к рукописи статьи.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0075).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., 2013. Распространение и численность Ixodes persulcatus и I. ricinus (Acari: Ixodidae) на территории Карелии // Материалы международной конф. "Фундаментальные и прикладные аспекты изучения паразитических членистоногих в XXI веке" памяти члена-корреспондента РАН Ю.С. Балашова. СПб. С. 34—35.
- Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., 2017. Видовой состав, распространение основных переносчиков и эпидемиологическая ситуация по клещевому энцефалиту в Республике Карелия // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. № 1. С. 13—20.
- Бобровских Т.К., 1989. Иксодовые клещи (подсемейство Ixodinae) Карелии. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР. 85 с.
- Бугмырин С.В., Беспятова Л.А., Котовский Н.Ю., Иешко Е.П., 2016. Видовой состав и численность иксодовых клещей (Асагі: Іхоdіdae) в г. Петрозаводске (Республика Карелия, Россия) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. № 3. С. 67—75. https://doi.org/10.17076/bg225
- Бугмырин С.В., Беспятова Л.А., Мартьянов Р.С., 2014. Распространение и численность иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) на островах Кижского архипелага // Труды Карельского научного центра РАН. № 2. С. 119—125.
- *Коренберг Э.И.*, 1979. Биохорологическая структура вида (на примере таежного клеща). М.: Наука. 66 с.
- Коренберг Э.И., 1985. Границы ареала и его тип // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Отв. ред. Филиппова Н.А. Л.: Наука. С. 188—193.
- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С., 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М. 463 с.
- Лутта А.С., 1976. 25 лет арахноэнтомологических исследований в Карелии // Паразитологические исследования в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 4—20.
- Лутта А.С., Хейсин Е.М., Шульман Р.Е., 1954. К распространению и экологии иксодовых клещей в КФССР// Ученые записки Карело-Финского университета. Т. 5. Вып. 3. С. 57—87.
- Лутта А.С., Хейсин Е.М., Шульман Р.Е., 1959. К распространению иксодовых клещей в Карелии // Вопросы паразитологии Карелии. Труды Карельского Филиала Академии Наук СССР. Вып. XIV. С. 72—83.
- Лутта А.С., Хейсин Е.М., Шульман Р.Е., 1959а. Иксодовые клещи КАССР и меры борьбы с ними. Петрозаводск: Гос. изд. Карельской АССР. 68 с.
- Оленев Н.О., 1934. Северные границы распространения клещей Іхоdoidea на материках земного шара // Известия АН СССР. № 2-3. С. 367-388.
- Оленев Н.О., 1939. К изучению клещей *Ixodes* Северо-Запада СССР // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. Т. 8. № 3. С. 321—322.
- Померанцев Б.И., 1948. Географическое распространение клещей Ixodoidea и состав их фаун в палеаркти-

- ческой области // Труды ЗИН АН СССР. Т. 7. C. 132–148.
- Романов А.А., 1961. О климате Карелии. Петрозаводск: Гос. изд. Карельской АССР. 140 с.
- Филиппова Н.А., 1977. Иксодовые клещи подсеем. Ixodinae. (В серии: Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4. Вып. 4). Л.: Наука. 396 с.
- Хейсин Е.М., 1950. К вопросу о северной границе распространения клещей *Ixodes ricinus* и *I. persulcatus* в Карело-Финской ССР // Зоологический журнал. Т. 29. № 6. С. 572—574.
- Alfredsson M., Olafsson E., Eydal M., Unnsteinsdottir E.R., Hansford K., Wint W., Alexander N., Medlock J.M., 2017. Surveillance of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae) in Iceland // Parasites & Vectors. V. 10. 466. https://doi.org/10.1186/s13071-017-2375-2
- Bugmyrin S., Bespyatova L., Kaushinis T., 2020. Ticks (Acari: Ixodidae) in Karelia. Version 1.1. Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset https://doi.org/accessed via GBIF.org on 2020-02-24 https://doi.org/10.15468/80jqdg
- Bugmyrin S.V., Bespyatova L.A., Korotkov Y.S., Burenkova L.A., Belova O.A., Romanova L.Yu., Kozlovskaya L.I., Karganova G.G., Ieshko E.P., 2013. Distribution of Ixodes ricinus and I. persulcatus ticks in southern Karelia (Russia) // Ticks and Tick-borne Diseases. V. 4. № 1–2. P. 57–62.
  - https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2012.07.004
- Ciebiera O., Jerzak L., Nowak-Chmura M., Bocheński M., 2019. Ticks (Acari: Ixodida) on birds (Aves) migrating through the Polish Baltic coast // Experimental and Applied Acarology. V. 77. № 2. P. 241–251. https://doi.org/10.1007/s10493-019-00341-z
- Hasle G., Bjune G., Edvardsen E., Jakobsen C., Linnehol B., Røer J.E., Mehl R., Røed K.H., Pedersen J., Leinaas H.P., 2009. Transport of Ticks by Migratory Passerine Birds to Norway // Journal of Parasitology. V. 95. № 6. P. 1342—1351. https://doi.org/10.1645/GE-2146.1
- Hvidsten D., Frafjord K., Gray J.S., Henningsson A.J., Jenkins, Kristiansen B.E., Lager M., Rognerud B., Slåtsve A.M., Stordal F., Stuen S., Wilhelmsson P., 2020. The distribution limit of the common tick, Ixodes ricinus, and some associated pathogens in north-western Europe // Ticks and Tick-borne Diseases. V. 11. № 4. 101388. https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2020.101388
- Jaenson T.G., Jaenson D.G., Eisen L., Petersson E., Lindgren E., 2012. Changes in the geographical distribution and abundance of the tick *Ixodes ricinus* during the past 30 years in Sweden // Parasites Vectors. V. 5. 8. https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-8
- Laaksonen M., Sajanti E., Sormunen J.J., Penttinen R., Hänninen J., Ruohomäki K., Sääksjärvi I., Vesterinen E.J., Vuorinen I., Hytönen J., Klemola T., 2017. Crowdsourcingbased nationwide tick collection reveals the distribution of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* and associated pathogens in Finland // Emerging Microbes & Infections. V. 6. e31.
  - https://doi.org/10.1038/emi.2017.17
- Lindgren E., Tälleklint L., Polfeldt T., 2000. Impact of climatic change on the northern latitude limit and popula-

tion density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus //* Environmental Health Perspectives. V. 108.  $\mathbb{N}_2$  2. P. 119–123.

https://doi.org/10.1289/ehp.00108119

Movila A., Alekseev A.N., Dubinina H.V., Toderas I., 2013. Detection of tick-borne pathogens in ticks from migra-

tory birds in the Baltic region of Russia // Medical and Veterinary Entomology. V. 27. № 1. P. 113–117. https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2012.01037.x

Shorthouse D.P., 2010. Simple Mappr, an online tool to produce publication-quality point maps. [Retrieved from https://www.simplemappr.net. Accessed May 15, 2020]

# ON THE DISTRIBUTION OF THE CASTOR BEAN TICK, *IXODES RICINUS* (ACARINA, IXODIDAE), IN THE REPUBLIC OF KARELIA, RUSSIA

L. A. Bespyatova<sup>1, \*</sup>, S. V. Bugmyrin<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia
\*\*e-mail: gamasina@mail.ru
\*\*e-mail: sbugmvr@mail.ru

The ixodid ticks, *Ixodes ricinus* (L. 1758) and *I. persulcatus* Sch. 1930, are the main vectors of tick-borne encephalitis and Lyme disease pathogens in Karelia. As the outlines of the natural source areas of these infections fully coincide with the distributions of taiga and castor bean ticks, research into the patterns of their spatial distribution is of high relevance. The results of long-term studies based on transect surveys presented here point to changes in the distribution and abundance of *I. ricinus* compared to the 1950's. Overall, the geographical distribution of the castor bean tick in Karelia is presently characterized by a reduction in its distribution area, an uneven distribution, and low numbers. In general, the optimal conditions for the life of this species are limited to the southwestern agroclimatic zone (to a large extent, the territory of the Lahdenpohsky Administrative District), where it also lived in the past. Changes in the occurrence of *I. ricinus* are seen both in its non-shared and sympatric (with the taiga tick *I. persulcatus*) habitats. Areas occupied by the castor bean tick alone in the western and sympatries in the central parts of the southern zone have shrank, while co-habitation areas in the southwestern agroclimatic zone (Pitkärantsky and Sortavalsky districts) have grown.

Keywords: ticks, Ixodes ricinus, Ixodes persulcatus, geographic distribution, abundance, small mammals, agroclimatic zone, northern range limit

УДК 595.7(021)

## ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (COLEOPTERA), СВЯЗАННЫЕ С КСИЛОТРОФНЫМИ ГРИБАМИ РОДА *TRAMETES* FR. (BASIDIOMYCETES, POLYPORALES) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2021 г. Б. В. Красуцкий\*

Челябинский государственный университет, Челябинск, 454001 Россия
\*e-mail: boris\_k.63@mail.ru
Поступила в редакцию 30.05.2020 г.
После доработки 23.11.2020 г.
Принята к публикации 25.11.2020 г.

Выявлено 39 видов жуков из 25 родов и 13 семейств, связанных с 6 видами базидиальных дереворазрушающих грибов рода *Trametes* Fr. (*T. gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. pubescens*, *T. suaveolens*, *T. versicolor*) на Южном Урале. Доминирующими обитателями этих грибов являются *Octothemnus glabriculus*, *Sulcacis nitidus*, *Cis hispidus*, *C. setiger*, *C. boleti* (Ciidae), *Tritoma subbasalis* (Erotylidae) и *Orchesia fusiformis* (Melandryidae). Установлены закономерности заселения плодовых тел в процессе изменения их физиологического состояния и в зависимости от степени разрушенности; показано существенное различие состава комплекса обитателей живых и мертвых базидиом. Под корой деревьев, в белых гнилях древесины и в мицелиальном слое грибов рода *Trametes* в связи с ними и другими видами грибов (в том числе аскомицетами и дейтеромицетами) развиваются *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum*, *C. histeroides* (Cerylonidae), *Rhizophagus dispar*, *Rh. parvulus* (Monotomidae), *Cucujus haematodes* (Cucujidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Dircaea quadriguttata* и *Orchesia fasciata* (Melandryidae).

*Ключевые слова:* ксилотрофные базидиомицеты, *Trametes*, жесткокрылые, взаимоотношения, пищевые преферендумы, микросукцессии

DOI: 10.31857/S0044513421070060

Представленная работа является частью многолетних исследований по фауне, биологии и экологии жесткокрылых (Coleoptera), связанных с ксилотрофными базидиальными грибами (Ваsidiomycetes, Hymenomycetidae) Урала и Западной Сибири, главные результаты которой опубликованы ранее (Красуцкий, 1990, 1994, 1995, 1996, 1996a, 1997, 1997a, 2000, 2001, 2005, 2007, 2007a, 2010, 2013, 2013а, 2014, 2016, 2018). На территории Южного Урала эти исследования выполняли с 1990 г. по настоящее время в Ильменском заповеднике, Аршинском, Ашинском, Карагайском, Нязепетровском, Серпиевском, Троицком, Уйском, Черноборском заказниках, в окрестностях г. Челябинска (Городской и Каштакский боры), в Аргаяшском, Аргазинском, Брединском, Верхнеуральском, Каслинском, Кизильском, Красноармейском, Кунашакском, Нагайбакском, Сосновском, Катав-Ивановском и Чебаркульском р-нах (рис. 1).

В этой статье мы обсуждаем состав и структуру мицетофильного сообщества грибов рода *Trametes* Fr. (Polyporales, Polyporaceae) — широко распространенных и активно заселяемых насекомы-

ми на Южном Урале и в других регионах (Компанцев, 1984; Красуцкий, 2005, 2016; Nikitsky, Schigel. 2004). Для микобиоты России указано 9 видов грибов этого рода (Бондарцева, 1998), для Южного Урала – 7-9 видов (Степанова-Картавенко, 1967; Kotiranta et al., 2005). Нами исследовано 6 наиболее обычных видов: Trametes gibbosa (Pers.) Fr., T. hirsuta (Wulf.: Fr.) Pil., T. ochracea (Pers.) Gilbn. et Ryv., T. pubescens (Schumm.: Fr.) Pil., T. suaveolens (Fr.) Fr., T. versicolor (L.: Fr.) Pil. Все представители рода трофически связаны с лиственными породами деревьев (береза, осина, липа, ольха, ясень, рябина, ильм, черемуха, ива, яблоня и др.), как исключение могут встречаться на некоторых хвойных (сосна, лиственница, ель), вызывают белую гниль (Бондарцева, 1998).

#### КРАТКИЙ ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ ГРИБОВ РОДА *TRAMETES* В РОССИИ

Первые обширные и систематизированные сведения о жесткокрылых, связанных с грибами, мы находим в работе Беника (1952), в которой для

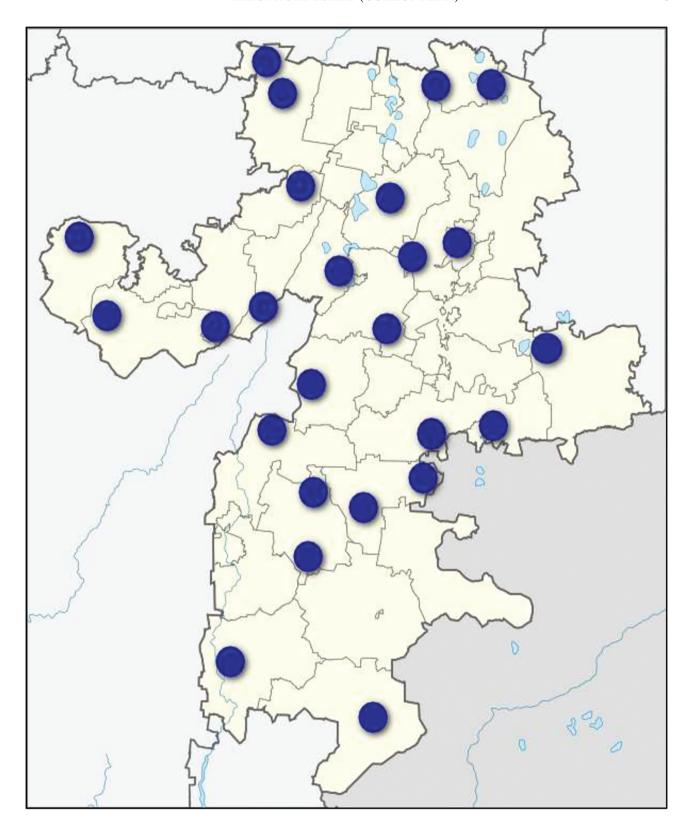


Рис. 1. Места проведения исследований на территории Челябинской обл.

Средней Европы указано более 1100 мицетофильных видов жуков, для грибов рода *Trametes* названо 68 видов жуков из 14 семейств, а из них в качестве мицетобионтов (т.е. облигатно связанных с грибами видов по терминологии Л. Беника) — 34 вида из 6 семейств.

В 1975 г Яблоков-Хнзорян (Jablokoff-Khnzorian, 1975), проводя ревизию жуков-грибовиков Палеарктики, характеризует их связи с ксилотрофными грибами и указывает на развитие ряда видов (Aulacochilus sibiricus Rtt., A. luniferus Guer., Dacne maculata Chûjô, Tritoma niponensis (Lew.)) в грибах рода Trametes, преимущественно, T. hirsuta, T. versicolor.

Компанцев (1982) на основе оригинальных материалов с территории европейской части России, Кавказа и Дальнего Востока показал, что личинки ряда видов жуков-грибовиков (Erotylidae) являются характерными обитателями плодовых тел грибов рода *Trametes*. В Костромской обл. в плодовых телах *T. hirsuta*, *T. ochracea* и *T. versicolor* он отмечает, кроме грибовика *Tritoma bipustulata* (F.) (Erotylidae), 9 видов семейства Ciidae (Компанцев, 1984).

Компанцева (1987) приводит сведения о трех видах мицетофильных чернотелок (Tenebrionidae), развитие которых может быть связано с грибами рода *Trametes*.

- В "Определителе насекомых Дальнего Востока" (1992) содержатся данные о связях некоторых жесткокрылых с конкретными грибами. Так, Криволуцкая (1992) в качестве пищевых объектов жуков-грибовиков называет некоторые грибы рода *Trametes* (= *Coriolus*). Никитский (1992) указывает, что тетратомиды *Pisenus insignis* (Rtt.) (Tetratomidae) развиваются в грибах *Trametes* (= *Coriolus*) spp., а тенелюб *Orchesia fusiformis* (Sols.) (Melandryidae) — в *Trametes pubescens*. Никитский и Компанцев (1995) сообщают о развитии отдельных видов грибовиков в грибах *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. versicolor* и *T. suaveolens*.
- В Беларуси на доминирующих видах рода *Trametes* (*T. gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. versicolor*) Цинкевич (2004) выявил 20 видов жесткокрылых из 7 семейств, 10 из которых Ciidae.
- В фундаментальной работе Рейбница (Reibnitz, 1999) по циидам Германии детально рассмотрен комплекс обитателей 5 видов рода Trametes (T. hirsuta, T. gibbosa, T. ochracea, T. suaveolens, T. versicolor). В общей сложности зарегистрировано 16 видов трутовиковых жуков из 5 родов, предложена шкала их встречаемости по 16 выделенным районам (Reibnitz, 1999). Закономерности заселения трутовиковыми жуками грибов Trametes ochracea в Финляндии изучены Комоненом (Котопеп, 2008). Для многих мицетофильных видов, заселяющих в Великобритании и Ирландии разрушающуюся древесину, названы в том числе

грибы, в которых происходит развитие личинок. Так, из 13 видов трутовиковых жуков этого списка в грибах рода *Trametes* отмечены 6 (Alexander, 2002).

На территории европейской части России (Московская, Ярославская обл., Республика Карелия, Кольский п-ов, Республика Коми, Крым), отчасти на Полярном (ст. Красный Камень) и Приполярном Урале (хребет Северные Малды) изучены ксило-мицетофильные жуки более 250 видов базидиомицетов, аскомицетов и дейтеромицетов, а также более 30 видов миксомицетов (Никитский и др., 1996; Никитский, Татаринова, 2003; Власов, Никитский, 2015; Nikitsky, Schigel, 2004; Schigel, 2004, 2005, 2006, 2009, 2011, 2011a). В итоге для грибов рода Trametes (T. cervina, T. gibbosa, T. hirsuta, T. ochracea, T. pubescens, T. suaveolens, T. velutina, T. versicolor) указано свыше 37 видов жуков из 7 семейств. В качестве типичных их обитателей названы 10 видов трутовиковых жу-KOB: Cis boleti, C. comptus, C. fissicornis, C. jacquemarti, C. micans (F.), C. rugulosus Mel., Octotemnus glabriculus, Sulcacis nitidus, S. fronticornis, Wagaicis wagai, 2 вида грибовиков – Tritoma bipustulata, T. subbasalis, 1 вид тенелюбов — Orchesia fusiformis и несколько видов стафилинид (Staphylinidae).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили жуки, собранные с поверхности и из толщи 2320 базидиом грибов рода *Trametes* и из 38 прилежащих к ним участков субстрата (коры и древесины).

В зависимости от физиологического состояния плодовых тел мы различали следующие стадии их существования:

1 стадия — плодовые тела живые, растущие и на стадии спороношения, обычно без повреждений;

2 стадия — плодовые тела полностью закончили рост, спороношение и начинают отмирать. В конце этой стадии нередко уже заметны незначительные повреждения (до 25% объема);

- 3 стадия плодовые тела мертвые, средней степени разрушенности (до 50% объема), но еще сохраняют структурные свойства;
- 4 стадия плодовые тела мертвые, сильной или почти полной степени разрушенности (более 75% объема). Повреждены все части базидиом, и они утрачивают присущие им структурные свойства. В конце 4 стадии процесс деструкции заканчивается и начинается минерализация остатков плодовых тел, попавших в подстилку.

Пищевые связи имаго и личинок жуков изучали как в природе, так и в лабораторных условиях с использованием, преимущественно, адаптированных садковых методик (садками послужили завязанные сверху марлей стеклянные стаканы,

на дно которых насыпали слегка увлажненные древесные опилки). Наблюдали за особенностями питания личинок, отмечали их локализацию в определенных частях базидиом (трама, гимениальный слой) и успешность развития, т.е. достижение имагинальной стадии. Взрослые жуки вывелись во всех садках. Небольшие фрагменты плодовых тел без видимых повреждений (полагали, что в них могли быть отложены яйца насекомых) помещали в пронумерованные алюминиевые стаканчики, которые ставили в темное место и в течение 3—4 месяцев периодически проверяли, выбирая появившихся жуков.

Заселенность грибов определяли отношением числа заселенных плодовых тел к общему их числу во взятой выборке. С учетом этого показателя в наших работах мы выделяли группы не заселяемых, слабо заселяемых (до 25% заселенных плодовых тел), умеренно заселяемых (от 25 до 50%), активно заселяемых (от 50 до 75%) и чрезвычайно активно заселяемых (более 75%) грибов (Красуцкий, 2005).

При описании характера взаимоотношений насекомых с грибами учитывали следующие признаки (Красуцкий, 1994, 2005, 2007, 2010; Яковлев, 1966, 1994):

- 1) Степень экологической специализации критерий, учитывающий общий характер связей жуков с грибами на всех стадиях их жизненного цикла. В соответствии с этим критерием выделяли следующие две крупные группы: специализированные мицетобионты—мицетофаги— живут и развиваются только или главным образом в (на) грибах (их базидиомах) и эврибионты— могут заселять различные среды или субстраты (почва, подстилка, древесина, пни, дупла и т.д.), в том числе и плодовые тела грибов.
- 2) Особенности образа жизни личинок и имаго. В соответствии с этим критерием выделяли открытоживущие формы обитают и развиваются на поверхности плодовых тел и скрытноживущие формы заселяют толщу базидиом. При этом все найденные за время проведения наших исследований на Урале и в Западной Сибири виды являются типичными мицетофагами; полные мицетофаги и мицетосапрофаги в этой группе отсутствуют (Красуцкий, 2005, 2006, 2007, 2010, 2016).
- 3) Пищевые связи насекомых с грибами и друг с другом в течение всего их жизненного цикла. Выделены следующие подгруппы:

Подгруппа облигатные мицетофаги — питаются исключительно грибами независимо от того, в какой среде они обитают. Многие мицетофаги живут и развиваются в плодовых телах грибов и, таким образом, являются специализированными мицетобионтами; вместе с тем большое число насекомых живут в других субстратах (почва, подстилка, древесина, труха дупел и т.п.), но при

этом питаются только грибным веществом (обычно характерно питание их мицелием и спорами) (Аксентьев, Участнова, 1986; Красуцкий, 2005).

По типу мицетофагии в подгруппе облигатных мицетофагов выделены три группировки жуков:

*Типичные мицетофаги* — используют только живое вещество грибов (плодовые тела, мицелий, споры);

Mицетосапрофаги — развиваются в мертвых тканях грибов (плодовых тел);

*Полные мицетофаги* — способны использовать в пищу как живые, так и мертвые грибные ткани.

Подгруппа миксофаги — совмещают (обязательное условие) различные типы питания, один из которых — мицетофагия. Возможны самые разнообразные сочетания типов питания: ксиломицетофагия, сапро-мицетофагия, сапро-ксиломицетофагия, детритофагия и мицетофагия, некрофагия и мицетофагия. В энтомокомплексах ксилотрофных грибов миксофаги чаще всего являются обитателями древесины и подкорного пространства деревьев, пораженных трутовиками и другими грибами.

Подгруппа факультативные (частичные) мицетофаги — используют грибы не как один из основных источников пищи, а лишь как дополнительный источник пищи, поэтому их связи с грибами не постоянны, часто ограничиваются кратковременными трофическими контактами, как правило, не приводящими к выраженной топической специализации. Частичные мицетофаги обычно являются членами ксилофильного сообщества или представителями комплекса герпетобионтов.

Подгруппа хищники, паразиты и некрофаги — охотятся на обитателей грибов, паразитируют на них или поедают их трупы. Проникают в плодовые тела из древесины или из почвы (подстилки). Специализированных мицетобионтов мало.

По широте трофических связей среди специализированных мицетобионтов-мицетофагов выделены полифаги, олигофаги и монофаги.

*полифаги* — заселяют грибы, относящиеся к разным порядкам и даже к разным классам;

*олигофаги* — трофически связаны с грибами одного семейства или порядка;

*монофаги* — связаны в питании с грибами одного вида или рода.

Еще одна небольшая группа — *случайные посе- тители*. Это жуки (преимущественно, имаго), находки которых единичны, и те виды, связи которых с грибами (их обитателями) на данный момент времени не выяснены.

Для анализа пищевых связей жуков-мицетофагов с грибами (в том числе с грибами рода *Trametes*) разработан простейший коэффициент предпочтения, отражающий долю участия конкретного вида гриба в общем пищевом рационе насекомых. Так, если жук N развивается за счет питания 5 видами грибов — A, B, C, D, E, то коэффициент предпочтения им гриба A будет:

$$K_n = N(A) = \frac{A}{(A+B+C+D+E)},$$

где значения A, B, C, D, E соответствуют количеству плодовых тел, заселяемых жуком N.

В отличие от коэффициента верности местообитанию (Ердаков и др., 1978), индекса биотопической приуроченности (Песенко, 1982), гостально-топического индекса (Богданов и др., 2006) и других близких показателей, мы делали акцент на трофике жуков без учета численности насекомых; т.е. оценивали специфику питания по факту присутствия личинок в плодовых телах конкретных видов грибов.

Количественные данные о пищевых связях даже в таком упрощенном представлении могут стать основой для более глубокого изучения структуры пищевых сетей в мицетофильном сообществе, когда мы рассматриваем, с одной стороны, множество видов насекомых-мицетофагов (и их хищников и паразитов), с другой — множество видов грибов (и обитателей грибов), с которыми они обнаруживают самые тесные связи. В зарубежной литературе уже давно проработаны вопросы детального анализа трофики (Elton, 1927) и установления неслучайного характера парных взаимодействий и взаимодействий более высокого порядка (Paine, 1988; Orledge et al., 2005).

#### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

Заселенность грибов рода *Trametes* жуками высока и находится в диапазоне от 93 (*T. pubescens*, *T. versicolor*) до 100% (*T. gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. suaveolens*). Таким образом, эти грибы, наряду с некоторыми другими видами семейства Polyporaceae, например, *Pycnoporus cinnabarinus* (Jacq.: Fr.) P. Karst. и *Lenzites betulina* (L.: Fr.) Fr., являются чрезвычайно активно заселяемыми.

С грибами рода *Trametes* на Южном Урале связаны 39 видов жесткокрылых из 25 родов и 13 семейств (табл. 1). Доминирующими обитателями их плодовых тел являются Ciidae, из них наиболее обычны и многочисленны *Sulcacis nitidus* и *Octothemnus glabriculus*, несколько реже встречается *Cis boleti* и ряд других видов рода *Cis* (Latr.) (рис. 2). Встречаемость представителей остальных семейств относительно низка; из их числа следует назвать грибовиков *Dacne bipustulata*, *Tritoma subbasalis* (Erotylidae), блестянок *Epuraea variegata* (Nitidulidae), некоторых жуков-скрытников (Latridiidae), стафилинид рода *Scaphisoma* Leach. (Staphylinidae) и тенелюбов *Orchesia fusiformis* (Melandryidae). Очень редки в (на) плодовых телах коротко-

надкрылые Acrulia inflata, Cilea silphoides. Oxyporus maxillosus, Lordithon lunulatus, L. trimaculatus, Sepedophilus bipustulatus (Staphylinidae), Anisotoma axillaris (Leiodidae), Ampedus pomonae (Elateridae), грибоеды Мусеторнадия рісеия, М. quadripustulatus (Мусеторнадідае), обнаруженные только на стадии имаго. В мицелиальном слое грибов под корой березы и осины иногда развиваются гладкотелы рода Cerylon Latr. (Cerylonidae), монотомиды Rhizophagus dispar, Rh. parvulus (Monotomidae), узкотелка Bitoma crenata (Colydiidae) и тенелюбы Dircaea quadriguttata и Orchesia fasciata (Melandryidae).

Динамику энтомокомплекса при изменении состояния и степени разрушения плодовых тел (микросукцессии) отражает схема на рис. 3.

На растущих, живых, спороносящих грибах жуки редки и встречаются только во взрослой стадии. Доминируют стафилиниды Scaphisoma agaricinum, S. inopinatum, S. bipustulatus, довольно обычны скрытники Enicmus rugosus, Stephostethus pandellei, иногда Enicmus fungicola, могут встречаться лейодиды A. axillaris, гладкотелы Cerylon ferrugineum, C. histeroides и монотомиды Rh. parvulus.

Формирование комплекса разрушителей плодовых тел наиболее активно происходит на 2 стадии, когда в массе появляются трутовиковые жуки Cis boleti, C. comptus, C. fissicornis, C. hispidus, C. setiger, O. glabriculus, S. affinis, несколько реже C. jacquemarti, S. fronticornis. В это же время поселяются грибовик D. bipustulata и тенелюб O. fusiformis. Жуки-грибоеды M. piceus, очень редко M. quadripustulatus, на стадии имаго проходят лишь дополнительное питание, но не развиваются в этих грибах.

Основной комплекс обитателей приурочен к мертвым плодовым телам 3 стадии, когда в большом числе встречаются Сііdae, проходящие весь жизненный цикл в грибах. Лимитирующим фактором для развития подавляющего большинства циид являются высокая влажность субстрата, ослизнение и плесневение плодовых тел. Кроме вышеперечисленных жуков семейства Сііdae, здесь развиваются уже упомянутые Erotylidae и Melandryidae, которые совместно с трутовиковыми жуками доводят плодовые тела почти до полного разрушения.

В мертвых, сильно разрушенных, влажных и обычно заплесневелых базидиомах (4 стадия) могут поселяться скрытники *Latridius consimilis*, *S. pandellei*, стафилиниды *A. inflata*, *C. silphoides* и блестянки *E. variegata*.

Насекомые, характерные для 1 стадии, не участвуют в деструкции плодовых тел; многих из них привлекает обилие пищи в виде грибных спор, являющихся богатым источником азота. Попутно они разносят споры, способствуя расселению грибов в новые субстраты, что, возможно,

Таблица 1. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с грибами рода Trametes (Polyporales), на Южном Урале

Семейства и виды жуков	(	Встречаемо % заселенны	сть жуков в х плодовых т			
·	gibb	hir	ochr	pub	suav	ver
I. Staphylinidae						
1. Scaphisoma agaricinum (L.)*	ед.	+	2.27	+	_	1.74
2. Scaphisoma inopinatum (Lobl)*	+	1.42	2.72	+	+	3.04
3. Acrulia inflata (Gyll.)*	ед.	_	_	_	_	ед.
4. Cilea silphoides (L.)*	_	_	_	_	_	ед.
5. Oxyporus maxillosus (F.)*	ед.	_	+	_	_	+
6. Lordithon lunulatus (L.)*	+	_	+	_	_	+
7. Lordithon trimaculatus (F.)*	ед.	_	ед.	_	_	_
8. Sepedophilus bipustulatus (Oliv.)*	+	+	+	ед.	_	+
II. Leiodidae						
9. Anisotoma axillaris Gyll.*	_	+	_	_	_	_
III. Elateridae						
10. Ampedus pomonae (Steph.)*	_	_	_	_	_	ед.
IV. Cerylonidae						
11. Cerylon deplanatum Gyll.**	_	_	ед.	_	_	ед.
12. Cerylon ferrugineum Steph.**	_	+	+	_	_	+
13. Cerylon histeroides (F.)**	ед.	_	_	_	_	ед.
V. Cucujidae						
14. Cucujus haematodes (Er.)**	_	_	_	_	_	ед.
VI. Erotylidae						
15. Dacne bipustulata (Thunbg.)	+	8.57	2.72	+	_	2.90
16. Tritoma subbasalis (Rtt.)	_	_	_	_	_	1.30
VII. Latridiidae						
17. Enicmus fungicola Thoms.*	ед.	ед.	ед.	_	_	ед.
18. Enicmus rugosus (Herbst.)*	2.50	2.85	1.36	1.70	_	2.60
19. Latridius consimilis (Mannh.)	ед.	5.00	1.36	1.70	_	1.30
20. Stephostethus pandellei (Bris.)*	_	_	_	_	2.40	ед.
VIII. Nitidulidae						
21. Epuraea variegata (Herbst.)	2.50	3.33	4.18	2.85	1.42	2.60
IX. Monotomidae						
22. Rhizophagus dispar (Pk.)**	_	_	_	_	_	+
23. Rhizophagus parvulus (Pk.)**	_	+	+	+	_	1.20
X. Ciidae						
24. Cis boleti (Scop.)	41.25	28.50	46.36	52.85	37.14	33.89
25. Cis comptus (Gyll.)	17.50	15.00	22.27	20.00	17.14	20.33
26. Cis fissicornis (Mel.)	12.50	12.85	28.78	8.33	21.42	14.50
27. Cis hispidus (Gyll.)	26.25	8.57	11.36	15.00	30.00	26.44
28. Cis jacquemarti (Mel.)	_	6.42	_	_	_	8.64
29. Cis setiger (Oliv.)	18.75	10.71	10.75	2.85	42.85	26.77
30. Octothemnus glabriculus (Gyll.)	76.25	71.43	67.27	68.33	21.42	55.93
31. Rhopalodontus strandi (Lonse)*	_	_	+	+	+	+
32. Sulcacis nitidus (F.)	100.00	90.00	77.72	91.67	94.28	82.60
33. Sulcacis fronticornis (Pz.)	21.25	9.28	10.75	3.33	_	10.51

Таблица 1. Окончание

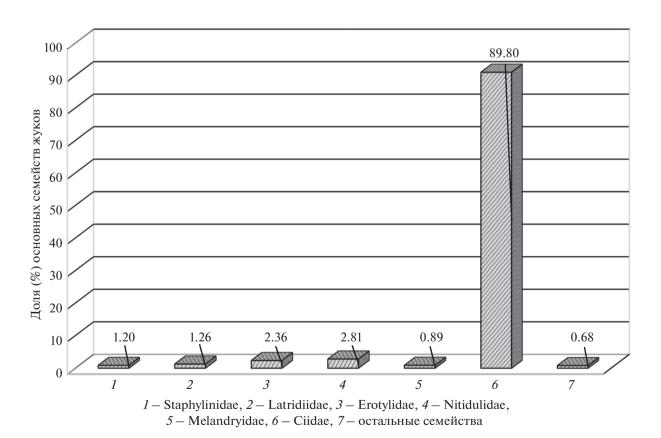
Семейства и виды жуков	Встречаемость жуков в (на) грибах рода <i>Trametes</i> (% заселенных плодовых тел от всех исследованных)						
	gibb	hir	ochr	pub	suav	ver	
XI. Colydiidae							
34. Bitoma crenata (F.)**	ед.	ед.	ед.	_	_	ед.	
XII. Mycetophagidae							
35. Mycetophagus quadripustulatus (L.)*	_	ед.	_	_	_	+	
36. Mycetophagus piceus L.*	ед.	ед.	ед.	_	+	+	
XIII. Melandryidae							
37. Dircaea quadriguttata (Pz.)**	_	_	ед.	_	_	_	
38. Orchesia fasciata (Oliv.)**	_	_	+	_	_	_	
39. Orchesia fusiformis (Solsky)	_	_	2.27	ед.	_	3.05	

Примечания. \* Жуки найдены только в фазе имаго. \*\* Жуки, личинки которых развиваются, преимущественно, в мицелиальном слое грибов, их имаго иногда встречаются на плодовых телах (встречаемость этих видов указана по имаго на грибах). ед. — единичные находки на (в) плодовых телах, "+" — встречаемость менее 0.50.

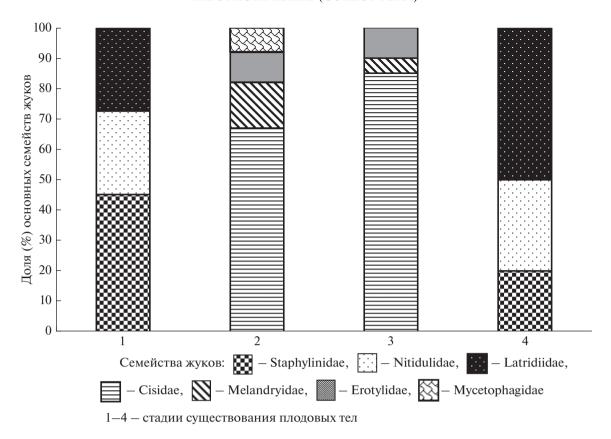
Виды грибов рода Trametes: gibb - gibbosa, hir - hirsuta, ochr - ochracea, pub - pubescens, suav - suaveolens, ver - versicolor.

является неотъемлемой частью их поведения (Инголд, 1957; Красуцкий, 2005). Вторая группа жуков — активных деструкторов плодовых тел (энтомокомплексы 2 и особенно 3, 4 стадий) —

играет важную роль в утилизации значительной части грибной органики, обеспечивая поступление переработанного вещества грибов в детритную пищевую цепь.



**Рис. 2.** Доля (%) основных семейств жуков в энтомокомплексе грибов рода *Trametes*.



**Рис. 3.** Микросукцессия основных семейств жуков энтомокомплекса грибов рода *Trametes*.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

С учетом экологической специализации и трофики насекомых сообщество жесткокрылых, связанных с грибами рода *Trametes*, может быть представлено следующим образом.

Группа специализированных мицетобионтов включает 22 вида жуков из 5 семейств. Открытоживущими обитателями грибов, типичными мицетофагами с широким кругом пищевых объектов, личинки которых развиваются, как правило, на спороносном слое (гимении) за счет питания трубочками гименофора и спорами, являются стафилиниды S. agaricinum, S. inopinatum и S. bipustulatus. Но грибы рода Trametes для имаго этих жуков служат дополнительным пищевым ресурсом, обычно стафилиниды указанных видов предпочитают живые, обильно спороносящие плодовые тела Fomes fomentarius (L.: Fr.) Fr., Fomitopsis pinicola (Sw.: Fr.) P. Karst., Ganoderma applanatum (Pers.) Pat., Inocutis rheades (Pers.) Bond et Sing. (Красуцкий, 2005). Имаго стафилинов O. maxillosus, L. lunulatus, L. trimaculatus на живых плодовых телах грибов рода Trametes (также дополнительном источнике питания) встречаются реже, а развиваются, главным образом, в грибах порядков Agaricales, Boletales, Tricholomatales, Russulales, Hymenochaetales (Никитский и др.,

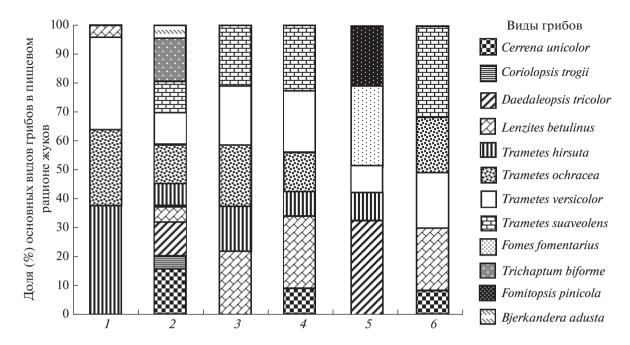
1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Красуцкий, 2005). Что касается лейодид *A. axillaris*, обнаруженных нами только на стадии имаго, то они развиваются в миксомицетах *Fuligo septica* (L.) Wiggers., *Reticularia lycoperdon* Ehrenb., *Stemonitis fusca* Roth., *S. axifera* (Bull.) Macbr. (Никитский и др., 1996).

Жуки-грибоеды *M. piceus* и *M. quadripustulatus*, будучи специализированными скрытноживущими мицетобионтами, полными мицетофагамиполифагами, на грибах рода *Trametes* редки и лишь дополнительно питаются на них.

Таким образом, основу комплекса скрытноживущих специализированных мицетобионтов грибов рода *Trametes* составляют два вида грибовиков, 9 видов трутовиковых жуков и один вид тенелюбов. Поскольку именно эти жуки наиболее активно участвуют в деструкции плодовых тел, дадим более подробную характеристику отдельных видов.

#### Семейство Erotylidae – грибовики

1. Dacne bipustulata — может развиваться в мертвых плодовых телах T. hirsuta, T. ochracea, T. versicolor, но более характерен для энтомокомплекса Daedaleopsis tricolor (Bull.) Bond. et Sing. ( $K_n = 0.13$ ), Piptoporus betulinus (Bull.: Fr.) P. Karst. ( $K_n = 0.40$ ), Laetiporus sulphureus (Bull.: Fr.) Murr., грибов родов Inonotus, Inocutis, Lentinus ( $K_n = 0.18$ ), Pleurotus



**Рис. 4.** Пищевые преферендумы личинок жуков-мицетобионтов рода *Cis* Latr.: 1 - C. boleti, 2 - C. comptus, 3 - C. fissicornis, 4 - C. hispidus, 5 - C. jacquemarti, 6 - C. setiger.

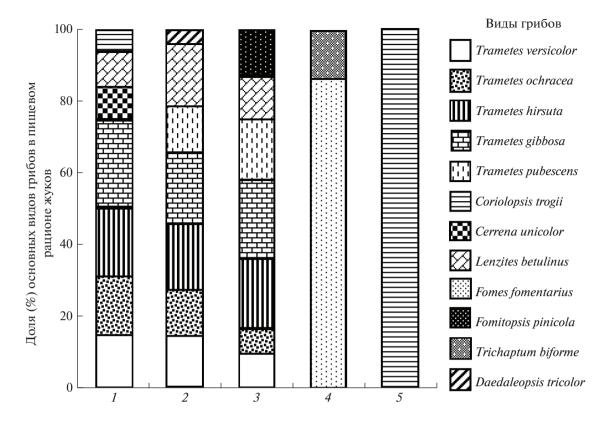
 $(K_n = 0.22)$ , *Polyporus*  $(K_n = 0.10)$  и др. (Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Красуцкий, 2005, 2006, 2016).

2. Tritoma subbasalis — в своем развитии связан исключительно с грибами семейства Polyporaceae и, кроме грибов рода Trametes ( $K_n = 0.72$ ), заселяет Lenzites betulinus (Fr.) Fr. ( $K_n = 0.12$ ) и грибы рода Daedaleopsis ( $K_n = 0.16$ ).

#### Семейство Ciidae – трутовиковые жуки

- 1. Cis boleti особенно предпочитает грибы рода Trametes ( $K_n = 0.96$ ), но развивается и в грибах L. betulina ( $K_n = 0.04$ ) (рис. 4). На других территориях довольно активно заселяет Bjerkandera adusta (Willd.: Fr.) Р. Karst., Cerrena unicolor (Bull.: Fr.) Мигг., грибы рода Daedaleopsis (Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Красуцкий, 2005, 2007; Власов, Никитский, 2015).
- 2. *C. comptus* полизональный вид с широкой полифагией. Наряду с грибами рода *Trametes*  $(K_n = 0.50)$  заселяет *C. unicolor*  $(K_n = 0.18)$ , *D. tricolor*  $(K_n = 0.10)$ , *T. biforme*  $(K_n = 0.12)$ , реже *L. betulinus*  $(K_n = 0.05)$ , *Coriolopsis* (*Trametes*) *trogii* (Berk.) Domanski  $(K_n = 0.02)$  и *B. adusta*  $(K_n = 0.03)$  (рис. 4).
- 3. *C. fissicornis* кроме грибов рода *Trametes*  $(K_n = 0.78)$  заселяет *L. betulinus*  $(K_n = 0.22)$  (рис. 4), развивается и в других грибах семейства Polyporaceae (Компанцев, 1984; Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Красуцкий, 2005; Власов, Никитский, 2015).
- 4. *C. hispidus* специализирован на грибах семейства Polyporaceae (рис. 4); развивается, веро-

- ятно, в плодовых телах всех видов рода *Trametes*, а также в *L. betulinus* ( $K_n = 0.22$ ) и *C. unicolor* ( $K_n = 0.09$ ).
- 5. *С. јасquemarti* типичный обитатель дереворазрушающих базидиальных грибов с широким кругом пищевых объектов. Помимо грибов рода *Trametes* (*T. hirsuta*, *T. versicolor*) заселяет грибы рода *Daedaleopsis*, особенно *D. tricolor* ( $K_n = 0.32$ ), многолетние базидиомы *F. fomentarius* ( $K_n = 0.28$ ), *F. pinicola* ( $K_n = 0.21$ ), *G. applanatum* (Pers.) Pat., (Компанцев, 1984; Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Красуцкий, 2005, 2006; Власов, Никитский, 2015).
- 6. *C. setiger* заселяет исключительно грибы семейства Polyporaceae, развивается, вероятно, в плодовых телах всех видов рода *Trametes*, а также в грибах *L. betulinus* ( $K_n = 0.21$ ) и *C. unicolor* ( $K_n = 0.08$ ).
- 7. О. glabriculus развивается, вероятно, в плодовых телах всех видов рода *Trametes* и некоторых других представителей семейства Polyporaceae, особенно, *L. betulinus* ( $K_n = 0.11$ ), заселяет многолетние базидиомы *F. pinicola* ( $K_n = 0.06$ ) (рис. 5), а также (в Западной Сибири) *G. applanatum*, однолетние плодовые тела *B. adusta* и *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Fr. (Красуцкий, 2005), на территории европейской части России *C. trogii* (Nikitsky, Schigel, 2004; Власов, Никитский, 2015).
- 8. *Rh. strandi* единственный представитель трутовиковых жуков, который на Южном Урале и в Западной Сибири нами отмечен в грибах рода



**Рис. 5.** Пищевые преферендумы личинок жуков-мицетобионтов родов *Sulcacis* Dury, *Octothemnus* Mel., *Rhopalodontus* Mel.: 1 - S. *fronticornis*, 2 - S. *nitidus*, 3 - O. *glabriculus*, 4 - Rh. *strandi*, 5 - S. *bidentulus* (приведен на рисунке в качестве примера вида — строгого монофага).

Тгатеtes только на имагинальной стадии. Развивается чаще в грибах F. fomentarius ( $K_n = 0.91$ ), реже — Trichaptum biforme (Fr.) Ryv. ( $K_n = 0.09$ ) (рис. 5), на территории европейской части России заселяет еще и C. trogii, L. betulinus, L. sulphureus, P. betulinus, P. applanatum, P. rheades (Компанцев, 1984; Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Цинкевич, 2004; Власов, Никитский, 2015), а в Западной Сибири кроме них — P. confragosa (Bolt. Fr.) Schroet., P. tricolor (Красуцкий, 2005, 2006).

- 9. *S. nitidus* массовый вид, развивающийся в различных древесных грибах. Заселяет все виды рода *Trametes*, а кроме них *L. betulinus* ( $K_n = 0.11$ ), *D. tricolor* ( $K_n = 0.03$ ). Встречается в грибах *Pycnoporus cinnabarinus* (Jack.: Fr.) Р. Karst. (на рис. 5 не отражено из-за малого числа исследованных плодовых тел этого редкого на Урале вида).
- $10.\ S.\ fronticornis$  более редкий вид рода Sulcacis, наряду с грибами рода Trametes заселяющий другие виды семейства Polyporaceae  $L.\ betulinus$  ( $K_n=0.08$ ),  $C.\ trogii$  ( $K_n=0.04$ ), а также  $C.\ unicolor$  из семейства Cerrenaceae ( $K_n=0.09$ ) (рис. 5).

#### Семейство Melandryidae – тенелюбы

1. Orchesia fusiformis — чаще всего развивается в мертвых плодовых телах *T. ochracea* и *T. versicolor*,

на территории Западной Сибири заселяет наряду с ними также *C. unicolor* и *L. betulinus*, а в европейской части России — *Inonotus radiatus* (Sow.: Fr.) Р. Karst., *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. pubescens* (Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Красуцкий, 2005).

Группа эврибионтов объединяет в своем составе 17 вилов из 9 семейств.

Облигатными мицетофагами являются 12 видов из 7 семейств:

- стафилины *C. silphoides* развиваются в гнилых плодовых телах (обнаружены также в грибах *Lentinus cyathiformis* (Schaeff.) Bres., *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Kumm.), под мертвой корой деревьев, в органических остатках в почве, в навозе, где питаются грибным мицелием;
- гладкотелы *C. deplanatum*, *C. ferrugineum*, *C. histeroides* встречаются, главным образом, под гнилой корой деревьев в мицелиальном слое не только грибов рода *Trametes*, но и многих других грибов, вызывающих белую гниль;
- скрытники *E. fungicola*, *E. rugosus*, *L. consimilis*, *S. pandellei* связаны, в основном, с миксомицетами, но могут развиваться в разлагающихся органических остатках (гниющая древесина, сено, подстилка, труха дупел, старые заплесневелые

грибы и др.) за счет низших грибов, имаго часто посещают спороносящие базидиомы различных ксилотрофных грибов;

- блестянки *E. variegata* развиваются на заплесневелых грибах рода *Trametes* и многих других грибах, в том числе и напочвенных, на гниющих органических субстратах за счет плесневых грибов, а также на забродившем соке лиственных деревьев (Никитский и др., 1996; Никитский, Татаринова, 2003);
- монотомиды *Rh. parvulus* обитают в мицелиальном слое грибов *T. versicolor, T. ochracea, T. hirsuta, T. pubescens*, развиваются за счет мицелия этих и некоторых других грибов, например, *F. fomentarius, S. hirsutum* (Benick, 1952; Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Цинкевич, 2004; Красуцкий, 2005).
- узкотелки *B. crenata* обычно развиваются под отмершей корой деревьев за счет некоторых аскомицетов, дейтеромицетов и ксилотрофных базидиомицетов из родов *Trametes, Pleurotus, F. fomentarius, F. pinicola, Lentinus strigosus* Fr., *T. biforme*, а также *Schizophyllum commune* (Fr.) Fr., *L. betulinus*, *P. cinnabarinus*, *C. unicolor*, *P. betulinus* (Benick, 1952; Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Красуцкий, 2005), *C. trogii*, *D. tricolor*, *D. septentrionalis* (P. Karst.) Niemela.
- тенелюбы *O. fasciata* редко встречаются в мицелиальном слое грибов *T. ochracea*, их личинки развиваются в плодовых телах грибов рода *Trichaptum* на хвойных, а также *Hapalopilus rutilans* (Pers.: Fr.) Murill и *I. rheades* на лиственных (Компанцев, 1984; Никитский и др., 1996; Красуцкий, 2005).

Миксофаги в энтомокомплексе грибов рода *Trametes* представлены тремя видами — *C. haematodes* (Cucujidae), *Rh. dispar* (Rhizophagidae) и *D. quadriguttata* (Melandryidae). Все они являются обитателями подкорного пространства деревьев с грибами аскомицетами, дейтеромицетами и мицелием многих базидиомицетов.

Для *С. haematodes* характерны сапроксилофагия и мицетофагия с элементами хищничества и некрофагии. *Rh. dispar* нередко хищничает в ходах короедов на ели, а на лиственных проявляет себя как мицетофаг, используя в пищу грибы-дейтеромицеты (Никитский и др., 1996). *D. quadriguttata* развивается в белых гнилях лиственных за счет мицелия грибов *С. trogii*, *Pleurotus calyptratus* (Lindbl. ap Fr.) Sacc., возможно, *T. ochracea* и, таким образом, является мицетофагом и сапроксилофагом.

K факультативным мицетофагам относятся два вида: *A. inflata* (Staphylinidae) и *A. pomonae* (Elateridae).

Первый живет и развивается под корой и в гнилой древесине, на вытекающем соке деревьев, на падали, под опавшей листвой, в плазмодиях

миксомицетов *F. septica* (Никитский и др., 1996), в старых плодовых телах некоторых ксилотрофных грибов (*Onnia tomentosa* (Fr.) Karst.), в том числе и в старых грибах рода *Trametes* (Benick, 1952; Никитский и др., 1996; Цинкевич, 2004; Красуцкий, 2005).

Второй вид развивается в белых и бурых гнилях хвойных и лиственных деревьев (Никитский и др., 1996), на стадии имаго встречается на генеративных и вегетативных органах различных растений и на плодовых телах некоторых древесных грибов (Красуцкий, 2005).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, основу мицетофильного сообщества грибов рода Trametes составляют 9 видов трутовиковых жуков (Ciidae), 1 вид грибовиков (Erotylidae) и 1 вид тенелюбов (Melandryidae). Самые высокие значения коэффициентов предпочтения этих грибов на Южном Урале и в других регионах (Красуцкий, 2005) у Octotemnus glabriculus, Sulcacis nitidus, Cis hispidus, C. setiger, C. boleti (Ciidae), Tritoma subbasalis (Erotylidae) и Orchesia fusiformis (Melandryidae). Сходная ситуация наблюдается и на территории европейской части России (Компанцев, 1984; Никитский и др., 1996; Nikitsky, Schigel, 2004; Власов, Никитский, 2015). В белых гнилях древесины лиственных пород, в мицелиальном слое грибов рода Trametes формируется другой комплекс видов: Cerylon deplanatum, C. ferrugineum, C. histeroides (Cerylonidae), Rhizophagus dispar, Rh. parvulus (Monotomidae), Cucujus haematodes (Cucujidae), Bitoma crenata (Colvdiidae), Dircaea quadriguttata и Orchesia fasciata (Melandryidae). Некоторые эврибионтные жесткокрылые — Cilea silphoides (Staphylinidae), Enicmus fungicola, E. rugosus, Latridius consimilis (Latridiidae), Epuraea variegata (Nitidulidae) — могут использовать траметоидные грибы в качестве дополнительного пищевого ресурса. В целом следует отметить, что общий список жуков, связанных с грибами рода Trametes, существенно пополнился за счет более детального изучения специализированных мицетобионтов-мицетофагов и трофических связей эвритопных видов, заселяющих, помимо древесины, подстилки и почвы, базидиомы этих грибов. Более полно изучен микросукцессионный процесс, характеризующийся сменой комплексов обитателей и посетителей плодовых тел грибов рода Trametes в связи с изменением их состояния и степени разрушения.

В качестве комментария отметим интересную особенность, позволяющую, на наш взгляд, уточнить систематическое положение трутовика Трога (Polyporaceae). Ранее этот вид входил в состав рода *Funalia* Pat., затем был помещен в род *Coriolopsis* Murrill и, позднее, — в *Trametes*. В работах разных авторов (и микологов, и энтомологов)

можно увидеть и разную интерпретацию его родового статуса. Изучение комплекса специализированных мицетобионтов трутовика Трога (рис. 5) показало, что только в плодовых телах этого гриба развивается очень интересный вид трутовиковых жуков — Sulcacis bidentulus (Rosenh.). О строгой монофагии S. bidentulus не раз сообщали Беник (Benick, 1952), Никитский с соавторами (Никитский и др., 1996; Власов, Никитский, 2015), автор настоящей статьи (Красуцкий, 1990, 1994, 1995, 2005). Этот факт позволяет считать более целесообразным помещение трутовика Трога в отдельный род (Coriolopsis или Funalia) и служит примером того, как насекомые могут "помочь" в уточнении систематического положения некоторых "кочующих" грибов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность сотрудникам ОГУ "ООПТ Челябинской области" П.В. Лукьянову, В.И. Истомину, Д.А. Яско, А.В. Гусеву, М.В. Балашову, Б.В. Бенешеву, Р.Р. Загирову, В.Г. Сергееву, Н.И. Колтакову, С.П. Коваленко, С.В. Гагаре, А.Н. Лаврову, А.Н. Лугинину, Д.В. Ахремову, А.Н. Бурову, С.В. Самарину, И.П. Худякову, Б.Ю. Саратцеву, В.П. Зарицкому, О.П. Малых, А.В. Заикину за помощь в организации полевых исследований.

Считаю необходимым выразить глубокую благодарность Арефьеву Станиславу Павловичу (Институт проблем освоения Севера СО РАН), Мухину Виктору Андреевичу (Институт экологии растений и животных УрО РАН), за помощь в определении ряда видов грибов, Никитскому Николаю Борисовичу (Зоологический музей МГУ) и Каплину Владимиру Григорьевичу (Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений) за постоянный большой интерес к работе в течение многих лет проведения исследований и ценные рекомендации и пожелания к их выполнению.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксентьев С.И., Участнова Л.Н., 1986. Проблема симбиоза жуков-ксилофагов и амброзиальных грибов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 8 (272). С. 5—22.
- Богданов И.И., Чачина С.Б., Коралло Н.П., Дмитриев В.В., 2006. Новый паразитологический индекс для оценки особенностей связей паразита с хозяином и биотопом хозяина // Паразитология. Т. 40. № 2. С. 105—112
- Бондарцева М.А., 1998. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 2. Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые). СПб.: Наука. 391 с.

- Власов Д.В., Никитский Н.Б., 2014. Фауна жуков-блестянок (Coleoptera, Cucujoidea, Nitidulidae) Ярославской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 119. Вып. 6. С. 29—35.
- Власов Д.В., Никитский Н.Б., 2015. Фауна трутовиковых жуков (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Ярославской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 120. Вып. 3. С. 3—11.
- Власов Д.В., Никитский Н.Б., 2017. Фауна жуков-челновидок (Coleoptera, Staphylinidae) Ярославской области с указаниями новых и малоизвестных жесткокрылых из некоторых семейств // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 122. Вып. 3. С. 8—18.
- Власов Д.В., Никитский Н.Б., Салук С.В., 2018. Фауна жуков-скрытников (Coleoptera, Latridiidae) Ярославской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 123. Вып. 4. С. 34—39.
- *Ердаков Л.Н., Ефимов В.И., Галактионов Ю.К., Серсеев В.Е.*, 1978. Количественная оценка верности местообитаниям // Экология. № 3. С. 105—107.
- Инголд Ц., 1957. Пути и способы распространения грибов. М.: ИЛ. 183 с.
- Компанцев А.В., 1982. Морфо-экологические особенности личинок жуков семейства Erotylidae (Coleoptera) обитателей плодовых тел высших грибов // Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах. М.: Наука. С. 81—91.
- Компанцев А.В., 1984. Комплексы жесткокрылых, связанные с основными дереворазрушающими грибами в лесах Костромской области // Животный мир Южной тайги. М.: Наука. С. 191–196.
- Компанцева Т.В., 1987. Экологические особенности ксилофильных и мицетофильных жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Экология и морфология насекомых обитателей грибных субстратов. М.: Наука. С. 45—56.
- Красуцкий Б.В., 1990. Сообщества жесткокрылых, связанные с основными дереворазрушающими грибами Припышминских боров Западной Сибири // Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала. Свердловск: УрО АН СССР. С. 57—67.
- Красуцкий Б.В., 1994. Экологическая классификация жесткокрылых мицетобионтов дереворазрушающих базидиальных грибов // Экология. № 1. С. 71—79.
- Красуцкий Б.В., 1995. Жесткокрылые мицетобионты дереворазрушающих базидиальных грибов в подтаежных лесах Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. Т. LXXIV. Вып. 3. С. 542—550.
- Красуцкий Б.В., 1996. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. І. Краткое иллюстрированное руководство к определению по имаго наиболее обычных в энтомокомплексах дереворазрушающих базидиальных грибов видов жесткокрылых. Екатеринбург: Изд-во "Екатеринбург". 146 с.
- *Красуцкий Б.В.*, 1996а. Жесткокрылые мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих гри-

- бов лесостепного Зауралья // Энтомологическое обозрение. T. LXXV. Вып. 2. С. 274—277.
- Красуцкий Б.В., 1997. Жесткокрылые (Coleoptera) мицетобионты основных дереворазрушающих грибов южной подзоны Западно-Сибирской тайги // Энтомологическое обозрение. Т. LXXVI. Вып. 2. С. 302—308.
- Красуцкий Б.В., 1997а. Жесткокрылые-мицетобионты (Coleoptera) основных дереворазрушающих грибов подзоны средней тайги Западной Сибири // Энтомологическое обозрение. Т. LXXVI. Вып. 4. С. 720—775
- Красуцкий Б.В., 2000. Сообщества жесткокрылых, связанных с основными дереворазрушающими грибами Челябинской области // Труды института биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург: Изд-во ОГПУ. Вып. 1. С. 76—89.
- Красуцкий Б.В., 2001. Мицетофильные жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) Ильменского заповедника. Система "Грибы-насекомые" // Изучение беспозвоночных животных в заповедниках. Проблемы заповедного дела. Вып. 10. С. 126—150.
- Красуцкий Б.В., 2005. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. II: Система "Грибы-насекомые". Челябинск: ОАО "Челябинский дом печати". 213 с.
- Красуцкий Б.В., 2006. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с березовым трутовиком *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. T. LXXXV. Вып. 4. С. 758—773.
- Красуцкий Б.В., 2007. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с трутовиком Daedaleopsis confragosa (Bolton.: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. Т. LXXXVI. Вып. 2. С. 289—305.
- Красуцкий Б.В., 2007а. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с окаймленным трутовиком Fomitopsis pinicola (Sw.: Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. Т. LXXXVI. Вып. 3. С. 532—545.
- Красуцкий Б.В., 2010. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с трутовиком *Trichaptum biforme* (Fr. in Klotzsch) (Basidiomycetes, Aphyllophorales) в лесах Урала и Зауралья // Энтомологическое обозрение. Т. LXXXIX. Вып. 2. С. 367—379.
- Красуцкий Б.В., 2013. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Polyporales подтаежных лесов Западной Сибири // Экологический мониторинг и биоразнообразие. № 1(8). С. 50–54.
- Красуцкий Б.В., 2013а. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Fomitopsidales (Basidiomycetes) подтаежных лесов Западной Сибири // Вестник Ишимского государственного педагогического института. № 6(12). С. 32—38.
- Красуцкий Б.В., 2014. Жесткокрылые (Coleoptera, Insecta) в энтомокомплексах ксилотрофных базидиальных грибов порядка Hyphodermatales (Basidiomycetes) подтаежных лесов Западной Сибири //

- Экологический мониторинг и биоразнообразие. № 2(9). С. 82-86.
- Красуцкий Б.В., 2016. Мицетофильные жесткокрылые Южного Урала // Актуальные вопросы современного естествознания Южного Урала (к 170-летию со дня рождения Ю.К. Шелля): Материалы ІІ Всерос. научно-практ. конф. с междунар. участием, 7 декабря 2016 г., Челябинск / под ред. Меркер В.В., Гашек В.А., Попкова П.Н. Челябинск: изд-во Челябинского гос. ун-та. С. 40—56.
- Красуцкий Б.В., 2018. Материалы к фауне жуков Челябинского городского бора, связанных с ксилотрофными базидиальными грибами // Фауна Урала и Сибири. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. № 1. С. 97—103.
- Криволуцкая Г.О., 1992. Сем. Erotylidae грибовики // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III: Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. СПб.: Наука. С. 285—303.
- Никитский Н.Б., 1992. Сем. Tetratomidae тетратомиды // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III: Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. СПб.: Наука. С. 426—435.
- Никитский Н. Б., 1992а. Сем. Melandryidae тенелюбы // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III: Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. СПб.: Наука. С. 435—474.
- Никитский Н.Б., Компанцев А.В., 1995. Новые виды жуков-грибовиков (Coleoptera, Erotylidae) с Дальнего Востока России с замечаниями по распространению и биологии других видов // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 6. С.83—92.
- Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А., 1996. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. ХХХVІ. М.: Издво МГУ. 198 с.
- Никитский Н.Б., Татаринова А.Ф., 2003. Фауна и экология ксилофильных жуков-блестянок (Coleoptera, Nitidulidae) европейского Северо-Востока России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 108. Вып. 5. С. 28—32.
- Определитель насекомых Дальнего Востока СССР., 1992. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. СПб.: Наука. 704 с.
- Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Степанова-Картавенко Н.Т., 1967. Афиллофоровые грибы Урала. Труды Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. Свердловск. Вып. 50. 295 с.
- Щинкевич В.А., 2004. Жесткокрылые (Coleoptera) обитатели плодовых тел базидиальных грибов (Basidiomycetes) запада лесной зоны Русской равнины (Беларусь) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Серия Биологическая. Т. 109. Вып. 4. С. 17—25.

- Яковлев Е.Б., 1986. Особенности консортивных связей насекомых с макромицетами // Микология и фитопатология. Т. 20. Вып. 3. С. 185—191.
- Яковлев Е.Б., 1994. Двукрылые Палеарктики, связанные с грибами и миксомицетами. Петрозаводск: Институт леса КНЦ РАН. 128 с.
- Alexander K.N. A., 2002. The invertebrates of living and decaying timber in Britain and Ireland a provisional annotated checklist // English Nature Research Reports. № 467. P. 1–142.
- Benick L., 1952. Pilzkafer und Kaferpilz. Okologishe und statistische Untersuchungen // Acta zoologica Fennica. Bd. 70. S. 1–250.
- *Jablokoff-Khnzorian S.M.*, 1975. Etude sur les Erotylidae (Coleoptera) Palaearctiques // Acta zoologica Cracoviensia. Tom XX. № 8. P. 201–249.
- Kotiranta H., Mukhin V.A., Ushakova N., Dai Y.-C., 2005.
  Polypore (Aphyllophorales, Basidiomycetes) studies in Russia. 1. South Ural. Annales Botanici Fennici. V. 42. P. 427–451.
- Komonen A., 2001. Structure of insect communities inhabiting old-forest specialist bracket fungi // Ecological Entomology. V. 26. P. 63–75.
- Komonen A., 2005. Occurrence and abundance of fungusdwelling beetles (Ciidae) in boreal forests and clearcuts: habitat associacions at two spatial scales // Animal Biodiversity and Conservation. V. 28. P. 137–147.
- Komonen A., 2008. Colonization experiment of fungivorous beetles (Ciidae) in lake-island system // Entomologisk Tidskrift. V. 129. № 3. P. 141–145.
- *Elton C.*, 1927. Enimal Ecology. London, England: Sidgwick and Jackson. 256 p.

- Nikitsky N.B., Schigel D.S., 2004. Beetles in Polypores of the Moscow region: checklist and ecological notes // Entomologica Fennica. № 15. P. 6–22.
- Orledge G.M., Reynolds S.E., 2005. Fungivore host-use group from claster analysis: pattern of utilization of fungal fruiting bodies by ciid beetles // Ecological Entomology. V. 30. P. 620–641.
- Paine R.T., 1988. Road maps of interactions or grist for theoretical development? // Ecology. V. 69. № 6. P. 1648–1654.
- Reibnitz J., 1999. Verbreitungund Lebensträume der Baumschwammfresser Südwestdeutchlands (Coleoptera, Cisidae) // Mitteilungen Entomologisher Verien Stuttgart. V. 34. S. 1–76.
- Schigel D.S, 2004. Polyporus and associated beetles of the North Karelian Biosphere Reserve, eastern Finland. Karstenia. V. 44. P. 35–56.
- Schigel D.S., 2005. Polypore-inhabiting beetles of four protected forests in South Häme, Central Finland. Sahlbergia. № 10. P. 59–62.
- Schigel D.S., 2006. Polyporus of western Finnish Lapland and seasonal dynamics of polypore beetles. Karstenia. V. 46. P. 37–64.
- Schigel D.S., 2009. Polypore assemblages in boreal old-growth forests, and notes on associated beetles in Finland // Polypore assemblages in boreal old-growth forests, and associated beetles (Academic dissertation). Helsinki. P. 1–48.
- Schigel D.S., 2011. Polypore-beetle associated in Finland // Annales Zoologici Fennici. V. 48. № 6. P. 319–348.
- Schigel D.S., 2011a. Fungus-beetle food web pattern in boreal forests // Russian Entomological Journal. V. 20. № 2. P. 141–150.

### BEETLES (COLEOPTERA) ASSOCIATED WUTH XYLOTROPHIC FUNGI OF THE GENUS *TRAMETES* FR. (BASIDIOMYCETES, POLYPORALES) IN THE SOUTHERN URALS

#### B. V. Krasutsky\*

Chelyabinsk State University, Chelyabinsk, 454001 Russia \*e-mail: boris k.63@mail.ru

As many as 39 species of beetles from 25 genera and 13 families associated with six species of basidial wood-destroying fungi of the genus *Trametes* Fr. (*T. gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. pubescens*, *T. suaveolens*, *T. versicolor*) have been identified in the southern Urals. *Octothemnus glabriculus*, *Sulcacis nitidus*, *Cis hispidus*, *C. setiger*, *C. boleti* (Ciidae), *Tritoma subbasalis* (Erotylidae), and *Orchesia fusiformis* (Melandryidae) are dominant inhabitants of these fungi. Patterns of populating the fruit bodies in the process of changing their physiological state depending on the degree of destruction are established. Significant differences are revealed in the faunal composition of the complex inhabiting a living or dead basidium. *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum*, *C. histeroides* (Cerylonidae), *Rhizophagus dispar*, *Rh. parvulus* (Monotomidae), *Cucujus haematodes* (Cucujidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae), *Dircaea quadriguttata*, and *Orchesia fasciata* (Melandryidae) develop under the bark of trees, in the white rot of wood, and in the mycelial layer in relation to *Trametes* and other species of fungi, including Ascomycetes and Deuteromycetes.

Keywords: xylotrophic basidiomycetes, Trametes, Coleoptera, relations, food preference, microsuccession

УДК 591.5:598.2(235.3)(571.56-12)

## АНАЛИЗ АВИФАУНЫ АЛДАНСКОГО НАГОРЬЯ (СЕВЕРО-ВОСТОК БАЙКАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ)

© 2021 г. Е. В. Шемякин<sup>a</sup>,  $^*$ 

<sup>а</sup>Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677980 Россия

<sup>b</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

\*e-mail: shemyakine@mail.ru

\*\*e-mail: lev@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 17.03.2020 г.
После доработки 01.06.2020 г.

Принята к публикации 11.06.2020 г.

На основе результатов исследований, проведенных в течение последних 50 лет, установлено, что современная авифауна Алданского нагорья состоит из 198 видов, из которых 175 гнездящихся, 19 пролетных и 4 залетных. Выявлены таксономическая, фаунистическая и ландшафтно-зональная структуры орнитокомплексов. В лесном поясе зарегистрировано 166 гнездящихся видов, в подгольцоворедколесном — 60, в гольцово-тундровом — 22 вида. Более половины гнездящихся в лесном поясе видов не распространены выше его верхней границы. Авифауна гольцового-тундрового пояса, преимущественно горных тундр, больше представлена широкораспространенными и бореально-гипоарктическими видами, чем альпийскими и арктоальпийскими.

*Ключевые слова:* авифауна, Алданское нагорье, таксономическая, фаунистическая и ландшафтнозональная структура орнитокомплексов

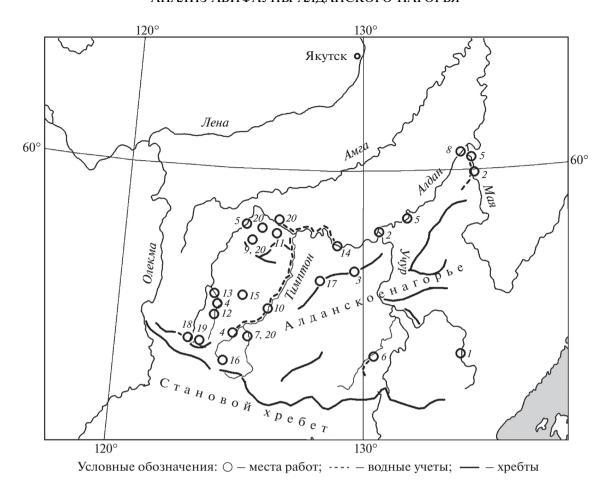
**DOI:** 10.31857/S0044513421050135

Фауна птиц Алданского нагорья, несмотря на продолжительный период ее исследования, до недавнего времени оставалась мало изученной. Первые авифаунистические работы выполнены Миллендорфом (1869) и Ткаченко (1924), А.Ф. Милдендорф в своей работе впервые описал именно с этой территории каменного глухаря и дикушу, как новые для науки виды. М.И. Ткаченко сделаны интересные в зоогеографическом отношении находки (соловей-свистун, синий соловей, сизый дрозд). В 1955 г. Воробьев обследовал Алдано-Учурский хребет, по результатам была опубликована статья (1958), эти же данные вошли в монографию "Птицы Якутии" (Воробьев, 1963). В этой монографии впервые рассматриваются особенности высотно-поясного распределения авифауны Алдано-Учурского хребта и состав гнездящихся птиц Алданского нагорья. После исследований К.А. Воробьева, опубликованы новые данные по находкам отдельных видов и населению птиц в целом некоторых участков Алданского нагорья (Перфильев, 1986; Егоров и др., 2002; Исаев и др., 2006; Дегтярев, 2007; Вартапетов и др., 2008, 2009, 2011, 2012; Шемякин и др., 2014, 2018; Шемякин,

2019). При этом характеристики фауны гнездящихся птиц оставались неполными и фрагментарными. Наиболее слабо изученными оказались верхние пояса гор, преимущественно гольцовотундровый пояс, чему мы уделили специальное внимание. Основные задачи нашего исследования — охарактеризовать современное состояние авифауны Алданского нагорья, оценить высотнопоясные различия орнитокомплексов, сопоставить сходство и различия с авифаунами соседних регионов и определить их причины.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Алданское нагорье — северо-восточная часть Байкальской горной страны, его территория занимает 189 тыс. км². Этот регион характеризуется сложной структурой высотной поясности и значительным ландшафтным разнообразием (Гвоздецкий, Михайлов, 1963; Андреев и др., 1987). Рассматриваемая территория отличается широким диапазоном природных условий, который определяется сложным сочетанием горных хребтов и межгорных котловин. Алданское нагорье



**Рис. 1.** Орнитологические исследования птиц в Алданском нагорье (1-20 – номера обследованных участков, указаны в табл. 1).

соседствует с таежными равнинными пространствами Лено-Алданского плато с северо-запада и горными территориями Верхоянского хребта с северо-востока, а также Станового хребта с юга, без значительных зоогеографических барьеров, что обусловливает высокий уровень его биологического разнообразия.

Анализ фауны птиц Алданского нагорья проведен на основе результатов маршрутных учетов птиц из банка данных коллективного пользования Института систематики и экологии животных СО РАН, эколого-фаунистических наблюдений авторов статьи и опубликованных материалов (табл. 1) по авифауне исследуемого региона (Миддендорф, 1869; Ткаченко, 1921; Воробьев, 1958, 1963; Перфильев, 1986; Егоров и др., 2002; Исаев и др., 2006; Дегтярев, 2007; Вартапетов и др., 2008, 2009, 2011, 2012; Романов и др., 2015; Шемякин и др., 2014, 2018; Шемякин, 2019). Учеты выполнены на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах без ограничения дальности обнаружения, с интервальным пересчетом на площадь по группам заметности (Равкин, Лива-

нов, 2008). Всего маршрутами с 2000 по 2016 гг. и в 2019 г. (пешими, водными) в первой половине лета (с 25 мая по 15 июля) и второй половине лета (с 16 июля по 31 августа) на территории Алданского нагорья охвачено 2815 км (рис. 1). В лесном поясе пешими учетами пройдено 900 км, водными учетами — 1691 км (от 300 до 800 м над ур. м.), по подгольцово-редколесному поясу — 121.5 и 5 км (от 800 до 1500 м над ур. м.), в гольцово-тундровом поясе — 91.5 и 6 км (от 1500 до 2000 м над ур. м.).

Названия типов фаун даны по Штегману (1938) с некоторыми дополнениями. Зонально-ландшафтная принадлежность видов определена на основе классификации Кищинского (1980, 1988). Подразделения этой классификации соответствуют зонально-ландшафтным группам в трактовке Романова (2013). Состав этих групп также принят по Романову (2013), с учетом личного сообщения автора. Для выявления сходства авифаун с сопредельными территориями использован коэффициент сходства Жаккара (Jaccard, 1902), с помощью программы Разt. Видовые названия птиц приводятся по Коблику и Архипову (2014).

Таблица 1. Районы и периоды исследований птиц на территории Алданского нагорья

Таб	лица 1. Районы и периоды исследований птиц н	а территории Ал	данского нагорь	Я
№	Район исследований	Период работ	Протяженность маршрутов	Исследователи, проводившие работы, и годы их публикаций
1	Долина р. Учур 57°13′ с.ш., 131°44′ в.д.	1844 г.	_	А.Ф. Миддендорф (1869)
2	Устье р. Учур 58°47′ с.ш., 130°36′ в.д.;	1921 г.	_	М.И. Ткаченко (1924)
3	долина р. Мая 60°15′ с.ш., 134°35′ в.д. Среднее теч. р. Унгра 57°20′ с.ш., 124°13′ в.д. и р. Чульман 56°53′ с.ш., 125°01′ в.д.	1977—1980 гг.	_	В.И. Перфильев
4	Алдано-Учурский хребет 58°08′ с.ш., 129°07′ в.д.	1955 г.	_	К.А. Воробьев (1963)
5	Верхнее 59°00′ с.ш., 125°09′ в.д. и среднее теч. р. Алдан 59°05′ с.ш., 131°57′ в.д.	1992, 1993 гг.	_	В.Г. Дегтярев (2007)
6		2000 г., 1-я половина	48 км пешего и 74 км	А.П. Исаев, Н.Н. Егоров (2002, 2006)
7	F	лета 2003 г.,	водного учета 23 км	А.П. Исаев
	56°50′ с.ш., 124°55′ в.д.	1-я полов. лета		
8	Долина среднего теч. р. Алдан 60°19′ с.ш., 134°27′ в.д.	2005 г., 1-я полов. лета	116 км пешего и 433 км водного учета	Л.Г. Вартапетов, Н.Н. Егоров (2008, 2009)
9	Окрестности г. Алдан 58°35′ с.ш., 125°24′ в.д.	2006 г., 1-я полов. лета	11 км	А.П. Исаев
10	Среднее теч. р. Тимптон		29 км пешего	II II Eromon
10	57°36′ с.ш., 126°42′ в.д.	2007 г., 1-я полов. лета		Н.Н. Егоров
	, , , , , , , , , , , , , , , , , , ,		водного учета	
11	р. Элькон 58°44′ с.ш., 126°02′ в.д.	2008 г.,	20 км	А.Г. Ларионов
		1-я полов. лета	пешего учета	
12	Среднее теч. р. Унгра 57°20' с.ш., 124°13' в.д.,	2009 г.,	80 км	Л.Г. Вартапетов,
	хребет Западные Янги 57°31′ с.ш., 125°08′ в.д.	1-я полов. лета	пешего учета	А.П. Исаев, Е.В. Шемякин (2011, 2012)
13	Среднее теч. р. Унгра, хр. Западные Янги,	2010 г.,	120 км	Л.Г. Вартапетов,
	среднее теч. р. Селигдар 58°37′ с.ш., 125°13′ в.д., п. Чульман 56°53′ с.ш., 125°01′ в.д., п. Элькон 58°44′ с.ш., 126°02′ в.д.	1-я полов. лета	пешего учета	А.П. Исаев, М.А. Слепцов (2011, 2012)
14	Долина среднего теч. р. Алдан,	2011 г.,	145 км пешего	А.А. Романов,
	ООПТ "Суннагино-Силигинский"	1 и 2-я полов.	и 1169 км	Е.В. Шемякин (2015)
	58°31′ с.ш., 128°54′ в.д.	лета	водного	
15	Хребет Западные Янги 57°31′ с.ш., 125°08′ в.д.	2012 г., 1-я полов. лета	81 км	Е.В. Шемякин
16	Среднее теч. р. Иенгра, хр. Холодникан 56°11' с.ш., 124°48' в.д.	2013 г., 1 и 2-я полов.	104 км пешего и 39 км	Е.В. Шемякин
17	Алдано-Учурский хребет 57°50' с.ш., 128°36' в.д.	лета 2014 г., 1-я полов. лета	водного учета 170 км пешего и 50 км	Е.В. Шемякин
18	Хребет Зверева 56°37′ с.ш., 123°42′ в.д.	2015 г., 1-я полов. лета	водного учета 95 км пешего учета	Е.В. Шемякин и др. (2016)
19	Хребет Зверева 56°37′ с.ш. 123°42′ в.д.	2016 г., 1-я полов. лета	70 км	Е.В. Шемякин
20	г. Нерюнгри 56°41′ с.ш., 124°40′ в.д.,	2019 г.,	75.3 км	Е.В. Шемякин,
	г. Алдан 58°36′ с.ш., 125°23′ в.д.,	1-я полов. лета		А.Г. Ларионов
	г. Томмот 58°57′ с.ш., 126°16′ в.д.,		, , , ,	
	долина р. Якокит 58°55′ с.ш., 125°49′ в.д.			
_		I	1	<u> </u>

Примечание. Прочерк – данных нет.

#### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

#### Состав и таксономическая структура авифауны

В настоящее время с учетом литературных сведений и наших неопубликованных данных на территории Алданского нагорья отмечено 198 видов птиц, из которых гнездятся 175 вида, 19 пролетных и 4 залетных вида. Нами в период исследований в гнездовой период на маршрутных учетах птиц отмечено 154 вида. Согласно сводке Воробьева (1963), здесь было отмечено и предполагалось пребывание 179 видов птиц, из числа которых на гнездовании — 141 вид, залетных — 4 вида, пролетных — 22.

В период наших исследований на территории Алданского нагорья обнаружены следующие новые гнездящиеся виды птиц: краснозобая гагара, чибис, поручейник, перепел, полевой жаворонок, степной конек, деревенская ласточка, толстоклювая пеночка, ширококлювая и пестрогрудая мухоловки, гималайская завирушка (табл. 2). Новые находки гнездящихся видов в основном связаны с недостаточной изученностью территории Алданского нагорья в прошлом и лишь частично — с возможным расширением их ареалов к северо-западу (мандаринка, голубая сорока, бледноногая пеночка). Кроме того, нами отмечены залетные виды птиц — большой подорлик (Aquila clanga Pallas 1811), красавка (Anthropoides virgo (Linnaeus 1758)), скальный голубь (Columba rupestris Pallas 1811) и рыжепоясничная ласточка (Cecropis daurica (Laxmann 1769)).

Из 175 видов, представленных в табл. 2, 166 видов, т.е. абсолютное большинство, гнездятся в лесном поясе. Более половины из них (107 видов) в своем вертикальном распространении не переходят верхнюю границу лесного пояса. Среди них довольно много широко распространенных птиц лугово-болотных и водных местообитаний, отмеченных также в долине средней Лены (Вартапетов, Гермогенов, 2013). Вторая группа — таежные виды, распространенные преимущественно в Южной Сибири (пестрый дрозд, таежная мухоловка, синий соловей и др.).

В подгольцово-редколесном поясе число гнездящихся видов сокращается почти втрое (60 видов или 34% от общего количества гнездящихся видов на Алданском нагорье). Здесь отмечено больше всего видов, проникающих из лесного пояса с пределом вертикального распространения в подгольцово-редколесном поясе (40). Среди них наиболее характерны бореально-гипоарктические виды (сероголовая гаичка, полярная овсянка, овсянка-крошка и др.) и широко распространенные лесные (трехпалый дятел, рыжий дрозд, пеночка-зарничка и др.). Другая группа состоит из 18 наиболее широко распространенных видов (от лесного до гольцово-тундрового пояса включительно). Только 2 вида — тундряная куропатка

и горный конек — гнездятся и в подгольцово-редколесном, и в гольцово-тундровом поясах.

В гольцово-тундровом поясе отмечено всего 22 вида (из которых только 15 здесь гнездятся), что примерно вдвое меньше, чем в подгольцоворедколесном. Преобладает упомянутая группа из 18 широко распространенных видов, гнездящихся преимущественно в нижележащих поясах. Среди них птицы, только кормящиеся в горнотундровом поясе, в том числе по куртинам кедрового стланика, но гнездящиеся ниже (канюк, кедровка, белокрылый клест и др.). Вторая группа видов, связанных с древесно-кустарниковой растительностью, может гнездиться вблизи нижней границы тундр, там, где имеются отдельные сухостойные деревья, кустарники и кедровый стланик (пятнистый конек, пеночки теньковка, таловка и др.). Третья группа — птицы, широко гнездящиеся во всех высотных поясах в отдельных элементах ландшафтов - по берегам водотоков, на заболоченных участках и в кустарниках (зеленоголовая и горная трясогузки, чечетка и др.). Наиболее характерна четвертая группа – птицы, обитающие только в гольцово-тундровом поясе. Она состоит из альпийских и арктоальпийских видов. которые охарактеризованы ниже.

На Алданском нагорье зарегистрировано 10 видов из 23, обитающих в Якутии и внесенных в Красную книгу РФ (2001), что свидетельствует о высоком природоохранном статусе рассматриваемой территории. Из них стерх (*Grus leucogeranus* Pallas 1773) отмечен лишь во время пролета, гнездование орлана-белохвоста известно лишь по опросным сведениям (Егоров и др., 2002). Остальные 8 видов — гнездящиеся (черный аист, черный журавль, беркут, скопа, сапсан, дикуша, дальневосточный кроншнеп и филин).

В таксономической структуре авифауны преобладают воробьеобразные, относительно велика доля гусеобразных, ржанкообразных и соколообразных (8-13% встреченных видов) (табл. 3).

#### Фаунистическая и зонально-ландшафтная структура авифауны Алданского нагорья и ее высотно-поясные изменения

В формировании авифауны Алданского нагорья принимают участие 7 типов фаун (Штегман, 1938) (сибирский, китайский, европейский, арктический, монгольский, тибетский и средиземноморский), а также 3 внетиповые группы (транспалеаркты, голаркты и виды неясного происхождения) (табл. 4). Наибольшее значение имеют виды сибирского типа фауны (63 вида, или 36%). Второе место делят представители европейского и китайского типов фауны (18 и 17 видов). Наиболее низкие показатели отмечены для арктического, голарктического, тибетского и мон-

Таблица 2. Гнездовая авифауна Алданского нагорья

<b>Гаолица 2.</b> 1 нездовая авифауна		й пояс	1	дколесный пояс	Гольцово-тундровый пояс	
Вид	статус	обилие	статус	обилие	статус	обилие
Рябчик ( <i>Tetrastes bonasia</i> (Linnaeus 1758))	ГО	++	_	_	_	_
Дикуша ( <i>Falcipennis falcipennis</i> (Hartlaub 1855))	ГО	+	_	_	_	-
Каменный глухарь ( <i>Tetrao urogalloides</i> Middendorff 1853)	ГО	++	_	_	-	_
Тетерев ( <i>Lyrurus tetrix</i> (Linnaeus 1758))	ГО	+	_	_	_	_
Тундряная куропатка ( <i>Lagopus muta</i> (Montin 1781))	_	_	ГО	+	ГО	+
Белая куропатка ( <i>Lagopus lagopus</i> (Linnnaeus 1758))	ГО	++	Гн	+	Гн?	++
Перепел ( <i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Гуменник ( <i>Anser fabalis</i> (Latham 1787))	Гн	+	_	_	_	_
Мандаринка ( <i>Aix galericulata</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Свиязь ( <i>Anas penelope</i> Linnaeus 1758)	Гн	++	_	_	_	_
Kacaтка (Anas falcata Georgi 1775)	Гн?	+	_	_	_	_
Чирок-свистунок (Anas crecca Linnaeus 1758)	Гн	++	_	_	_	_
Кряква ( <i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus 1758)	Гн	++	Гн?	++	_	_
Шилохвость (Anas acuta Linnaeus 1758)	Гн	+	_	_	_	_
Чирок-трескунок (Anas querquedula Linnaeus 1758)	Гн	+	_	_	_	_
Широконоска (Anas clypeata Linnaeus 1758)	Гн	++	_	_	_	_
Хохлатая чернеть (Aythya fuligula (Linnaeus 1758))	Гн	++	_	_	_	_
Каменушка ( <i>Histrionicus</i> histrionicus (Linnaeus 1758))	Гн	++	Гн	+++	_	_
Горбоносый турпан ( <i>Melanitta deglandi</i> (Bonaparte 1850))	Гн	+	Гн	++	_	_
Гоголь ( <i>Bucephala clangula</i> (Linnaeus 1758))	Гн	++	_	_	-	_
Луток ( <i>Mergellus albellus</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	-	_
Длинноносый крохаль (Mergus serrator Linnaeus 1758)	Гн	++	_	_	-	-
Большой крохаль (Mergus merganser Linnaeus 1758)	Гн	+	_	_	_	_

Таблица 2. Продолжение

D	Лесно	ой пояс	Подгольцово-ре	дколесный пояс	Гольцово-тундровый пояс	
Вид	статус	обилие	статус	обилие	статус	обилие
Краснозобая гагара (Gavia stellata (Pontoppidan 1763))	Гн	+	_	_	_	_
Чернозобая гагара (Gavia arctica (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Большая выпь ( <i>Botaurus</i> stellaris (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Черный аист ( <i>Ciconia nigra</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Серощекая поганка ( <i>Podiceps grisegena</i> (Boddaert 1783))	Гн?	+	_	_	_	_
Пустельга (Falco tinnunculus Linnaeus 1758)	Гн	+	_	_	_	_
Чеглок (Falco subbuteo Linnaeus 1758)	Гн	++	Гн?	+	_	_
Сапсан ( <i>Falco peregrinus</i> Tunstall 1771)	Гн	+	_	_	_	_
Скопа ( <i>Pandion haliaetus</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Хохлатый осоед ( <i>Pernis</i> ptilorhynchus (Temminck 1821))	Гн	+	_	_	_	_
Черный коршун (Milvus migrans (Boddaert 1783))	Гн	+	Гн?	+	_	_
Орлан-белохвост ( <i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus 1758))	Гн?	+				
Bосточный лунь (Circus spilonotus [aeruginosus] Kaup 1847)	Гн	+	_	_	_	_
Полевой лунь ( <i>Circus cyaneus</i> (Linnaeus 1766))	Гн	+	_	_	_	_
Малый перепелятник (Accipiter gularis (Temminck et Schlegel 1844))	Гн	+	_	_	_	_
Перепелятник (Accipiter nisus (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Тетеревятник ( <i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus 1758))	ГО	+	ГО	+	_	_
Канюк ( <i>Buteo buteo</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	Гн?	+	K	+
Mохноногий курганник ( <i>Buteo hemilasius</i> Temminck et Schlegel 1844)	Гн	+	Гн	+	К	+
Беркут (Aquila chrysaetos (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Серый журавль ( <i>Grus grus</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Черный журавль ( <i>Grus monacha</i> Temminck 1835)	Гн	+	_	_	_	_

Таблица 2. Продолжение

D	Лесно	й пояс	Подгольцово-ре	дколесный пояс	Гольцово-тундровый пояс	
Вид	статус	обилие	статус	обилие	статус	обилие
Восточный пастушок (Rallus indicus Blyth 1849)	Гн?	+	_	_	_	_
Чибис (Vanellus vanellus (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Малый зуек ( <i>Charadrius dubius</i> Scopoli 1786)	Гн	+	Гн?	+	_	_
Хрустан (Eudromias morinellus (Linnaeus 1758))	_	_	_	_	Гн	+
Вальдшнеп (Scolopax rusticola Linnaeus 1758)	Гн	+++	_	_	_	_
Горный дупель ( <i>Gallinago</i> solitaria Hodgson 1831)	Гн	+	_	_	_	_
Азиатский бекас (Gallinago stenura (Bonaparte 1831))	Гн	+++	_	_	_	_
Бекас (Gallinago gallinago (Linnaeus 1758))	Гн	++	Гн	++	_	_
Дальневосточный кроншнеп ( <i>Numenius madagascariensis</i> (Linnaeus 1766))	Гн	+	_	_	_	_
Поручейник ( <i>Tringa stagnatilis</i> (Bechstein 1803))	Гн?	+	_	_	_	_
Большой улит ( <i>Tringa</i> nebularia (Gunnerus 1767))	Гн	++	_	_	_	_
Черныш ( <i>Tringa ochropus</i> Linnaeus 1758)	Гн	++	_	_	_	_
Фифи ( <i>Tringa glareola</i> Linnaeus 1758)	Гн	++	Гн?	++	_	_
Перевозчик (Actitis hypoleucos (Linnaeus 1758))	Гн	+++	_	_	_	_
Mородунка (Xenus cinereus (Güldenstädt 1775))	Гн?	+	_	_	_	_
Длиннопалый песочник ( <i>Calidris subminuta</i> (Middendorff 1853))	Гн	+	_	_	_	_
Сизая чайка ( <i>Larus canus</i> Linnaeus 1758)	Гн	+++	Гн?	++	K	++
Восточносибирская чайка (Larus vegae Palmén 1887)	Гн	+	_	_	_	_
Озерная чайка ( <i>Larus</i> ridibundus Linnaeus 1766)	Гн	++	_	_	_	_
Малая чайка ( <i>Larus minutus</i> Pallas 1776)	Гн?	+	_	_	_	_
Речная крачка (Sterna hirundo Linnaeus 1758)	Гн	+++	Гн	++	_	_
Белокрылая крачка (Chlidonias leucopterus (Temminck 1815))	Гн	+	_	_	_	_

Таблица 2. Продолжение

Вид	Лесной пояс		Подгольцово-редколесный пояс		Гольцово-тундровый поя	
211/4	статус	обилие	статус	обилие	статус	обилие
Сизый голубь ( <i>Columba</i> <i>livia</i> J.F. Gmelin 1789)	ГО	+++++	_	_	_	_
Большая горлица ( <i>Streptopelia</i> orientalis (Latham 1790))	Гн	++	_	_	_	_
Кукушка ( <i>Cuculus canorus</i> Linnaeus 1758)	Гн	++	Гн	+	Гн	+
Глухая кукушка ( <i>Cuculus</i> optatus Gould 1845)	Гн	+++	Гн	+	_	_
Филин ( <i>Bubo bubo</i> (Linnaeus 1758))	ГО	+	_	_	_	_
Бородатая неясыть ( <i>Strix</i> nebulosa J.R. Forster 1772)	ГО	++	_	_	_	_
Moxнoнoгий сыч ( <i>Aegolius</i> funereus (Linnaeus 1758))	ГО	+	_	_	_	_
Воробьиный сычик ( <i>Glaucidium</i> passerinum (Linnaeus 1758))	ГО	+	_	_	_	_
Ястребиная сова (Surnia ulula (Linnaeus 1758))	ГО	+	_	_	_	_
Ушастая сова ( <i>Asio otus</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Болотная сова ( <i>Asio flammeus</i> (Pontoppidan 1763))	Гн	++	_	_	_	_
Колючехвостый стриж ( <i>Hirundapus caudacutus</i> (Latham 1801))	Гн	+	_	_	_	_
Белопоясный стриж ( <i>Apus</i> pacificus (Latham 1801))	Гн	+++++	_	_	_	_
Зимородок ( <i>Alcedo atthis</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Удод ( <i>Upupa epops</i> Linnaeus 1758)	Гн?	+	_	_	_	_
Вертишейка ( <i>Jynx torquilla</i> Linnaeus 1758)	Гн	++	_	_	_	_
Малый пестрый дятел ( <i>Dendro-copos minor</i> (Linnaeus 1758))	Γ	+	_	_	_	_
Большой пестрый дятел ( <i>Den-drocopos major</i> (Linnaeus 1758))	ГО	++	_	_	_	_
Грехпалый дятел ( <i>Picoides</i> ridactylus (Linnaeus 1758))	ГО	++	ГО	++	_	_
Желна ( <i>Dryocopus martius</i> Linnaeus 1758))	ГО	++	_	_	_	_
Рогатый жаворонок ( <i>Eremoph-la alpestris</i> (Linnaeus 1758))	_	_	_	_	Гн	++
Полевой жаворонок  Alauda arvensis Linnaeus 1758)	Гн	++++	_	_	_	_
Церевенская ласточка (Hirundo rustica Linnaeus 1758)	Гн	++	Гн	+	_	_

Таблица 2. Продолжение

Вид	Лесно	ой пояс	Подгольцово-ре	дколесный пояс	Гольцово-тундровый пояс	
Бид	статус	обилие	статус	обилие	статус	обилие
Воронок ( <i>Delichon urbicum</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+++	_	_	_	_
Степной конек ( <i>Anthus</i> richardi Vieillot 1818)	Гн	++++	_	_	_	_
Лесной конек (Anthus trivialis (Linnaeus 1758))	Гн	++	_	_	_	_
Пятнистый конек (Anthus hodgsoni Richmond 1907)	Гн	+++	Гн	+++	Гн?	++
Горный конек (Anthus spinoletta (Linnaeus 1758))	_	_	Гн?	++	Гн	++
Зеленоголовая трясогузка ( <i>Motacilla taivana</i> (Swinhoe 1863))	Гн	+++	Гн	++	Гн	++
Горная трясогузка (Motacilla cinerea Tunstall 1771)	Гн	+++	Гн	++	Гн?	+
Белая трясогузка ( <i>Motacilla alba</i> Linnaeus 1758)	Гн	+++	Гн	+	_	_
Свиристель ( <i>Bombycilla</i> garrulus (Linnaeus 1758))	ГО	++	_	_	_	_
Амурский свиристель ( <i>Bomby-cilla japonica</i> (P.F. Siebold 1824))	ГО	+	_	_	_	_
Оляпка ( <i>Cinclus cinclus</i> (Linnaeus 1758))	ГО	+	_	_	_	_
Альпийская завирушка ( <i>Prunella collaris</i> (Scopoli 1769))	_	_	_	_	Гн	+++
Гималайская завирушка ( <i>Prunella himalayana</i> (Blyth 1842))	_	_	_	_	Гн	+
Сибирская завирушка ( <i>Prunella montanella</i> (Pallas 1776))	Гн	++	Гн	++	Гн?	+
Оливковый дрозд ( <i>Turdus</i> obscurus J.F. Gmelin 1789)	Гн	++	_	_	_	_
Сизый дрозд ( <i>Turdus hortulorum</i> P.L. Sclater 1863)	Гн	++	_	_	_	_
Краснозобый дрозд ( <i>Turdus</i> ruficollis Pallas 1776)	Гн	++	Гн	++	_	_
Рыжий дрозд ( <i>Turdus</i> naumanni Temminck 1820)	Гн	+++	Гн	++	_	_
Бурый дрозд ( <i>Turdus</i> eunomus Temminck 1831)	Гн?	+	_	_	_	_
Рябинник ( <i>Turdus pilaris</i> Linnaeus 1758)	Гн	+	_	_	_	_
Белобровик ( <i>Turdus iliacus</i> Linnaeus 1758)	Гн	+	_	_	_	_
Певчий дрозд ( <i>Turdus</i> philomelos C.L. Brehm 1831)	Гн	+	_	_	_	_

Таблица 2. Продолжение

Вид	Лесно	ой пояс	Подгольцово-ре	дколесный пояс	Гольцово-тундровый пояс	
<b>Б</b> ИД	статус	обилие	статус	обилие	статус	обилие
Сибирский дрозд (Zoothera sibirica (Pallas 1776))	Гн	+	_	_	-	_
Пестрый дрозд (Zoothera varia (Pallas 1811))	Гн	+	_	_	_	_
Горихвостка-лысушка ( <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus 1758))	Гн	+	_	_	_	_
Соловей-свистун ( <i>Luscinia</i> sibilans (Swinhoe 1863))	Гн	+++	_	_	_	_
Синий соловей ( <i>Luscinia cyane</i> (Pallas 1776))	Гн	+++	_	_	_	_
Соловей-красношейка ( <i>Luscinia calliope</i> (Pallas 1776))	Гн	+++	Гн	+++	Гн?	+
Варакушка ( <i>Luscinia svecica</i> (Linnaeus 1758))	_	_	_	_	Гн	+
Синехвостка ( <i>Tarsiger cyanurus</i> (Pallas 1773))	Гн	+++	Гн	++	_	_
Восточный черноголовый чекан (Saxicola stejnegeri (Parrot 1908))	Гн	+++	Гн	+++	_	_
Каменка ( <i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus 1758))	_	_	_	_	Гн	++
Пестрогрудая мухоловка ( <i>Muscicapa griseisticta</i> (Swinhoe 1861))	Гн	+	_	_	_	_
Сибирская мухоловка ( <i>Musci-capa sibirica</i> J.F. Gmelin 1789)	Гн	++	_	_	_	_
Ширококлювая мухоловка ( <i>Muscicapa dauurica</i> Pallas 1811)	Гн	+	_	_	_	_
Таежная мухоловка ( <i>Ficedula mugimaki</i> (Temminick 1836))	Гн	++	_	_	_	_
Восточная малая мухоловка (Ficedula albicilla (Pallas 1811))	Гн	+++	Гн	++	_	_
Певчий сверчок ( <i>Locustella</i> certhiola (Pallas 1811))	Гн	+++	Гн	++	_	_
Пятнистый сверчок (Locustella lanceolata (Temminick 1840))	Гн	+++	Гн	++	_	_
Толстоклювая камышевка ( <i>Phragmaticola aedon</i> (Pallas 1776))	Гн	++	_	_	_	_
Пеночка-теньковка ( <i>Phyllosco- pus collybita</i> (Vieillot 1817))	Гн	+++	_	_	Гн?	+
Пеночка-таловка ( <i>Phylloscopus borealis</i> (J.H. Blasius 1858))	Гн	+++	Гн	+++	Гн?	+
Зеленая пеночка ( <i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sundevall 1837))	Гн	+++	Гн	+++	_	_
Бледноногая пеночка ( <i>Phylloscopus tenellipes</i> Swinhoe 1860)	Гн	+	_	_	_	_

Таблица 2. Продолжение

Вид	Лесно	й пояс	Подгольцово-ре	едколесный пояс	Гольцово-тундровый пояс	
<b>Б</b> ИД	статус	обилие	статус	обилие	статус	обилие
Пеночка-зарничка ( <i>Phyllosco-</i> <i>pus inornatus</i> (Blyth 1842))	Гн	+++	Гн	++	_	_
Корольковая пеночка ( <i>Phylloscopus proregulus</i> (Pallas 1811))	Гн	+++	Гн	++	_	_
Бурая пеночка ( <i>Phylloscopus fuscatus</i> (Blyth 1842))	Гн	++++	Гн	+++	Гн	++
Толстоклювая пеночка ( <i>Phylloscopus schwarzi</i> (Radde 1863))	Гн	++	Гн	++	_	_
Ополовник ( <i>Aegithalos</i> caudatus (Linnaeus 1758))	ГО	++	_	_	_	_
Пухляк ( <i>Parus montanus</i> Conrad von Baldenstein 1827)	ГО	+++	Гн	+++	_	_
Сероголовая гаичка ( <i>Parus cinctus</i> Boddaert 1783)	ГО	++	Гн	++	_	_
Mосковка <i>Parus ater</i> (Linnaeus 1758)	ГО	+	_	_	_	_
Большая синица ( <i>Parus major</i> Linnaeus 1758)	ГО	+++	_	_	_	_
Поползень (Sitta europaea Linnaeus 1758)	ГО	++	Гн	++	_	_
Пищуха (Certhia familiaris Linnaeus 1758)	ГО	+	_	_	_	_
Сибирский жулан (Lanius cristatus Linnaeus 1758)	Гн	++	Гн	++	_	_
Северный сорокопут (Lanius borealis Vieillot 1808)	Гн?	+	_	_	_	_
Кукша ( <i>Perisoreus infaustus</i> (Linnaeus 1758))	ГО	++	Гн	+	_	_
Сойка (Garrulus glandarius (Linnaeus 1758))	ГО	_	_	_	_	_
Голубая сорока (Cianopica cyanus (Pallas 1776))	ГО	+	_	_	_	_
Кедровка ( <i>Nucifraga</i> caryocatactes (Linnaeus 1758))	ГО	+++	Гн	+++	K	+
Восточная черная ворона (Corvus orientalis Eversmann 1841)	Гн	+++	Гн?	+	_	_
Ворон (Corvus corax Linnaeus 1758)	ГО	++	Гн?	+	K	+
Скворец ( <i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus 1758)	Гн	+	_	_	-	_
Домовый воробей ( <i>Passer domesticus</i> (Linnaeus 1758))	ГО	++++	_	_	_	_
Полевой воробей (Passer montanus (Linnaeus 1758))	ГО	+++	_	_	_	_
Юрок ( <i>Fringilla montifringilla</i> Linnaeus 1758)	Гн	++++	Гн	+++	_	_

Таблица 2. Окончание

D	Лесно	ой пояс	Подгольцово-р	едколесный пояс	Гольцово-тундровый пояс	
Вид	статус	обилие	статус	обилие	статус	обилие
Чиж (Spinus spinus (Linnaeus 1758))	Гн	+++	Гн	+++	_	_
Чечетка (Acanthis flammea (Linnaeus 1758))	ГО	+++	ГО	++	ГО	++
Сибирский горный вьюрок (Leucosticte arctoa (Pallas 1811))	_	_	_	_	Гн	++
Чечевица ( <i>Carpodacus erythrinus</i> (Pallas 1770))	Гн	+++	Гн	++	Гн?	+
Сибирская чечевица (Carpodacus roseus (Pallas 1776))	Гн	++	Гн?	++	_	_
Щур ( <i>Pinicola enucleator</i> (Linnaeus 1758))	ГО	++	ГО	+++	Гн?	+
Клест-еловик ( <i>Loxia</i> curvirostra Linnaeus 1758)	ГО	++	_	_	_	_
Белокрылый клест ( <i>Loxia leucoptera</i> J.F. Gmelin 1789)	ГО	+++	ГО?	+++	K	+
Снегирь ( <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus 1758))	ГО	+	_	_	_	_
Серый снегирь ( <i>Pyrrhula cineracea</i> Cabanis 1872)	ГО	++	_	_	_	_
Белошапочная овсянка ( <i>Emberiza leucocephalos</i> S.G. Gmelin 1771)	Гн	++	Гн?	+	_	_
Полярная овсянка ( <i>Schoeniclus pallasi</i> (Cabanis 1851))	Гн	++	Гн	+++	_	_
Дубровник ( <i>Ocyris aureolus</i> (Pallas 1773))	Гн	+++	Гн	++	_	_
Рыжая овсянка (Ocyris rutilus (Pallas 1776))	Гн	+++	Гн	+++	_	_
Седоголовая овсянка (Ocyris spodocephala (Pallas 1776))	Гн	+++	_	_	_	_
Овсянка-крошка ( <i>Ocyris pusillus</i> (Pallas 1776))	Гн	++	Гн?	+++	_	_
Желтобровая овсянка (Ocyris chrysophrys (Pallas 1776))	Гн	+++	_	_	_	_
Овсянка-ремез (Ocyris rusticus (Pallas 1776))	Гн	+++	Гн	+++	_	_

Примечания. Характер пребывания:  $\Gamma$ н — гнездящийся перелетный вид;  $\Gamma$ н? — вероятно гнездящийся;  $\Gamma$ О — гнездящийся оседлый и полуоседлый; K — кочующий и кормящийся, гнездящийся в нижележащих поясах.

Обилие: + — вид очень редкий (0.01—0.09 особи/км<sup>2</sup> в среднем по занимаемым в пределах пояса местообитаниям), + — редкий (0.1—0.9 особи/км<sup>2</sup>), + ++ — обычный (1—9 особей/км<sup>2</sup>), + ++ — многочисленный (10—99 особей/км<sup>2</sup>), + ++ ++ — весьма многочисленный вид (100 и более особей/км<sup>2</sup>). Градации обилия приводятся по данным Кузякина (1965). Прочерк — вид отсутствует.

гольского типов фаун. Остальные виды птиц Алданского нагорья представлены транспалеарктами (50 видов), что составляет 28.6% от общего числа видов.

Установлено соотношение различных типов фаун по трем высотным поясам Алданского нагорья (табл. 4). Так, в лесном поясе, как и в целом для территории изучаемого региона, преобладают

Таблица 3. Таксономическая структура авифауны Алданского нагорья

No	Отряд	Число видов	Доля видов, %
1	Воробьеобразные Passeriformes	93	47.2
2	Ржанкообразные Charadriiformes	27	13.2
3	Гусеобразные Anseriformes	24	11.6
4	Соколообразные Falconiformes	15	8
5	Совообразные Strigiformes	7	3.5
6	Курообразные Galliformes	7	3.5
7	Дятлообразные Piciformes	5	2.5
8	Журавлеобразные Gruiformes	5	2.5
9	Аистообразные Ciconiiformes	3	1.5
10	Голубеобразные Columbiformes	3	1.5
11	Стрижеобразные Apodiformes	2	1
12	Кукушкообразные Cuculiformes	2	1
13	Гагарообразные Gaviiformes	2	1
14	Удодообразные Upupiformes	1	0.5
15	Ракшеобразные Coraciiformes	1	0.5
16	Поганкообразные Podicipediformes	1	0.5

Таблица 4. Фаунистический состав гнездящихся видов птиц Алданского нагорья

№	Типы и внетиповые	Лесной пояс		Подгольцово- редколесный пояс		Гольцово- тундровый пояс		Всего	
7.45	группы фауны	число видов	доля, %	число видов	доля, %	число видов	доля, %	число видов	доля, %
1	Сибирский	63	38.0	29	48.3	6	27.3	63	36.0
2	Транспалеаркты	48	28.9	12	20.0	2	9.1	50	28.6
3	Китайский	16	9.6	8	13.3	3	13.6	17	9.7
4	Европейский	18	10.8	4	6.7	2	9.1	18	10.3
5	Арктический	5	3.0	3	5.0	4	18.2	7	4.0
6	Голаркты	4	2.4	2	3.3	1	4.5	5	2.9
7	Монгольский	3	1.8	1	1.7	0	0.0	3	1.7
8	Неясного происхождения	7	4.2	0	0.0	1	4.5	7	4.0
9	Тибетский	1	0.6	1	1.7	3	13.6	4	2.3
10	Средиземноморский	1	0.6	0	0.0	0	0.0	1	0.6
Итог	0	166	100.0	60	100.0	22	100.0	175	100.0

сибирские виды — 63 (38%), европейские — 18 (10.8%) и китайские — 17 (9.6%). Высока доля транспалеарктов, из которых отмечено 48 видов (28.9%), а остальные типы фаун менее значимы. В подгольцово-редколесном поясе, как и в предыдущем, лидируют сибирские виды, но доля китайских видов здесь выше, что, вероятно, обусловлено наличием редколесий и кустарников, которые более благоприятны для их гнездования. По сравнению с лесным поясом, в подгольцовом-редколесном поясе значительно меньше транспалеарктов — 12 видов (20%), что объяснятся не столь

оптимальными условиями среды обитания для широкораспространенных птиц. В гольцовотундровом поясе, кроме преобладающих сибирских видов, значима доля арктических (18.2%), тибетских и китайских видов по 13.6%, по два вида отмечено для представителей транспалеарктов и европейских видов. Доля остальных типов фаун составляет по 4.5%.

Авифауна Алданского нагорья неоднородна не только по составу типов фаун, но также по сочетанию формирующих ее зонально-ландшафтных групп (табл. 5). Гнездовая фауна птиц представле-

№	Зонально-ландшафтные	Лесной пояс		Подгольцово- редколесный пояс		Гольцово- тундровый пояс		Всего	
3 12	группы	число видов	доля, %	число видов	доля, %	число видов	доля, %	число видов	доля, %
1	Широкораспространенная	74	44.6	19	31.7	5	22.7	74	42.5
2	Бореальная	66	39.8	28	46.7	4	18.2	66	37.9
3	Бореально-гипоарктическая	15	9.0	8	13.3	5	22.7	16	9.2
4	Гипоарктическая	5	3.0	2	3.3	0	0.0	5	2.9
5	Альпийская	1	0.6	1	1.7	4	18.2	4	2.3
6	Арктоальпийская	0	0.0	1	1.7	4	18.2	4	2.3
7	Степе-лесостепная	4	2.4	1	1.7	0	0.0	4	2.3
8	Широколиственных лесов	1	0.6	0	0.0	0	0.0	1	0.6
Ито	0	166	100	60	100	22	100	175	100

Таблица 5. Зонально-ландшафтные группы гнездящихся видов птиц Алданском нагорья

на 8 такими группами, выделенными на основе представлений Чернова (1976, 1980), Кищинского (1980, 1988) и Романова (2013). В ее состав входят широкораспространенные — 74 вида (42.5%), бореальные — 66 видов (37.9%), бореально-гипоарктические — 16 видов (9.2%), гипоарктические — 5 (2.9%), альпийская, арктоальпийская и степелесостепная группы — по 4 вида (2.3%). Группу широколиственных лесов представляет единственный вид — мандаринка (0.6%).

В лесном поясе Алданского нагорья преобладают широкораспространенные виды (44.6%). Вклад бореальной группы составляет 39.8%, кроме того, 9% видов входят в состав бореально-гипоарктической группы и присутствует лишь 3% гипоарктов, представленных таежным гуменником, горбоносым турпаном, азиатским бекасом, полярной овсянкой и овсянкой-крошкой. Степелесостепная группа птиц состоит из мохноногого курганника, поручейника, перепела и степного конька. Первый вид отмечен практически по всей территории Алданского нагорья, о чем свидетельствуют его находки как по литературным (Воробьев, 1963; Перфильев, 1986; Егоров и др. 2002;), так и по нашим данным. Поручейник в период наших исследований отмечен по долине среднего течения р. Алдан. Степной конек был зарегистрирован в 2019 г. на сенокосных лугах и выпасах по долине р. Якокит. Единственный альпийский вид представлен горным дупелем, который был обнаружен Перфильевым (1986) в гнездовой период по долинам горных рек Чульман и Унгра. Возможное гнездование представителя группы птиц, предпочитающих широколиственные леса, мандаринки на территории исследуемого региона связано с находкой сеголетка в 2018 г. (Красная книга Республики Саха (Якутия), 2019).

В подгольцово-редколесном поясе после преобладающих бореальных видов лидируют

широкораспространенные птицы (31.7%), еще меньше отмечено бореально-гипоарктических видов (табл. 5). Гипоарктическая группа представлена двумя видами, кроме нее здесь зарегистрированы тундряная куропатка и горный конек из группы арктоальпийских и альпийских видов. В авифауне гольцово-тундрового пояса, кроме лидирующих широкораспространенных и бореально-гипоарктических видов (по 22.7%), преобладают представители альпийской, арктоальпийской и бореальной группы по 18.2%. Альпийская группа представлена характерными горными видами — альпийской и гималайской завирушками, сибирским горным вьюрком и горным коньком. Арктоальпийская группа птиц представлена четырьмя видами - тундряной куропаткой, рогатым жаворонком, каменкой и хрустаном, кроме того, из-за наличия кедровых стлаников, здесь зарегистрировано четыре бореальных вида (соловей-красношейка, щур, белокрылый клест и кедровка).

#### Сопоставление гнездовой авифауны Алданского нагорья и сопредельных территорий

Для сравнения гнездовой авифауны Алданского нагорья и сопредельных регионов использованы сведения еще по четырем ключевым горным территориям Восточной Сибири. Это Баргузинский и Кодарский хребты и Витимское плоскогорье, расположенные южнее (Ананин, 2010; Измайлов, 1967; Волков, 2016), а также Верхоянский хребет, находящийся севернее (Борисов и др., 2011; Романов и др., 2019).

В целом, наибольшее разнообразие гнездовой авифауны отмечено на Алданском нагорье — 175 видов, немного меньше этот показатель на Баргузинском хребте — 156, на Витимском плоскогорье — 151 и на Кодарском хребте — 134, а ми-

нимальное количество видов отмечено в системе гор наиболее северного Верхоянского хребта — 91. Большее видовое богатство авифауны Алданского нагорья определяется не только его лучшей обследованностью, но и тем, что водно-околоводные и лугово-болотные "равнинные" виды имеют большие возможности по распространению в предгорно-низкогорные участки этого нагорья с прилежащей Центрально-Якутской равнины. На всех четырех сравниваемых территориях авифауна включает 55 общих гнездящихся видов, из которых воробьеобразных -28, гусеообразных -5, ржанкообразных -6, соколообразных -5, курообразных -3, совообразных и дятлоообразных по 3 и кукушкообразных — 2. Для Алданского нагорья характерны следующие виды птиц, которые не отмечены на сопредельных территориях мохноногий курганник, тетерев, дикуша, черный журавль, дальневосточный кроншнеп, сизый голубь, пестрогрудая мухоловка и сизый дрозд, т.е. в основном виды, которые не характерны для горных территорий либо которые имеют более восточные ареалы. Одновременно на Баргузинском, Кодарском хребтах и Витимском плоскогорье, без учета Верхоянья с его более низким видовым богатством, присутствуют четыре гнездящихся вида птиц: большой подорлик, большой кроншнеп (Numenius arquata (Linnaeus 1758)), длиннохвостая неясыть (Strix uralensis Pallas 1771) и крапивник (Troglodytes troglodytes (Linnaeus 1758)). Эти виды имеют более западные и южные ареалы по отношению к Алданскому нагорью. Расположение существенной части Верхоянского хребта севернее Полярного круга, значительная приподнятость ее над уровнем моря, близость холодных акваторий, контрастный рельеф обуславливают суровые природные условия этой горной системы, и, как следствие, относительную бедность орнитофауны и низкую плотность населения птиц. Здесь гнездятся виды, для которых характерны более северные области гнездования – бурокрылая ржанка (Pluvialis fulva (J.F. Gmelin 1789)), круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* (Linnaeus 1758)), кроншнеп-малютка (*Numenius* minutus Gould 1841) и большой песочник (Calidris tenuirostris (Horsfield 1821)).

Только на Баргузинском хребте отмечены красноголовый нырок (Aythya ferina (Linnaeus 1758)), седой дятел (Picus canus J.F. Gmelin 1788), серый скворец (Sturnus cineraceus Temminck 1835), желтоголовый королек (Regulus regulus (Linnaeus 1758)) и пестрый каменный дрозд (Monticola saxatilis (Linnaeus 1766)), а на Кодарском хребте зарегистрированы деряба (Turdus viscivorus Linnaeus 1758) и дубонос (Coccothraustes coccothraustes (Linnaeus 1758)). Лишь на Витимском плоскогорье гнездятся огарь (Tadorna ferruginea (Pallas 1764)), черная кряква (Anas zonorhyncha Swinhoe 1866), серая утка (Anas strepera Linnaeus 1758), орел-мо-

гильник (Aquila heliaca Savigny 1809), бородатая куропатка (Perdix dauurica (Pallas 1811)), дрофа (Otis tarda Linnaeus 1758), большой козодой (Caprimulgus indicus Latham 1790), черный стриж (Apus apus (Linnaeus 1758)), сорока (Pica pica (Linnaeus 1758)), даурская галка (Corvus dauuricus Pallas 1776), грач (Corvus frugilegus Linnaeus 1758) и урагус (Uragus sibiricus (Pallas 1773)). Кроме того, только на территории гор Верхоянья, Баргузинского и Кодарского хребтов зарегистрирован гольцовый конек (Anthus rubescens (Tunstall 1771)), а на Витимском плоскогорье и на Верхоянском хребте — береговушка (Riparia riparia (Linnaeus 1758)).

Фаунистический состав гнездящихся видов птиц Алданского нагорья и сопредельных территорий без участия транспалеарктов - китайскосибирский с заметным участием европейских видов и арктических — в горах Верхоянья (табл. 6). Тибетский тип фауны наиболее представлен на Баргузинском хребте, что связано с наиболее широким распространением здесь гольцово-тундрового пояса, который занимает около 32% площади этого хребта (Ананин, 2010). На Алданском нагорье зарегистрированы 4 вида тибетского типа фауны — горный дупель, горный конек, альпийская и гималайская завирушки. По 2 тибетских вида отмечаются в южной части сравниваемого региона — на Витимском плоскогорье и в северной – на Верхоянском хребте. В связи с тем, что на юге Витимского плоскогорья распространены степи, здесь выше доля представителей монгольского типа фауны. Немного меньше монгольских видов зарегистрировано на Баргузинском хребте и еще меньше (по 3 вида) на Алданском нагорье и Кодарском хребте.

В связи с тем, что Верхоянский хребет и Алданское нагорые расположены в более северных широтах, в авифауне этих территорий выше доля представителей арктического типа фауны (9 и 7 видов), меньше арктических видов отмечено на Баргузинском, Кодарском хребтах и Витимском плоскогорые. Средиземноморский тип фауны присутствует только на Баргузинском хребте и Алданском нагорые, он представлен сизым голубем, обитающим в поселках и городах.

Уровни сходства состава гнездящихся видов птиц Алданского нагорья, Баргузинского, Кодарского хребтов, Витимского плоскогорья и Верхоянья вычислены по коэффициенту Жаккара (рис. 2). Наиболее тесную группу образуют гнездящиеся виды Баргузинского хребта и Алданского нагорья. Такое высокое сходство, объясняется прежде всего широким распространением таежной растительности и сходной высотной дифференциацией растительных сообществ. Чуть меньшее сходство наблюдается с авифауной Кодарского хребта, что, вероятно, связано с наибольшей пло-

Типы и внетиповые	Баргузинский хребет (Ананин, 2010)		Алданское нагорье (наши данные)		Витимское плоскогорье (Измайлов, 1967)		Верхоянский хребет (Борисов и др., 2011; Романов и др., 2019)		Кодарский хребет (Волков, 2016)	
группы фауны	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Сибирский	56	35.9	63	36.2	48	31.6	38	41.8	53	39.6
Европейский	9	5.8	18	10.3	17	11.2	6	6.6	13	9.7
Китайский	16	10.3	17	9.2	19	12.5	5	5.5	15	11.2
Тибетский	6	3.8	4	2.3	2	1.3	2	2.2	5	3.7
Монгольский	5	3.2	3	1.7	7	4.6	0	0	3	2.2
Арктический	3	1.9	7	4	3	2.0	9	9.9	4	3.0
Средиземноморский	1	0.6	1	0.6	0	0	0	0	0	0.0
Транспалеаркты	56	35.9	50	28.7	48	31.6	26	28.6	36	26.9
Голаркты	2	1.3	4	2.3	4	2.6	2	2.2	3	2.2
Неясного	2	1.3	8	4	4	2.6	3	3.3	2	1.5
происхожления										

151

100

**Таблица 6.** Фаунистический состав гнездящихся видов птиц Алданского нагорья, Баргузинского и Кодарского хребтов, Витимского плоскогорья и Верхоянья

щадью высокогорий (около 40%) от его общей территории (Волков, 2016). Низкое сходство авифауны Витимского плоскогорья, с остальными объясняется несколько иными природно-климатическими условиями, наличием остепненных участков и, как следствие, некоторыми отличиями в видовом составе птиц. Наименьшая связь отмечена с авифауной Верхоянского хребта, что обусловлено наиболее северным расположением этой территории и более низким видовым богатством птиц. Основной тренд территориальных изменений авифаун совпадает с увеличением теплообеспеченности в южном направлении.

156

Всего:

100

175

100

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Установленная для Алданского нагорья таксономическая структура авифауны с преобладанием воробьеобразных и заметным участием ржанкообразных, гусеобразных и соколообразных характерна и для соседних равнинных территорий лесной зоны, например, для долины Средней Лены (Вартапетов, Гермогенов, 2013). Авифауна изучаемого региона гетерогенна и включает виды, принадлежащие к различным типам фаун и зонально-ландшафтным группировкам. Это определяется ландшафтной разнородностью Алданского нагорья — высокоприподнятой и глубоко расчлененной плоскогорной поверхности со средними высотами междуречий 800-1000 м над ур. м. Над нею поднимаются короткие горные хребты и отдельные гольцовые группы высотой 1400—2000 м над ур. м., имеются широкие, хорошо разработанные долины рек, стекающих к р. Алдан (Гвоздецкий, Михайлов, 1963).

91

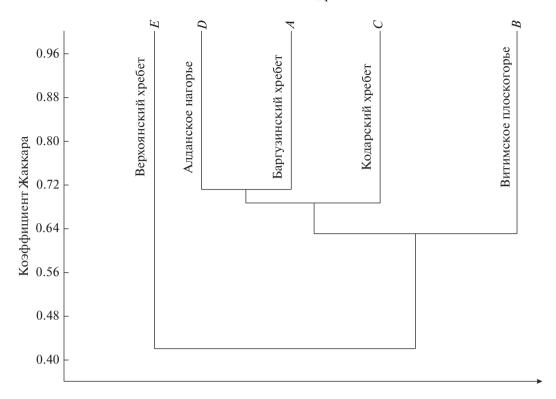
100

134

100

В лесном поясе преобладают по численности сибирские (юрок, пухляк и корольковая пеночка) и китайские виды (пятнистый конек и бурая пеночка). При переходе к подгольцово-редколесному поясу увеличивается доля представителей китайского типа фауны, но наиболее велика доля видов сибирского типа (пеночка-таловка, соловей-красношейка, восточный черноголовый чекан и юрок), а также транспалеарктов. В гольцово-тундровом поясе, по сравнению с нижележашими, заметна доля элементов тибетского (альпийская завирушка и горный конек) и арктического (рогатый жаворонок) типов фауны. Из 7 арктических видов наиболее широко распространена белая куропатка, а в горно-тундровых сообществах также зарегистрированы рогатый жаворонок и хрустан. Значительно меньше тибетских и монгольских видов (4 и 3 вида), что связано с тем, что в Алданском нагорье недостаточно открытых пространств для степных и горных птиц. Из тибетских видов наиболее характерны горный конек, альпийская и гималайская завирушки в гольцово-тундровом поясе.

В фаунистическом составе гнездящихся птиц Алданского нагорья в целом преобладают сибирские виды (63), что объясняется господством здесь таежной растительности. На втором месте — виды китайского и европейского типов фауны (17 и 18), из которых первые характерны для марево-луговых сообществ и редколесий, а вторые в основном для селитебных орнитокомплексов.



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства гнездовых авифаун: A — Баргузинский хребет, B — Витимское плоскогорье, C — Кодарский хребет, D — Алданское нагорье, E — Верхоянский хребет.

При этом, доля преобладающего сибирского типа фауны, лишь незначительно уменьшаясь в подгольцово-редколесном поясе по сравнению с лесным, резко снижается в гольцово-тундровом поясе. Участие транспалеарктов и европейских видов в авифауне неуклонно уменьшается при переходе к каждому расположенному выше поясу. Доля элементов арктического и тибетского типов фауны заметно увеличивается в гольцово-тундровом поясе по сравнению с расположенными ниже.

Зонально-ландшафтные группы гнездящихся видов птиц Алданского нагорья в основном представлены широкораспространенными и бореальными видами, что обусловлено неоднородностью и расчлененностью ландшафтов и их высокой облесенностью. Второстепенную роль в формировании авифауны составляют бореально-гипоарктические виды, для которых благоприятно наличие кустарников и водоемов. Гипоаркты представлены пятью видами, каждая из альпийской, арктоальпийской, степе-лесостепной групп — четырьмя видами. Из группы птиц широколиственных лесов отмечена лишь мандаринка. При этом, с продвижением от нижних горных поясов к верхним, снижается доля широкораспространенных и бореальных видов, а доля бореально-гипоарктической, альпийской и арктоальпийской ландшафтно-зональных групп возрастает.

С переходом от ниже- к вышележащим поясам число видов гнездовой авифауны Алданского нагорья резко сокращается (в 2-3 раза), что определяется резким снижением биологической продуктивности и ухудшением погодно-климатических условий в горных редколесьях и тундрах по сравнению с низкогорными лесами среднетаежного облика. Это уменьшение видового богатства даже более выражено, чем в горах северной части Якутии, где в лесном поясе отмечено меньше, а в подгольцово-редколесном и гольцово-тундровым поясах – больше видов птиц, чем на Алданском нагорье (Романов, 2013). Это связано с относительной близостью равнинных тундр и обеднением северотаежных орнитокомплексов в горах Северной Якутии по сравнению со среднетаежными орнитокомплексами в южноякутских горных системах. Если в горах Азиатской Субарктики, наряду с широким распространением видов (более половины из них распространены в двух соседних поясах), достаточно четко выражены лесной, подгольцово-редколесный и гольцовотундровый орнитокомплексы (Романов, 2013), то в горах Южной Якутии обособлены только лесной и гольцово-тундровый орнитокомплексы. Подгольцово-редколесный высотный пояс не только не имеет "собственных", но даже предпочитающих его видов птиц. Авифауна подгольцовий представляет собой резко обедненный вариант лесной авифауны. При этом 107 видов птиц (61% гнездовой авифауны) не распространены выше верхней границы лесного пояса. В гольцово-тундровом поясе гнездится менее 22 отмеченных в нем видов, поскольку птицы, гнездящиеся в более нижних поясах, отмечены в горных тундрах на кормежке и кочевках. Для этого пояса характерно преобладание широкораспространенных и бореально-гипоарктических видов над арктоальпийскими и альпийскими.

При сравнении авифачны Алданского нагорья и других горных систем Восточной Сибири (Верхоянского, Баргузинского, Кодарского хребтов и Витимского плоскогорья) наиболее характерно повсеместное преобладание сибирских видов и транспалеарктов. При этом сибирские виды наиболее представительны в более северных горах на Алданском нагорье, Верхоянском и Кодарском хребтах, а транспалеаркты – в более южных – на Баргузинском хребте и Витимском полоскогорье. В авифаунах сравниваемых территорий доли китайских и европейских видов значительно меньше, но участие китайских видов несколько возрастает в южном направлении. Еще меньше участие тибетских и монгольских видов. Доля арктических видов увеличивается в более северных горах – на Алданском нагорье и особенно в Верхоянье. Участие монгольских видов несколько выше там, где имеются общирные безлесные территории - на Баргузинском хребте и Витимском плоскогорье. Доля тибетских видов возрастает в регионах с обширными высокогорными ландшафтами – на Баргузинском и Кодарском хребтах.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная авифауна Алданского нагорья насчитывает 198 видов, из которых 175 видов отмечено на гнездовании, 19 пролетных и 4 залетных. В лесном поясе гнездится 166 видов, в подгольцово-редколесном -60, в гольцово-тундровом -22. В число гнездовой авифауны гольцовотундрового пояса включены и 13 видов, гнездящихся на его нижней границе и встречающиеся в горной тундре преимущественно на кочевках и в поисках корма, в том числе на снежниках при поиске насекомых, а также на отдельных участках стлаников. Из гнездящихся в лесном поясе видов наиболее характерны юрок, пятнистый конек, бурая пеночка, пухляк и корольковая пеночка; в подгольцовых редколесьях — пеночки: бурая и таловка, восточный черноголовый чекан, соловейкрасношейка и юрок; в гольцовых тундрах – альпийская завирушка, зеленоголовая трясогузка,

рогатый жаворонок, бурая пеночка и горный конек. В лесном и подгольцово-редколесном поясах преобладают представители сибирского типа фауны. С подъемом вверх, в подгольцовых редколесьях увеличивается доля китайских, арктических и тибетских видов, но снижается доля теплолюбивых европейских. В гольцово-тундровом поясе снижается доля сибирских и китайских видов, но увеличивается доля арктических, монгольских и тибетских. Зонально-ландшафтные группировки птиц в основном представлены широкораспространенными и бореальными видами и их соотношение почти одинаково в лесах и редколесьях. В горных тундрах на фоне снижения участия широкораспространенных и бореальных видов увеличивается доля бореально-гипоарктических, арктоальпийских и альпийских видов. Отмечено более высокое сходство гнездовых авифаун наиболее таежных (по составу и распространению растительности и орнитокомплексов) Алданского нагорья. Баргузинского и Кодарского хребтов). Менее сходны авифауны Алданского нагорья и наиболее южного, частично остепненного Витимского плоскогорья, а минимальное сходство зарегистрировано с авифауной Верхоянского хребта, расположенного в более северных широтах.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания по проекту № 0376-2019-0004 AAAA-A17-117020110058-4 "Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение" и поддержана проектом РФФИ № 17-04-00088.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананин А.А., 2010. Птицы Северного Прибайкалья: динамика и особенности формирования населения. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета. 296 с.

Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф., Перфильева В.И., Щербаков И.П., 1987. Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. Якутск: ЯФ СО АН СССР. 156 с.

Борисов З.З., Исаев А.П., Борисов Б.З., 2011. Распространение фауны гнездящихся птиц Верхоянского хребта // Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. Вып. 47. С. 52—78.

Вартапетов Л.Г., Егоров Н.Н., Дегтярев В.Г., Исаев А.П., 2008. Летнее население птиц долины нижнего течения р. Мая // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 1. С. 161—170.

- Вартапетов Л.Г., Егоров Н.Н., Оконешников В.В., 2009. Пандшафтно-экологическая оценка населения птиц долины Среднего Алдана // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 290—298.
- Вартапетов Л.Г., Исаев А.П., Ларионов А.Г., Егоров Н.Н., 2011. Классификация населения птиц Алданского нагорья // Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. Вып. 47. С. 145—152.
- Вартапетов Л.Г., Исаев А.П., Ларионов А.Г., Егоров Н.Н., 2012. Классификация и структура населения птиц Алданского нагорья // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 157—164.
- Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И., 2013. Анализ фауны и классификация населения птиц долины Средней Лены // Зоологический журнал. Т. 92. № 1. С. 77—86.
- Волков С.Л., 2016. Орнитофауна Витимского заповедника (Иркутская область): состав, статус и биотопическое распределение видов // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 34—65.
- Воробьев К.А., 1958. Некоторые результаты орнитологических исследований в Южной Якутии // Зоологический журнал. Т. 37. Вып. 3. С. 465—469.
- *Воробьев К.А.*, 1963. Птицы Якутии. Москва: Изд-во АН СССР. 336 с.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И., 1963. Физическая география СССР. Азиатская часть. Москва: Государственное издательство географической литературы. 571 с.
- *Дегтярев В.Г.*, 2007. Водно-болотные птицы в условиях криоаридной равнины. Новосибирск: Наука. 292 с.
- Егоров Н.Н., Исаев А.П., Находкин Н.А., 2002. Орнитофауна среднего течения р. Алгама // Наземные позвоночные Якутии: экология, распространение, численность. Якутск: ЯФ Изд-во СО РАН. С. 42—50.
- Измайлов И.В., 1967. Птицы Витимского плоскогорья. Улан-Удэ: Бурятское кн. изд-во. 305 с.
- Исаев А.П., Егоров Н.Н., Находкин Н.А., 2006. Население птиц в районе промышленного освоения Эльгинского каменноугольного месторождения // Естествознание и гуманизм. Сборник научных трудов. Т. 3. № 2. Томск: Изд-во ТГУ. С. 42—44.
- Кищинский А.А., 1980. Понятие о гипоарктической и эоарктической авифаунах // Экология, география и охрана птиц. Ленинград. С. 121—133.
- *Кищинский А.А.*, 1988. Орнитофауна Северо-Востока Азии. Москва: Наука. 288 с.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю., 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. Москва: Товарищество научных изданий КМК. Зоологические исследования. № 14. 171 с.
- Красная книга Российской Федерации, 2001. Москва: ACT, Астрель. 862 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия), 2019. Т. 2.: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Москва: Наука. 270 с.
- *Миддендорф А.Ф.*, 1869. Путешествие на Север и Восток Сибири: Север и Восток Сибири в естественно-историческом отношении. Санкт-Петербург:

- Типография Императорской Академии наук. Ч. 2. Отд. 5: Сибирская фауна.
- Перфильев В.И., 1986. Новое в орнитофауне Южной Якутии // Териология, орнитология и охрана природы. Тезисы докл. XI Всесоюз. симпоз. "Биологические проблемы Севера". Якутск. Вып. 3. С. 46.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Романов А.А., 2013. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. Москва. 360 с.
- Романов А.А., Шемякин Е.В., Вартапетов Л.Г., Исаев А.П. Авифауна среднего течения р. Алдан и сопредельных участков Алданского нагорья // Современные исследования животного мира горных экосистем (Сборник научных трудов). С. 110—129.
- Романов А.А., Мелихова Е.В., Зарубина М.А., 2019. Птицы гор Северной Азии: итоги исследований 2010—2018 гг. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. Москва. 250 с.
- Ткаченко М.И., 1924. Распространение некоторых видов птиц по рекам Нижней Тунгуске, Алдану и Мае // Известия Восточно-Сибирского отделения Русского географического общества. Т. XVII. С. 8.
- Чернов Ю.И., 1976. Животный мир субарктики и зональные факторы среды. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва. 52 с.
- *Чернов Ю.И.*, 1980. Жизнь тундры. Москва: Мысль. 236 с.
- Шемякин Е.В., 2019. Новые данные о распространении дальневосточного кроншнепа *Numenius madagas-cariensis* в Якутии // Русский орнитологический журнал. Т. 28. № 1853. С. 5480—5481.
- Шемякин Е.В., Вартапетов Л.Г., Борисов Б.З., Борисов З.З., Исаев А.П., 2014. Летнее население птиц верхних высотно-растительных поясов Алданского нагорья (на примере горы Эвота) // Вестник СВФУ. Т. 11. № 3. С. 53—59.
- Шемякин Е.В., Вартапетов Л.Г., Исаев А.П., 2018. Изученность и современный состав птиц Алданского нагорья // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. Т. 25. № 3. 87—97 с.
- Штегман Б.К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. М.-Л. Вып. 2. 156 с.
- Jaccard P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles. V. 38. P. 69–130.

## AN ANALYSIS OF THE AVIFAUNA OF THE ALDAN HIGHLANDS, NORTHEAST OF THE BAIKAL MOUNTAINOUS COUNTRY

E. V. Shemyakin<sup>1, \*</sup>, L. G. Vartapetov<sup>2, \*\*</sup>, A. P. Isaev<sup>1</sup>, A. G. Larionov<sup>1</sup>, N. N. Egorov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Biological Problems of the Cryolithozone Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia

<sup>2</sup>Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

\*e-mail: shemyakine@mail.ru

\*\*e-mail: lev@eco.nsc.ru

Based on the results of the studies conducted over the past 50 years, the modern avifauna of the Aldan Highlands is established to consist of 198 species, of which 175 are breeding species, 19 migratory, and 4 vagrant ones. The taxonomic, faunal, and landscape-zonal structures of avian complexes are revealed. 166 nesting species are registered in the forest belt, 60 species in the mountainous sparse woodland, and 22 in the mountain tundra areas. More than half of the species that nest in the forest belt are not distributed above its upper limit. The avifauna of the mountain balds, mainly of the mountain tundra, is better represented by widespread and boreal hypo-arctic species than by alpine and arctic-alpine ones.

Keywords: avifauna, avian complexes, Aldan Upland, taxonomy, landscape-zonal structure

УЛК 502.2.05

# ПРИЧИНЫ СНИЖЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЗАПАДНЫХ ПОДВИДОВ ГУМЕННИКА (ANSER FABALIS FABALIS И ANSER FABALIS ROSSICUS): О ЧЕМ ГОВОРЯТ ДАННЫЕ КОЛЬЦЕВАНИЯ?

© 2021 г. И. Н. Панов<sup>а, b, \*</sup>, К. Е. Литвин<sup>а, \*\*</sup>, Б. С. Эббинге<sup>с</sup>, С. Б. Розенфельд<sup>а,\*\*\*</sup>

<sup>a</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, 119071 Россия <sup>b</sup>Зоологический институт РАН, С.-Петербург, 199034 Россия <sup>c</sup>Вагенингенский университет, Гелдерланд, Вагенинген, Нидерланды

\*e-mail: kuksha@yandex.ru
\*\*e-mail: kelitvin@gmail.com
\*\*\*e-mail: rozenfeldbro@mail.ru
Поступила в редакцию 05.06.2020 г.
После доработки 11.11.2020 г.
Принята к публикации 16.11.2020 г.

Проведен анализ данных возвратов колец с гуменников (Anser fabalis), помеченных с 1960 по 2013 гг. на зимовках в Нидерландах, где для существенной части птиц был указан подвид (A. f. fabalis или A. f. rossicus). Большая часть находок зарегистрирована на территории бывшего СССР, преимущественно в Российской Федерации. Проверяется гипотеза о том, что подвид A. f. fabalis подвергается большему воздействию пресса охоты, по сравнению с A. f. rossicus. Для этого проводятся сравнение сроков дожития птиц двух подвидов и анализ сезонного распределения находок окольцованных птиц. Обсуждаются в среднем меньшие сроки дожития A. f. fabalis (в сравнении с A. f. rossicus); многолетний сдвиг сроков добычи в сторону весенней охоты; а также возможная смена регионов зимовок гуменника (рост значения восточноевропейских зимовок) как еще одна причина резкого уменьшения численности зимующего A. f. fabalis в Нидерландах.

Ключевые слова: Anser fabalis fabalis, лесной гуменник, тундровый гуменник, сроки дожития, сезонное распределение, пути миграций, кольцевание птиц, сроки охоты

**DOI:** 10.31857/S0044513421070096

Гуменник (Anser fabalis) — наиболее широко распространенный евроазиатский охотничий вид гусей. Выделяют четыре подвида гуменника: западный тундровый (A. f. rossicus), восточный тундровый (A. f. serrirostris), лесной (A. f. fabalis) и таежный (A. f. middendorfii). Весной гуменник прилетает раньше, чем другие гуси, использует широкий спектр местообитаний; для гнездования в лесной зоне выбирает труднопроходимые местообитания с густым подростом или высокой травой близ рек. Лесные подвиды мигрируют значительно раньше тундровых и сразу приступают к размножению. Тундровые подвиды после вылупления птенцов переходят на крупные водоемы. где линяют, иногда вместе с неразмножающимися птицами. Крупных линных скоплений лесные подвиды не образуют, отлет на зимовку происходит непосредственно с мест гнездования и линьки без образования предмиграционных концентраций. Неразмножающиеся птицы часто мигрируют на линьку в тундровую зону (Литвин, 2014; Розенфельд и др., 2018; Спицын, 2019; Nilsson et al., 2010).

В единственной на данный момент сводке по миграции гуменника, основанной на данных кольцевания (Лебелева, 1979), нет подразделения материала по подвидам, поскольку подвиды в то время в данных кольцевания не указывались. В общих заключениях к статье по миграции гуменника Кищинский (1979) все же упоминает наличие разделения на подвиды и популяции и делает выводы о существовании двух основных пролетных путей: северного, от Прибалтики к Белому морю и далее на восток, и южного, который проходит от Белоруссии по центральным районам европейской части СССР через Урал на Обь и далее на восток. Полученные данные о подвидовом подразделении гусей, окольцованных в Нидерландах, дают основание для нового анализа результатов кольцевания гуменников.

Лесной гуменник (A. f. fabalis (Latham 1787)) — наиболее редкий, спорадически распространенный подвид, обитающий в таежной зоне Евразии, вплоть до Среднесибирского плоскогорья на восток. Пути миграции лесных гуменников с терри-

тории России до сих пор изучены слабо, а сложности проведения учетов затрудняют оценку численности в местах гнездования (Розенфельд и др., 2018). Известно, что гнездящиеся в зарубежной части Фенноскандии птицы зимуют почти исключительно в Дании и на юге Швеции (Nilsson et al., 1999; Nilsson, 2011). Зимовки лесных гуменников из европейской части России сосредоточены в Западной Европе, преимущественно в Нидерландах, на севере Германии и в Польше (Nilsson, 2011; Marjakangas et al., 2015). Лесные гуменники западносибирской субпопуляции, по имеющимся данным (Розенфельд, Стрельников, 2019), зимуют, в том числе, в северо-восточной Германии и северо-западной части Польши, в целом же их области зимовки в настоящее время не очерчены.

По результатам учетов на зимовках, в Западной Европе численность лесного гуменника сократилась на 80% и более, а в целом падение численности гуменника происходит в основном за счет этого подвида (CAFF, 2018; Marjakangas et al., 2015). В Нидерландах с середины 1980-х, по некоторым оценкам, отмечается 50-60 кратное снижение (Hornman et al., 2013). К настоящему времени лесной гуменник внесен в Красную книгу России только на части своего ареала (Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации, 2020). Подвид в целом является объектом Международной конвенции по охране мигрирующих видов (Приложение II, http://docs.cntd.ru/document/1902129) и Соглашения по охране афро-евразийских мигрирующих водно-болотных птиц (https://www.unep-aewa.org/). Предполагается, что главной причиной резкого сокращения численности популяций лесного гуменника, зимующих в Западной Европе, является весенняя охота, т.е. прямое истребление репродуктивного ядра птиц.

Несмотря на многолетние усилия по кольцеванию птиц и немалый зарубежный опыт (особенно опыт США и Канады, см. Maihguy et al., 2002; Klaassen et al., 2005; Arizaga et al., 2014; Ladin et al., 2020) использования данных кольцевания для оценок влияния охоты, в отечественной литературе такие попытки предпринимались нечасто (Паевский, 2008; Харитонов, 2017). В данной статье мы, опираясь на данные стандартного кольцевания, стремимся обсудить выживаемость, выраженную как сроки дожития, лесного гуменника в сравнении с тундровым подвидом; особенности распределения встреч подвидов гуменника в разные сезоны и различия в сроках миграции. Основная цель нашего исследования - оценка влияния пресса охоты на два подвида гусей, зимующих в Европе и гнездящихся на территории России. Найденные различия в выживаемости и сезонном распределении подвидов помогут объяснить снижение численности лесного гуменника и определить возможные меры охраны этого подвида гусей.

При этом в отличие от опыта большинства демографических исследований, на данном этапе мы в целом не используем данные кольцевания, чтобы вскрыть биологические процессы и описать биологически объясняемые параметры, но пытаемся оценить различия воздействия охоты на два подвида. В статье использованы данные, собранные за несколько десятилетий, поэтому мы не можем утверждать, что сделанные выводы в полной мере описывают современную ситуацию, однако это никак не мешает анализировать причины динамики численности птиц. К тому же представленные материалы до сих пор оставались необработанными и никогда не были опубликованы.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа были выбраны только птицы, окольцованные на зимовках в Нидерландах, где помечено подавляющее большинство тех гуменников, у которых при кольцевании был определен подвид (База данных Центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН; Burgers et al., 1991). Не использовали (относительно немногочисленные) данные по тундровым гуменникам, окольцованным в Германии и России (Ненецкий АО): в этих регионах кольцевание проводили в иные сезоны (миграций и размножения), что может влиять на показатели дожития окольцованных особей.

Использовали все находки (возвраты колец) мертвых или раненых птиц, связанные с деятельностью человека, за исключением возвратов колец с обстоятельствами "найдено только кольцо" "найдена разложившейся/скелет" (с неизвестной датой гибели). Чаще всего, в случае нарушения тех или иных правил охоты, корреспонденты скрывают факт отстрела, сообщая о находке мертвой птицы или не уточняя обстоятельств. Поэтому большинство встреч, когда птица была "найдена мертвой" и с "неизвестными обстоятельствами находки", также взяты в исследование (если не было других предпосылок к исключению из выборки, как, например, встречи за пределами области распространения в тот или иной сезон). Не рассматривали также любые находки, дата которых не указана (есть только дата отправления письма) либо точность даты превышает 91 день. Находки с точностью даты "весна (осень, лето) такого-то года" принимали в анализ. В случаях, когда был указан только период находки с точностью 91 день и меньше, за дату принимали начало указанного периода. Поскольку на данном этапе характер материала не позволяет оценить различия вероятности сообщения о находке, мы принимали ее одинаковой для обоих подвидов и в разные сезоны охоты.

Таким образом, из общего числа находок лесных гуменников, окольцованных в Нидерландах (382), в расчет взяты 353 возврата колец. Для тундрового подвида из 395 отобрано 349 возврата

	Подвид гуменника							
Обстоятельства находки	ле	есной	тундровый					
	n	%	n	%				
"Застрелена"	326	92.4	321	92.0				
"Найдена мертвой"	9	2.5	8	2.3				
"Обстоятельства неизвестны"	10	2.8	8	2.3				
Другое*	8	2.3	12	3.4				
Всего	353	100	349	100				

**Таблица 1.** Обстоятельства находки в возвратах колец подвидов гуменника

тов. В целом в выборках для обоих подвидов существенно преобладают встречи с обстоятельствами "застрелена" (табл. 1). Большая часть находок (95.9%) зарегистрирована на территории России, остальные находки — на территории бывших республик СССР и одна — на территории бывшей ГДР.

Данные по лесному гуменнику имеются для птиц, окольцованных только до 1989 г., включительно, по тундровому гуменнику – до 2013 г. Снижение числа возвратов колец лесных гуменников связано с резким падением численности гусей этого подвида в Нидерландах после 1989 г. (Koffijberg et al., 2011). Очевидно, что у долгоживущего вида использование более поздних данных кольцевания при прочих равных условиях может скорее занижать (но не завышать) общие результаты расчета дожития, поэтому в большинстве случаев мы используем все данные по тундровому подвиду. Чтобы убедиться, что такой подход не искажает картину результатов, провели сравнение дожития тундровых гуменников, окольцованных по 1989 г. и с 1990 г.

При сравнении дожития в разные сезоны "весенними" считали находки с датой по 24.05 включительно; "летними" — отмеченные в период с 25.05 по 25.08 включительно. Группа возвратов колец, датированных начиная с 26.08, обозначена как "осенние". В последнюю группу вошли также три возврата колец лесного подвида со среднеазиатских зимовок (птицы, сменившие регион зимовки в последующие годы), произошедших 16 и 28 ноября и 28 декабря. Чтобы исключить влияние на показатели дожития более ранних сроков весенней миграции у лесного гуменника, провели сравнение дат встреч двух подвидов весной.

Для оценки многолетних сдвигов в сроках добычи двух подвидов использованы точные даты их обнаружения (добычи).

Для анализа пространственного распределения находок гуменников составлены карты возвратов колец для трех обозначенных выше сезонов. Территориальное положение точек добычи

охотничьих видов зависит от распределения охотников не меньше, чем от плотности самих птиц в тот или иной сезон. Поэтому основной задачей картографического анализа было сравнительное описание регионов, где подвиды гуменника встречаются с охотниками, а также сезонной специфики и возможных многолетних сдвигов границ этих регионов. С целью оценить, пользуются ли гуменники в разные годы одними и теми же пролетными путями, для весеннего сезона проанализировали также данные о распределении "прямых" и "непрямых" возвратов колец. К прямым относятся находки, произошедшие в следующую за кольцеванием весну (и можно считать, что данная птица перемещается непосредственно из тех районов зимовки, где ее окольцевали); находки в последующие годы относили к непрямым находкам (из каких районов зимовок возвращается птица — неизвестно).

Для сравнения рядов дожития и дат применяли тест Манна—Уитни, для сравнения долей — критерий  $\chi^2$  Пирсона. Использовали статистическую программу Past 1.5. Для оценки различий в распределении находок применяли модификацию теста Мардиа (Mardia, 1967; Batchelet, 1972), когда вычисления проводятся с усреднением совпадающих рангов, а средние координаты совокупности точек определяются в формате градусыминуты (Robson, 1968). Программа написана James E. Hines и С.П. Харитоновым.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение дожития птиц двух подвидов. В среднем 353 лесных гуменника с момента кольцевания прожили 1265 дней (3.47 года), 349 тундровых — в среднем 1574 дня (4.32 года). Разница в сроках значима: U=55570, z=2.244, p=0.025. Эта разница также на границе значимой, если выборку тундрового подвида формировать только из птиц, окольцованных до 1989 г.: их средний срок дожития 1615 дней, или 4.42 года (U=43130, z=1.96, p=0.05). При этом значимых различий в сроке

<sup>\*</sup> в т.ч. "мертвая под ЛЭП", "найдена раненой", "найдена умирающей", "недавно убита диким млекопитающим", "погибла в рыболовных сетях", "поймана в ловушку", "поймана, судьба неизвестна", "разбилась о провода", "сбита моторной лодкой", "сбита поездом", "убита собакой", "убита человеком".

дожития у тундровых гуменников, окольцованных до 1989 г. и начиная с 1990 г., не выявлено. В первой группе (n=269) птицы в среднем проживали после кольцевания 1615 дней, во второй (n=80) — 1448 дней (U=10650, z=0.141, p=0.888). Таким образом, окольцованные лесные гуменники до момента добычи в среднем проживают значимо меньше тундровых.

95% лесных гуменников были окольцованы в период с 11 декабря по 25 февраля, 95% тундровых гуменников — со 2 декабря по 24 февраля. Средняя дата кольцевания лесных гуменников 13 января, тундровых — 11 января (U = 57060, z = 1.69, p = 0.091); если рассматривать тундровых гуменников, окольцованных только до 1989 г., — 13 января (U = 4650, z = 0.44, p = 0.660). Соотношение взрослых и молодых птиц (на момент кольцевания) в выборках двух подвидов в высокой степени сходно. У лесного гуменника 39.7% (n = 129) особей определены как молодые, у тундрового – 38.8% (n = 130;  $\chi^2 = 0.054$ , p = 0.816). Имеющиеся v нас данные не позволяют делать вывод о значимых различиях в дожитии между особями, окольцованными молодыми и взрослыми. Молодые лесные гуменники в среднем проживали 1355 дней, а окольцованные взрослыми — 1273 дня (U = 12140, z = 0.610, p = 0.543). У тундрового гуменника средние сроки дожития возрастных групп - 1538 и 1668 дней соответственно (U = 12120, z = 1.391,p = 0.164). Такие результаты позволяют считать, что возрастной состав в момент кольцевания и различия в датах кольцевания вряд ли относятся к значимым факторам, влияющим на полученные нами различия в сроках дожития.

Самки лесного гуменника в среднем проживают 1307 дня (3.58 года), самцы — 1233 дня (3.38 года). Самки тундрового подвида в среднем проживают 1501 дня, или 4.11 года, самцы — 1643 дня, или 4.5 года. Статистических различий в дожитии половых групп внутри подвидов нет: p = 0.503 для лесного и p = 0.886 для тундрового гуменника. Различия между подвидами формируются в основном за счет меньшей продолжительности жизни самцов лесного гуменника, которые проживают существенно меньше своих тундровых сородичей: U = 13580, z = 2.066, p = 0.039. Различия в дожитии самок незначимы; U = 12930, z == 1.126, p = 0.26. Таким образом, в целом наиболее уязвимой группой можно признать самцов лесного гуменника.

Добываемые весной лесные гуменники проживают с момента кольцевания в среднем 2.76 года, тундровые 4.39 года (табл. 2). Разница высоко значима: U=11890, z=4.512, p<0.00001. Средняя дата весенней добычи лесного гуменника — 30 апреля, тундрового - 1 мая, значимой разницы в этом показателе не наблюдается (p=0.292). Таким образом, более ранние сроки пролета лесного подвида вряд ли оказывают существенное влияние на полученные нами показатели дожития в весенний период. Гуменники, встреченные в лет-

ний период, проживают в среднем меньше, чем птицы, которых отстреливают весной (несмотря на то, что с момента кольцевания проходит в среднем больше времени!). Это касается обоих подвидов (табл. 2), но значимы различия только у тундрового гуменника (U = 3688, z = 2.917, p < 0.01). Для летних и осенних возвратов статистической разницы в дожитии между подвидами нет. Для сравнения сезонных сроков дожития полов внутри подвидов (общая статистика приведена в табл. 2), в большинстве случаев, недостаточно данных. При этом небольшой объем выборки не препятствует выявлению значимых различий в возрасте добытых летом самок и самцов тундрового гуменника (U = 156, z = 2.136, p = 0.032), у обоих подвидов добытые летом самки проживают в среднем меньше, но у тундрового гуменника в этот сезон разница почти трехкратная (табл. 2).

Многолетние сдвиги в сроках добычи гуменников. Тогда как у лесного гуменника дата встречи не зависит от года (рис. 1, p = 0.31), у тундрового подвида средняя дата находки сдвигается на более ранний период (R = 0.21, p < 0.0001). Это происходит за счет того, что в последние три десятилетия (когда возвратов лесного гуменника практически нет) в выборке существенно преобладают птицы, застреленные в весенний период (рис. 1).

Неоднородность имеющегося для двух подвидов материала, очевидно, главная причина различий в медианном годе находки лесного и тундрового гуменника в разные сезоны. Медианный год весенних находок для лесного гуменника -1977 г., для тундрового 1988 г. (U = 8885, z = 7.841, p < 0.000); летних возвратов колец — 1978 и 1981, соответственно (U = 613.5, z = 1.267, p = 0.205): осенних — 1979 и 1985 соответственно (U = 4874, z = 2.769, p < 0.01). Отсутствие значимых различий в медианном годе летних находок позволяет нам сравнивать районы летнего распределения подвидов без особых допущений. Не различается также медианная дата отстрела гуменников разных подвидов в период гнездования и линьки: 30 мая для лесного и 31 мая для тундрового (U == 716.5, z = 0.563, p = 0.573). Таким образом, около половины "летних" птиц добыты в конце мая, другая половина — в течение календарного лета до 24 августа.

Пространственное распределение находок окольцованных птиц. Распределение летних находок двух подвидов, прямо связанное с различиями в гнездовых частях ареалов, значимо различается ( $\chi^2 = 34.019$ , df = 2, p < 0.0000) и позволяет получить общее представление о районах гнездования и линьки гуменников, зимующих в Нидерландах (рис. 2). Подавляющее большинство встреч тундрового гуменника (средние координаты находок 67°31′ с.ш., 52°36′ в.д.) сосредоточено на территории Ненецкого АО. Отдельные птицы найдены на севере Республики Коми, а также в северных частях Ямало-Ненецкого АО, Мурманской и Архангельской областей. Найденные в пределах се-

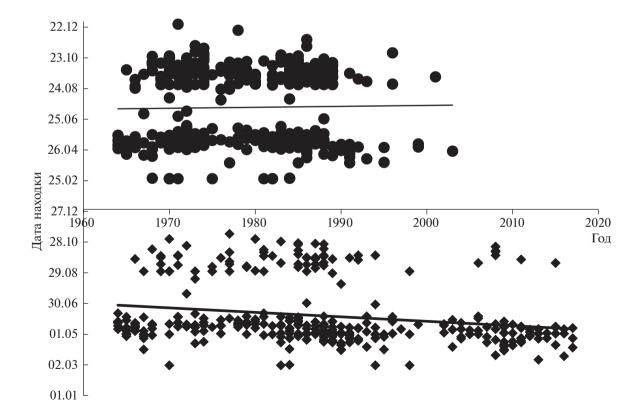
**Таблица 2.** Средняя продолжительность жизни (с момента кольцевания) особей двух подвидов гуменника, добытых в разные сезоны

				Подвид г	уменника							
Групппо	Попомотр		лесной			тундровый						
Группа	Параметр			Сезоны	находок							
		весна	лето	осень	весна	лето	осень					
	n	69	15	75	116	25	32					
Самки	Дней	903	870	1782	1512	598	2165					
	Лет	2.47	2.38	4.88	4.14	1.64	5.93					
	n	69	23	90	114	18	39					
Самцы	Дней	1135	972	1375	1678	1528	1591					
	Лет	3.11	2.66	3.77	4.60	4.19	4.36					
	n	142	39	172	232	44	73					
Bce	Дней	1008	930	1552	1602	968	1850					
	Лет	2.76	2.55	4.25	4.39	2.65	5.07					

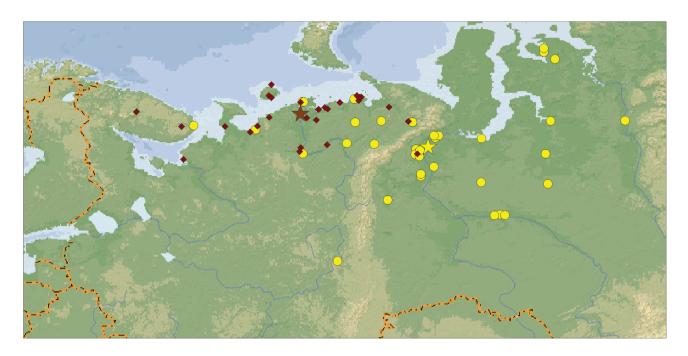
веро-таежной подзоны тундровые гуменники, по-видимому, относятся к птицам, еще не достигшим районов размножения. Большая часть находок лесного подвида сосредоточена на территории Ямало-Ненецкого АО и Ханты-Мансийского АО (средние координаты находок 65°54′ с.ш., 65°45′ в.д.). Находки на Гыданском п-ове и на побережьях в пределах тундровой зоны связаны,

очевидно, с птицами, уже переместившимися в эти районы на линьку. В европейской части за пределами подзоны северной тайги и зоны тундры имеется лишь один возврат лесного гуменника—с территории Пермского края.

В весенний период имеются существенные различия в положении находок тундровых гумен-



**Рис. 1.** Зависимость даты от года находки. Кружки — лесной гуменник, ромбы — тундровый гуменник.



**Рис. 2.** Летние возвраты колец лесного гуменника (кружки) и тундрового (ромбы) гуменника. Звездочки — среднее положение нахолок.

ников, окольцованных по 1989 г. и позднее ( $\chi^2$  = 30.86, df = 2, p < 0.0000, рис. 3). В первом случае птиц чаще добывали на территории Северо-Запада и Севера европейской части России (средние координаты находок 62°38′ с.ш., 41°51′ в.д.), тогда как во втором случае больше находок произошло в регионах черноземных областей, Среднего Поволжья и Прикамья (средние координаты находок 60°24′ с.ш., 46°07′ в.д.).

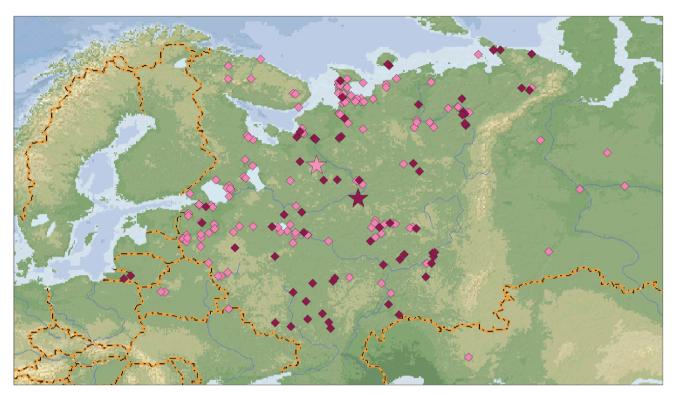
При этом различается также положение прямых и непрямых находок ( $\chi^2 = 7.652$ , df = 2, p < 0.05, рис. 4). В следующую за кольцеванием весну тундровые гуменники были добыты преимущественно в северной и северо-западной части Европейской России (средние координаты находок 61°43′ с.ш., 43°25′ в.д.). С другой стороны, через год и более весенние встречи имели место в среднем чаще в центральных и юго-восточных регионах (средние координаты находок 63°09′ с.ш., 40°51′ в.д.). На территории к юго-востоку от красной пунктирной линии на карте (рис. 4) зарегистрированы 35 из 187 непрямых находок и только 3 из 42 прямых (различия долей на грани достоверности:  $\chi^2 = 3.319$ , df = 2, p = 0.068).

В отличие от тундрового, у лесного подвида не выявлено различий в положении прямых и непрямых весенних находок ( $\chi^2 = 2.622$ , df = 2, p = 0.27). Близки друг к другу и средние координаты прямых ( $62^{\circ}31'$  с.ш.,  $57^{\circ}59'$  в.д., n = 52) и непрямых встреч ( $62^{\circ}08'$  с.ш.,  $56^{\circ}29'$  в.д., n = 94). В целом же весеннее распределение находок двух подвидов ожидаемо значимо различается (p < 0.0000, рис. 5). В разных регионах европейской

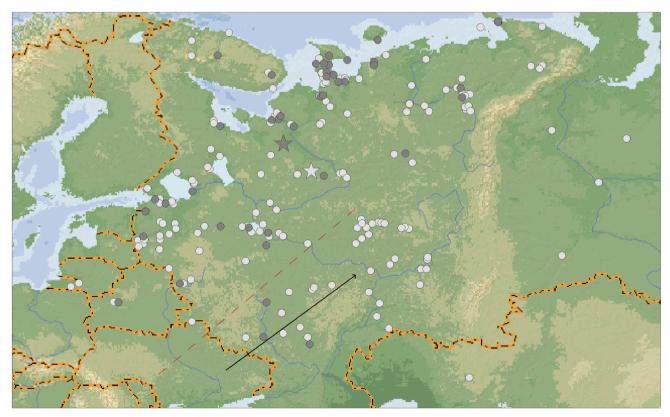
части бывшего СССР находки двух подвидов встречаются в сходных пропорциях; тогда как в Западной Сибири резко преобладают находки лесного гуменника (в целом средние координаты  $62^{\circ}16'$  с.ш.,  $57^{\circ}01'$  в.д., n=146), но также были добыты и отдельные экземпляры тундрового гуменника (в целом средние координаты  $62^{\circ}01'$  с.ш.,  $43^{\circ}09'$  в.д., n=236). Здесь необходимо отметить, что шесть наиболее южных находок лесного гуменника из европейской части России и две находки с территории Украины относятся к непрямым возвратам колец.

Различия в скорости продвижения весенней миграции двух подвидов ярче всего отражает картина распределения находок в первой декаде мая (рис. 6). В этот период только единичные тундровые гуменники достигают побережий северных морей, а подавляющая часть птиц была добыта в таежной зоне севера европейской части России (средние координаты  $61^{\circ}21'$  с.ш.,  $40^{\circ}20'$  в.д.). В то же время большинство возвратов колец лесных гуменников пришли уже с территории Западной Сибири, из областей гнездования подвида (средние координаты: 62°14′ с.ш., 62°46′ в.д.). Между второй половиной апреля и первой декадой мая имеет место максимальный сдвиг в средних координатах находок лесного гуменника, у тундрового гуменника наибольший сдвиг происходит в мае, между первой и второй декадой месяца (рис. 6). Различия между последующими периодами во всех случаях значимы.

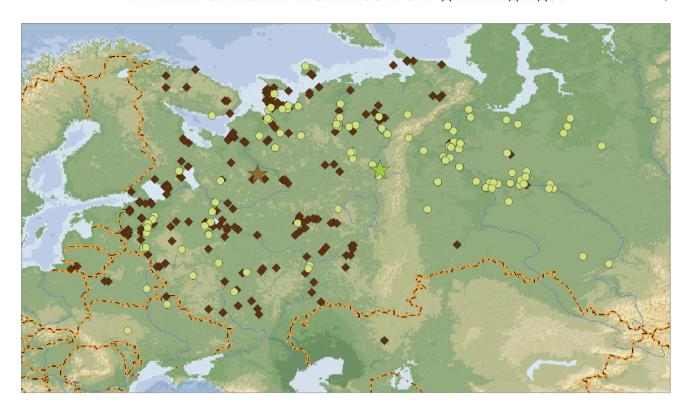
Осенью (рис. 7) большая часть тундровых гуменников продвигается к югу по районам,



**Рис. 3.** Весенние возвраты колец тундрового гуменника с птиц, окольцованных до 1989 г. (малиновые ромбы) и с 1990 г. (вишневые ромбы). Звездочки — среднее положение находок.



**Рис. 4.** Прямые (темные кружки) и непрямые (светлые кружки) весенние возвраты колец тундрового гуменника. Звездочки — среднее положение находок; красная пунктирная линия — граница "юго-восточного пролетного пути", черная стрелка — его предполагаемое направление.



**Рис. 5.** Весенние возвраты колец лесного гуменника (кружки) и тундрового гуменника (ромбы). Звездочки — среднее положение находок.

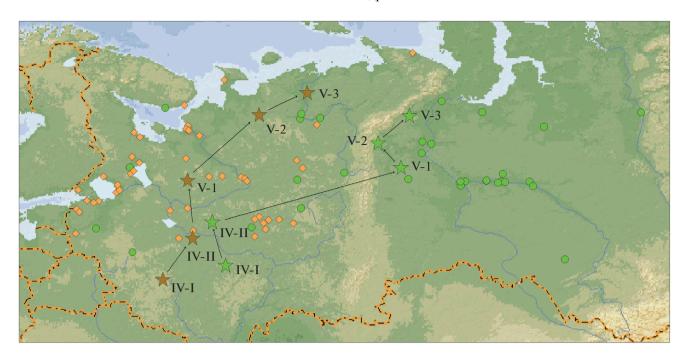
близким к Беломоро-Балтийскому пролетному пути, а также по верхнему и среднему течению Оби (средние координаты находок 61°42′ с.ш.,  $39^{\circ}68'$  в.д., n = 73). Большая часть лесных гуменников, в свою очередь, найдена в нижнем и среднем течении Оби, а также в средней полосе европейской части бывшего СССР (средние координаты  $60^{\circ}30'$  с.ш.,  $52^{\circ}15'$  в.д., n=172). Особенно плотное распределение находок отмечается в Среднем Поволжье и Прикамье. Соответственно различия в осеннем распределении высоко значимы ( $\chi^2 = 52.02$ , df = 2, p < 0.0000). Обращает на себя внимание почти трехкратная разница между подвидами в количестве добытых осенью птиц. Для птиц, окольцованных до 1989 г., имеются сообщения о 65 тундровых и 172 лесных гуменников. От окольцованных после 1989 г. тундровых гуменников пришло всего 8 осенних возвратов.

Местоположение самых восточных находок подвидов (рис. 2, 5, 7) говорит о том, что на нидерландских зимовках могут появляться тундровые гуменники из западносибирских группировок и отдельные лесные гуменники, гнездящиеся к востоку от Енисея. При этом некоторые особи лесного гуменника кардинально меняют регионы зимовок: окольцованные в Нидерландах птицы в последующие годы встречаются в Центральной Азии и на миграционных путях в Восточную Азию (в верхнем течении Оби и Енисея).

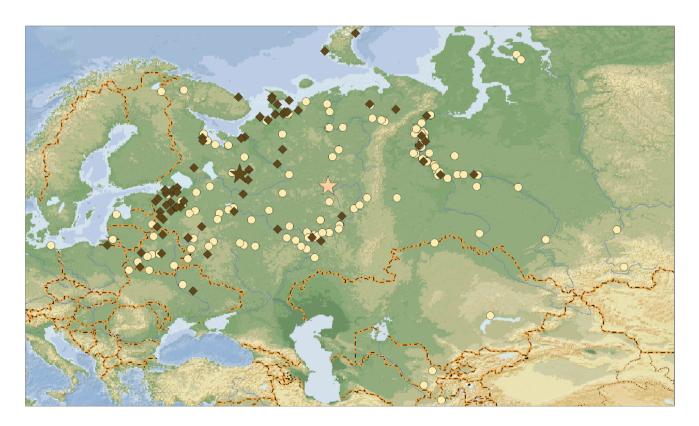
#### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами результаты показывают, что добываемые лесные гуменники в целом проживают в среднем меньше, чем тундровые. Значимые различия в сроках дожития получены также при отдельном сравнении самцов обоих подвидов и сравнении особей двух подвидов, добытых в весенний период. Хотя практически во всех остальных случаях сравнения (выборки по возрасту кольцевания, по полу, по сезону добычи) значимых различий не выявлено, средний показатель дожития оказывался неизменно меньше у представителей лесного гуменника. Вероятно, для выявления значимых различий во многих случаях объем выборок оказался недостаточным. Но даже если рассматривать только статистически подтвержденные результаты, общий вывод о большей уязвимости лесного гуменника несомненен.

Можно вполне допускать, что самцы рано гнездящегося лесного гуменника чаще становятся добычей охотников, особенно в весенний период в условиях лесной зоны, когда самцы более заметны, чем сидящие на гнезде самки. И, напротив, результат для летнего сезона — единственный случай, когда среднее дожитие у самок тундрового гуменника оказалось в среднем ниже, чем у лесного (а, в свою очередь, в пределах тундрового подвида добытые самки были в среднем значимо моложе самцов), — можно связывать с большей



**Рис. 6.** Распределение возвратов колец лесного гуменника (кружки) и тундрового гуменника (ромбы) в первой декаде мая и продвижение средних координат возвратов колец весной по периодам (звездочки). Зеленые звездочки — лесной гуменник: IV-I — первая половина апреля (n=7), IV-II — вторая половина апреля (n=19), V-1 — первая декада мая (n=34), V-2 — вторая декада мая (n=42), V-3 — третья декада мая (n=37). Коричневые звездочки — тундровый гуменник: IV-I — первая половина апреля (n=18), IV-II — вторая половина апреля (n=45), V-1 — первая декада мая (n=53), V-2 — вторая декада мая (n=65), V-3 — третья декада мая (n=35).



**Рис. 7.** Осенние возвраты колец лесного гуменника (кружки) и тундрового гуменника (ромбы). Звездочки — среднее положение находок.

уязвимостью насиживающих кладку самок в условиях тундры.

Сопоставляя данные о сроках дожития двух подвидов и картину распределения мест их добычи по сезонам, можно сделать следующие обобщения. Меньший срок дожития птиц, добываемых летом, скорее всего, связан с тем, что в этот период для (незаконной) охоты наиболее уязвимы молодые (не размножающиеся птицы), многие из которых раньше отлетают в тундру к местам линьки и становятся более заметными. При этом медианный год добычи тундрового гуменника для летнего сезона наиболее ранний, в сравнении с медианными годами для других сезонов. Это может указывать на то, что в последние десятилетия летняя (незаконная) охота имеет место реже (по крайней мере, в районах распространения этого подвида) и/или в случае добычи в неустановленные сроки охотники реже сообщают о находке.

Учитывая сходство в биологии двух подвидов и единство видовой стратегии, маловероятно, что различия в сроках дожития определяются биологическими факторами, и, соответственно, именно пресс охоты определяет специфику полученных нами результатов. Комбинация особенностей фенологии этапов годового цикла и сезонного распределения птиц, с одной стороны, и традиционных сроков открытия охоты — с другой, создает менее благоприятные условия существования для лесного гуменника. Этот подвид раньше пролетает по районам с наибольшей плотностью охотников весной и начинает гнездиться зачастую задолго до закрытия весенней охоты (Головатин, 2010; наши данные). Это подтверждается и данными от помеченных передатчиками птиц, а также данными авиа- и наземных учетов (Розенфельд и др., 2018; Артемьев и др., 2019; Розенфельд, Стрельников, 2019; Розенфельд и др., 2020; Heldbjerg et al., 2020). На большей части областей гнездования лесного гуменника сроки весенней охоты приходятся на время насиживания кладки. Таким образом, под выстрел попадают в основном представители местных гнездящихся популяций.

Пролетные пути лесного гуменника в целом проходят по более населенным территориям. Особенно хорошо это заметно на карте распределения осенних находок окольцованных птиц (рис. 7). Согласно нашим данным и имеющимся публикациям (Лебедева, 1979; Кищинский, 1979), осенью тундровый гуменник продвигается к европейским зимовкам вдоль побережий морей Северного Ледовитого океана (где интенсивность осенней охоты относительно невысока), а затем большая часть птиц использует Беломоро-Балтийский пролетный путь. Большая часть лесных гуменников, в свою очередь, осенью пролетает по центральным областям европейской части России, где чаще становится добычей охотников. Возможно, подвидовые пропорции добытых осенью птиц (почти трехкратное преобладание находок лесного подвида) объективно отражают соотношение охотничьего пресса на два рассматриваемых таксона. В весенний период большая часть лесных гуменников к началу охоты успевает достигнуть малонаселенных областей Западной Сибири, и относительная вероятность их отстрела уменьшается. При этом в весенний период приступившие к размножению лесные гуменники оказываются уязвимы и подвержены отстрелу даже в Западной Сибири, что подтверждается обилием возвратов колец из этих малонаселенных районов. Сдвиг охотничьей активности на весенний период в последние десятилетия, вероятно, имеет общий характер и может усиливать нагрузку на лесной подвид.

Многолетний сдвиг средних координат весенних находок тундрового гуменника (рис. 3) может быть обусловлен как сменой направления миграции, так и изменениями в интенсивности охотничьей нагрузки. Пока у нас недостаточно данных, чтобы предпринимать попытки как-то разделить эти факторы. Однако выявленные различия в распределении прямых и непрямых встреч тундрового подвида (рис. 4) определяются скорее природными, нежели социальными факторами. Эти данные позволяют предполагать, что гуменники год от года могут менять регионы зимовок. В первую после кольцевания весну пролетные пути птиц, окольцованных на западноевропейских зимовках, в среднем проходят значимо северо-западнее, чем в последующие годы. Различия в пролетных путях дают основание предполагать, что через год и более те же тундровые гуменники могут улететь на зимовки в Южную и Восточную Европу, возможно – на Средний и Нижний Дунай. О зимнем распределении тундровых гуменников писал и Кищинский (1979). По его предположению, гуменники, гнездящиеся к востоку от устья Печоры, практически не встречаются на голландских зимовках, а зимуют "в бассейне Дуная, в ЧССР, Австрии, Венгрии и Югославии, где гуменники многочисленны". Здесь же говорится об увеличении обмена между европейскими зимовками.

Теперь стало известно, что, по данным наблюдений тундровых гуменников, помеченных ошейниками в Ненецком АО на о-ве Вайгач в 1996—1997 г., часть зимних регистраций действительно относится к территории Чехии. Словакии и Венгрии. Есть птицы, которые в разные годы встречались то в западной части Германии, то в Венгрии. Не исключено, что отдельные птицы перемещаются между районами зимовок в течение одной зимы (База данных Центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН). Именно этим можно объяснить наличие трех прямых находок тундрового подвида в юго-восточном регионе (ограничен красным пунктиром на рис. 4). В целом, если выявленные тенденции определяются в основном природными факторами, то можно говорить о том, что в последние 3-4 десятилетия все больше гуменников пользуются юго-восточными пролетными путями, возможно возвращаясь с восточноевропейских зимовок. Смена европейских зимовок может касаться, в первую очередь, тундрового подвида, но может также быть одной из причин исчезновения лесного гуменника с нидерландских зимовок, связанной, возможно, также с климатическими изменениями. Однако пока все это остается в виде предположения, для подтверждения которого необходим сбор дополнительного материала, в том числе, при помощи доступного теперь спутникового слежения. С другой стороны, только новые данные массового кольцевания позволят получить материал для статистической оценки современных параметров выживаемости и влияния пресса охоты на различные виды и подвиды гусей.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По данным возвратов колец с добытых птиц, лесной гуменник в среднем проживает меньше, чем его тундровый конспецифик, по-видимому, испытывая больший пресс охоты. В период весенней охоты лесной подвид гуменника наиболее уязвим в районах Западной Сибири, осенью в средней полосе европейской части России, начиная от Урала. Все это указывает на необходимость пересмотра сроков весенней охоты и ее ограничения, а также на необходимость принятия дополнительных мер по охране лесного гуменника в ключевых регионах размножения и сезонного распределения. При этом важен региональный подход к включению подвидовых таксонов в Красные книги. Необходимо провести дополнительные исследования для уточнения сведений о пролетных путях и зимнем распределении гусеобразных, в том числе, для проверки гипотезы о смене районов зимовки гуменников, гнездящихся на территории Российской Федерации.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

В работе использованы материалы из Базы данных возвратов колец и архива писем Центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (19-44-890003 р\_а), а также в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (АААА-А19-119021190073-8).

Программу расчета различий в распределении находок окольцованных птиц тестом Мардиа предоставил С.П. Харитонов. Мечение гуменников на острове Вайгач проводилось под руководством Е.В. Сыроечковского и с участием Н.Б. Конюхова. Отдельную благодарность авторы выражают организатору кольцевания гусей в Нидерландах Г. Мюскенсу и его команде, кольцевателям Я. Бургерсу и Дж. Смиту.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемьев А.В., Матанцева М.В., Симонов С.А., 2019. Лесной гуменник на весенней миграционной стоян-

- ке гусей и казарок в окрестностях г. Олонца, Республика Карелия, Россия // Казарка. Т. 21. С. 81–90.
- Головатин М.Г., 2010. Таежный гуменник // Красная книга ЯНАО. Екатеринбург: Изд-во Баско. С. 212.
- Кищинский А.А., 1979. Миграция гуменника по данным кольцевания, полученным в СССР. Общие заключения // Миграции птиц Европы и Северной Азии. Аистообразные Пластинчатоклювые. М.: Наука. С. 160—163.
- Лебедева М.И., 1979. Миграция гуменника по данным кольцевания, полученным в СССР // Миграции птиц Европы и Северной Азии. Аистообразные Пластинчатоклювые. М.: Наука. С. 150—160.
- Литвин К.Е., 2014. Новые данные о миграциях гусей, гнездящихся в России. Обзор результатов дистанционного прослеживания // Казарка. Т. 17. С. 13—45.
- Паевский В.А., 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. М.—СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 235 с.
- Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации, 2020. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 24.03.2020 № 162 "Об утверждении Перечня объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации" (Зарегистрирован 02.04.2020 № 57940).
- Розенфельд С.Б., Замятин Д.О., Ванжелюв Д., Киртаев Г.В., Рогова Н.В., Као Л., Поповкина А.Б., 2018. Лесной гуменник в Ямало-Ненецком автономном округе // Казарка. Т. 20. С. 28—55.
- Розенфельд С.Б., Стрельников Е.Г., 2019. Новые сведения о зимовке лесного гуменника Anser fabalis fabalis, гнездящегося в заповеднике "Юганский" // Русский орнитологический журнал. Т. 28. № 1858. С. 5683—5687.
- Розенфельд С.Б., Баянов Е.С., Богомякова Н.Г., Стрельников Е.Г., 2020. О значении миграционной остановки лесного гуменника Anser fabalis fabalis в Свердловской области, выявленном с помощью гусыни, помеченной GPRS передатчиком // Русский орнитологический журнал. Т. 29. № 1927. С. 2333—2337.
- Спицын В.М., 2019. Встреча лесного гуменника на Южном острове Новой Земли // Казарка. Т. 20. С. 125—126.
- Харитонов С.П., 2017. Оценка ежегодной смертности и демографического благополучия популяций птиц по данным кольцевания // Зоологический журнал. Т. 96. № 3. С. 350—359.
- Arizaga J., Crespo A., Telletxea I., Ibanez R., Diez Ph., Tobar J.F., Minondo M., Ibarrola Z., Fuente J.J., Perez J.A., 2014. Solar/Argos PTTs contradict ring-recovery analyses: Woodcocks wintering in Spain are found to breed further east than previously stated // Journal of Ornithology. V. 156. P. 515–523.
- Batchelet E., 1972. Recentstatistical methods for orientation data. Animal Orientation and Navigation, NASA SP-262. P. 61–91.
- Burgers J., Smit J.J., Voet van der H., 1991. Origins and systematics of 2 types of the Bean Goose Anser fabalis (Latham, 1787) wintering in The Netherlands // Ardea. V. 79. № 2. P. 307–315.
- CAFF, 2018. A Global audit of the status and trends of Arctic and Northern Hemisphere goose population (Component 2: population accounts) // Conservation of Arctic Flora and Fauna International Secretariat, Akureyri, Iceland. 173 p.

- Heldbjerg H., Fox A.D., Christensen T.K., Clausen P., Kampe-Persson H., Koffijberg K., Kostiushyn V., Liljebäck N., Mitchell C., Nilsson L., Rozenfeld S., Skyllberg U., Alhainen M., 2020. Taiga bean goose population status report 2019-2020 // AEWA European goose management platform (EGMP) data centre. 18 p.
- Hornman M., Hustings F., Koffijberg K., Klaassen O., Kleefstra R., van Winden E., Soldaat L., 2013. Watervogels in Nederland in 2011/2012 // Sovon report 2013/66, Sovon Vogelonderzoek, Nijmegen. 34 p.
- Klaassen M., Bauer S., Madsen J., Tombre I., 2005. Modelling behavioural and fitness conse-quences of disturbance for geese along their spring flyway // Journal of Applied Ecology. V. 43. P. 90–100.
- Koffijberg K., Hustings F., de Jong A., Hornman M., van Winden E., 2011. Recente ontwikkelingen in het voorkomen van Taigarietganzen in Nederland // Limosa. V. 84. P. 117–131.
- Ladin Z. S., Costanzo G., Lewis B., Williams C., 2020. Long term survival and harvest of resident Canada Geese in Virginia // The Journal of Wildlife Management. V. 84. P. 666–674.
- Maihguy J., Bety J., Gauthier G., Giroux J.F., 2002. Are body condition and reproductive effort of laying Greater

- Snow Geese affected by the spring hunt? // Condor. V. 104. No 1. P. 156–161.
- *Mardia K.V.*, 1967. A nonparametric test for the bivariate two-sample location problem // Journal of the Royal Statistical Society. Ser. B 29. P. 320–342.
- Marjakangas A., Alhainen M., Fox A.D., Heinicke T., Madsen J., Nilsson L., Rozenfeld S., 2015. International Single Species Action Plan for the Conservation of the Taiga Bean Goose Anser fabalis fabalis // AEWA Technical Series. V. 56. Bonn, Germany. 88 p.
- Nilsson L., 2011. The migrations of Finnish Bean Geese Anser fabalis in 1978–2011 // Ornis Svecica. V. 21. P. 157–166.
- Nilsson L., van den Bergh L., Madsen J., 1999. Taiga Bean Goose Anser fabalis fabalis // Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution. Wetlands International Publ. V. 48. P. 20–36.
- Nilsson L., de Jong A., Heinicke T., Sjöberg K., 2010. Satellite tracking of Bean Geese Anser fabalis fabalis and A. f. rossicus from spring staging areas in Northern Sweden to breeding and moulting areas // Ornis Svecica. V. 20. P. 184–189.
- Robson D.S., 1968. The effect of ties on critical values of some two-sample rank tests // Biometrics Unit, Cornell. Univ. BU-258-M. P. 1–4.

## REASONS FOR A NUMBERS DECLINE IN TWO WESTERN SUBSPECIES OF THE BEAN GOOSE (ANSER FABALIS FABALIS AND ANSER FABALIS ROSSICUS): WHAT DO RINGING DATA TELL US?

I. N. Panov<sup>1, 2, \*</sup>, K. E. Litvin<sup>1, \*\*</sup>, B. S. Ebbinge<sup>3</sup>, S. B. Rozenfeld<sup>1, \*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia <sup>2</sup>Zoological institute of Russian Academy of Sciences, Sankt-Petersburg, 199034 Russia <sup>3</sup>Wageningen University, Droevendaalsesteeg 3A NL-6708 PB, Wageningen, The Netherlands

> \*e-mail: kuksha@yandex.ru \*\*e-mail: kelitvin@gmail.com \*\*\*e-mail: rozenfeldbro@mail.ru

A total of 702 recoveries of Bean Geese ringed on the wintering sites in the Netherlands since the 1960's have been analysed. For most of the ringed birds in this analysis the subspecies Anser fabalis fabalis or A. f. rossicus was identified at the time of ringing. The majority of recoveries are from the territory of the ex-USSR, primarily the Russian Federation. We have tested the hypothesis that hunting pressure is higher on Taiga Bean Geese, the subspecies A. f. fabalis, compared to Tundra Bean Geese, the subspecies A. f. rossicus. This has been checked by comparing the lifespan of the two subspecies and analysing the seasonal distribution of ring recoveries. On average, the lifespans of A. f. fabalis are shorter compared to A. f. rossicus, and there is a shift in the hunting periods towards spring. The reported drastic decrease in the numbers of A. f. fabalis wintering in the Netherlands could be caused by a possible change in Bean Goose wintering regions (the Eastern-European wintering sites becoming more important), but also by an overall decline in the numbers of this subspecies. According to the current analysis of ring recoveries from harvested birds, Taiga Bean Geese live on average shorter than Tundra Bean Geese do, apparently because the former are exposed to a higher hunting pressure. The Taiga Bean Goose subspecies is most vulnerable in western Siberia during the spring hunting season and, during the autumn hunting season, in the central parts of European Russia, starting from the Urals. This points to the need for additional protection measures in key seasonal staging areas and in all breeding areas, as well as for the need for a regional approach including both subspecies into the Red Data Books. Moreover, it is important to change the time of opening the spring hunting on waterfowl. Additional studies are required to more accurately determine the flyways, as well as the winter distributions of Anseriformes. This is primarily important to test the hypothesis whether there is a change in the wintering grounds of Bean Geese nesting in the Russian Federation.

Keywords: Anser fabalis fabalis, Taiga Bean Goose, Anser fabalis rossicus, Tundra Bean Goose, lifespan, seasonal distribution, flyways, bird ringing, hunting season

УЛК 598.842(574.12)

### К БИОЛОГИИ ПУСТЫННОЙ КАМЕНКИ (*OENANTHE DESERTI*, MUSCICAPIDAE, AVES) НА КРАЮ АРЕАЛА В СЕВЕРНОМ ПРИКАСПИИ

© 2021 г. А. В. Матюхин<sup>а, \*</sup>, А. С. Опаев<sup>а, \*\*</sup>, Ю. Ю. Давыдова<sup>b</sup>

<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

<sup>b</sup> Нижегородский государственный педагогический университет имени К. Минина, Нижний Новгород, 603950 Россия

\*e-mail: amatyukhin53@mail.ru

\*\*e-mail: aleksei.opaev@gmail.com

Поступила в редакцию 23.04.2020 г. После доработки 04.05.2020 г.

Принята к публикации 05.05.2020 г.

В течение последних двух десятилетий накапливаются данные о расселении пустынной каменки в Северном Прикаспии (северо-западный Казахстан), но о биологии и поведении ее в этом районе почти ничего не известно. В сообщении приводятся данные по гнездовой биологии и пространственной структуре популяции этой каменки на краю ареала. Материал собран в мае—июне 2012—2016 гг. в окрестностях села Исатай (Атырауская область Казахстана). В окрестностях села Исатай выявлено локальное плотное поселение каменок: не менее 17 пар гнездились с плотностью 0.55 пар/га, а расстояние между соседними гнездами часто не превышало 100 м. Такие плотные поселения не типичны для пустынной каменки в Казахстане и Средней Азии: здесь птицы чаще живут отдельными парами, равномерно распределенными по местности. При этом особенности биологии (биотопическое размещение, выбор гнездовых убежищ, строение гнезд, фенология гнездования) пустынной каменки в Северном Прикаспии в целом соответствовали таковым для исконной части ареала (южный Казахстан, Средняя Азия). Причина формирования плотного поселения пустынной каменки в окрестностях Исатая кроется, как нам кажется, в характере землепользования, главным образом — в особенностях выпаса мелкого рогатого скота.

Ключевые слова: пустынная каменка, Oenanthe deserti, краевые популяции

DOI: 10.31857/S0044513421050081

Пустынная каменка (Oenenthe deserti (Temminck, 1825)) населяет юг западной части Палеарктики (del Hoyo, Collar, 2016). В Казахстане она распространена главным образом в южной его части; на северо-западе этой страны ареал простирается до п-ова Мангышлак и плато Устюрт (Гаврилов, 1970; Cramp, 1988). С другой стороны Каспия присутствие вида на север прослежено до Азербайджана, хотя гнездование здесь не выяснено (Hagenmeijer, Blair, 1997). До недавнего времени птиц этого вида не отмечали северо-западнее р. Урал (Дементьев, Гладков, 1954; Портенко, 1954; Гаврилов, 1970). Тем не менее в последнее время накапливаются сведения о появлении отдельных очагов гнездования в северо-западном Казахстане – в Волго-Уральском междуречье (Белялов, Пестов, 2012; del Hoyo, Collar, 2016). Первое упоминание о возможном размножении здесь относится еще к 1960 г.: в это время А.Н. Пославский встретил выводок у ст. Жамансор на территории нынешней Атырауской обл. (Гаврилов, 1970). В последующем, несмотря на довольно интенсивные орнитологические наблюдения на северо-западе Казахстана (Гаврилов и др., 1968), пустынную каменку не отмечали здесь вплоть до 2000-х гг. (Белялов, Пестов, 2012). Кроме того, один из авторов данной работы (А.В. Матюхин) работал в урочищах Кзыл-Капкан, Ушмала и Айбас (Уральская обл. Казахстана) в полевые сезоны 1977, 1984 и 1990 гг.: пустынная каменка не была встречена ни разу. Позднее, в 2006 г., жилое гнездо этого вида все же было найдено в Волго-Уральских песках Беляловым и Пестовым (2012), а в 2011 г. поселение, в котором учтено 10 самцов и 2 самки, встречено ими же немного западнее, в окрестностях села Исатай в Атырауской обл. Поселение пустынной каменки в окрестностях села Исатай существовало и в последующие годы (Матюхин и др., 2015).

Приведенные данные свидетельствуют о расселении пустынной каменки в северо-западном направлении в начале текущего века, что ранее уже было подмечено Карповым (2009). При этом особенности биологии вида здесь, на краю ареала, остаются не изученными, что затрудняет понимание причин расселения. Поэтому, собрав некоторые сведения по этой теме, мы приводим их в виде отдельного сообщения. Кроме того, мы сравнили полученные данные с теми, которые собраны в южном и центральном Казахстане – территориях, исходно занятых этим видом и послуживших, очевидно, "источником" расселяющихся особей. Часть приведенных в настоящем сообщении материалов в сокращенном виде была опубликована ранее (Матюхин и др., 2015, 2016).

Стоит отметить, что пустынную каменку не так уж редко отмечают за пределами основного ареала. Залеты регистрируют регулярно: в основном речь идет об осенних встречах (сентябрь—ноябрь), чаще всего, самцов. Такие случаи известны для нескольких европейских стран, от Украины (Яковлев, 2015) и Словакии (Коčі, Krištín, 2006) до Великобритании (Hudson et al., 2012), а в России — для Кавказа (Тильба, Шагаров, 2016) и Забайкалья (Волков, 2014).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования, в ходе которых значительное внимание было уделено пустынной каменке, проведены в мае—июне 2012—2016 гг. в ближайших окрестностях села Исатай (Атырауская обл., Казахстан: 46°47′53″ N, 50°04′07″ E). Конкретные даты наблюдений в разные годы были следующими: 25—29 мая 2012 г., 25—31 мая 2013 г., 12—15 мая 2014 г., 3—7 июня 2015 г. и 10—13 июня 2016 г. Основные наблюдения проведены на контрольной площадке (длиной около 1 км и шириной до 500 м) на северо-восточной окраине села Исатай (здесь было наиболее плотное поселение), а эпизодические наблюдения — в радиусе 3—4 км от этого населенного пункта.

Ежегодно мы проводили поиск гнездовых нор каменок, наблюдали за птицами (в том числе с применением видео- и фотосъемки), отлавливали и метили взрослых особей алюминиевыми и цветными пластиковыми кольцами (рис.  $1a-1\delta$ ). Всего описано 7 случаев гнездования, когда отмечены кладки, гнездовые птенцы или слётки. Отловлено 8 взрослых птиц: 7 самцов и 1 самка. Кроме того, каждый год мы отмечали примерные локализации всех встреченных пар на контрольной площадке длиной около 1 км, протянувшейся вдоль полотна железной дороги Астрахань—Аты-

рау и начинавшейся у северо-восточной окраины с. Исатай.

В районе исследования симбиотопично с пустынной каменкой живет и более многочисленная здесь каменка-плясунья (*Oenanthe isabellina*). Непосредственно на территории Исатая, реже — за его пределами, гнездятся также каменки обыкновенная (*O. oenanthe*) и плешанка (*O. pleschanka*).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На контрольной плошадке в 2012—2016 гг. ежегодно учитывали до 15-20 пар пустынных каменок, хотя охват этого участка учетами в разные годы был разным. Мы полагаем, что количество пар этого вида оставалось в целом неизменным в разные годы. Схема наиболее часто наблюдавшейся ситуации, отражающей минимальное количество гнездящихся пар, приведена на рис. 2. Таким образом, на участке плошалью около 650 × 470 м мы фиксировали не менее 17 пар пустынных каменок (рис. 2). Значит, локальная плотность населения была около 0.55 пар/га. Расстояние между беспокоящимися (окрикивающими наблюдателя) парами часто не превышало 100 м (рис. 2). На других участках (в радиусе 3-4 км от села Исатай) мы отмечали главным образом отдельные пары: плотных поселений не выявлено. Вообще, плотные поселения для пустынной каменки не типичны: обычно птицы этого вида гнездятся равномерно распределенными по местности отдельными парами (Иваницкий, 1980; Панов, 1999). Плотные поселения с расстояниями между гнездами около 100 м (т.е. по этому показателю аналогичные ситуации на нашей контрольной площадке) известны, но для южных частей ареала, именно – для Израиля (Shirihai, 1996).

Биотоп пустынной каменки в окрестностях с. Исатай – слабо-бугристые закрепленные пески, заросшие разреженной кустарниковой растительностью, в основном тамариском Tamarix sp. и джузгуном Calligonum sp. (рис. 1e). Песчаные пустыни с ксерофильной кустарниковой растительностью - наиболее типичное местообитание этого вида в Казахстане (Гаврилов, 1970) и Средней Азии (Дементьев и др., 1955). В районе исследования для гнездования каменки используют нежилые норы песчанок рода Meriones – полуденной (M. meridianus) и более многочисленной здесь тамарисковой (M. tamariscinus). Норы чаще располагаются в основании кустарниковых куртин, представляющих собой песчаную кочку. Поэтому они нередко частично укрыты ветвями, а вход обычно открывается горизонтально, т.е. вбок (рис. 3). Гнездо всегда располагается неглубоко, не далее 0.5 м от входа в нору — его зачастую легко



**Рис. 1.** Самец пустынной каменки (a) и самка того же вида с алюминиевым кольцом ( $\delta$ ); типичный гнездовой биотоп в окрестностях села Исатай, в центре справа — самец каменки (a). Фото: А.В. Матюхин.

можно достать рукой. Неглубокое расположение гнезда, в случае норного гнездования, вообще характерно для пустынной каменки (Панов, 1999). В целом аналогичным образом — в норах (чаще песчанок, реже сусликов *Spermophilus* spp.) либо в небольших нишах — гнездится пустынная каменка и в пустынях южного Казахстана (Дементьев, Гладков, 1954; Сурвилло, 1968; Гаврилов, 1970; Березовиков и др., 1999), а также в Туркмении (Дементьев и др., 1955). Но отметим, что укрытия, используемые этим видом для устройства гнезд, в некоторых случаях могут быть достаточно разнообразны (Митропольский, 1968; Панов, 1999).

Одно гнездо было собрано нами после выхода слётков (рис. 3в). Диаметр гнезда составил около 130 мм, а диаметр лотка — 72 мм. Основание гнезда выполнено из мелких веточек, в лотке и его окантовке — много шерсти и волос млекопитающих (в основном домашнего верблюда *Camelus bactrianus*). Все эти размерные и структурные осо-

бенности в целом характерны и для гнезд этого вида из южной части Казахстана (Дементьев, Гладков, 1954; Митропольский, 1968; Сурвилло, 1968; Гаврилов, 1970; Березовиков и др., 1999).

В конце мая—начале июня в большинстве случаев (когда нам удавалось это зафиксировать) у каменок были гнездовые птенцы либо слётки (рис. 3в). Конкретные наблюдения по срокам гнездования таковы (всего 7 разных гнезд): (1) гнезда с кладками отмечены 26 мая 2013 г. (самка насиживала) и 3—7 июня 2015 г.; (2) гнезда с птенцами были под наблюдением 12—15 мая 2014 г. (два гнезда: с 3—5-дневными и 5—7-дневными птенцами, соответственно), 10 июня 2016 г. (5—7-дневные птенцы) и 10—13 июня 2016 г. (4—6-дневные птенцы); (3) только что покинувший гнездо слёток встречен 25 мая 2012 г.

Согласно литературным данным, на п-в Мангышлак, северное побережье Аральского моря и в долину Сырдарьи пустынные каменки прилета-



**Рис. 2.** Схема локализаций беспокоящихся пар пустынной каменки (синие кружки) на контрольной площадке, суммарно по наблюдениям в 2012-2016 гг.: 1- дом противочумной станции, расположенный на северо-восточной окрание села Исатай; 2- железная дорога Астрахань—Атырау.

ют, начиная с начала апреля (Гаврилов, 1970), хотя активно петь самцы начинают лишь в конце этого месяца (Митропольский, 1968). Даты гнездования на Мангышлаке совпадают с таковыми для Исатая: яйца в гнездах появляются в конце апреля—начале мая, а слётков отмечают с конца мая (Митропольский, 1968). Данные о наличии или отсутствии второго выводка у этой каменки в Казахстане противоречивы: некоторые авторы такую возможность вполне допускают (Сурвилло, 1968; Гаврилов, 1970), тогда как другие считают второй выводок маловероятным (Митропольский, 1968; Панов, 1999); но точные сведения отсутствуют в обоих случаях. Таким образом, фенология гнездования изученной нами популяции пустынной каменки в целом соответствуют фенологии более южных (исконных) популяций Казахстана.

В 2012—2016 гг. мы отловили и пометили 8 птиц: одну самку и 7 самцов. Двух самцов наблюдали в том же поселении на следующий (после отлова) год, но не отмечали в последующие. Что касается самки, то эта птица, отловленная в 2012 г., встречалась нам затем в 2013—2016 гг., гнездясь каждый раз на одном и том же участке.

В 2012 г. мы пометили также самца, с которым данная самка сформировала пару. В следующем, 2013 г., птицы воссоединились: самец вернулся и образовал пару с той же меченой самкой. В последующие годы этого самца больше не видели, а партнерами меченой самки были немеченые самцы.

Говоря о поведении, отметим "пугливость" пустынных каменок в районе исследования. Обычно (за несколькими исключениями) птицы не подпускали наблюдателя ближе 10—15 м. В целом, это не выглядит характерным для вида. Панов (1999) характеризует этот вид как поразительно доверчивый, отмечая, что даже к поющему самцу можно подойти на 3—4 м. Подмеченная нами "пугливость" едва ли характерна для других поселений на краю ареала. Например, изолированно гнездившаяся пара на востоке Турции (первый случай гнездования в этой стране) легко подпускала наблюдателя на 10 м и ближе (Peter, 1994).

Резюмируя вышесказанное, отметим, что большинство особенностей биологии пустынной каменки на северо-западном краю ареала соответствуют таковым для южного и центрального



**Рис. 3.** Норы песчанок, в которых найдены гнезда пустынных каменок (a– $\theta$ : в позиции a у норы сидит слёток), и извлеченное из норы после вылета слётков гнездо ( $\theta$ ). Фото: А.В. Матюхин.

Казахстана, откуда этот вид, очевидно, и расселился в Северный Прикаспий. Исключение составляет, пожалуй, пространственная структура: плотные поселения, аналогичные описанным нами для Исатая, не характерны для казахстанских популяций вида. Более того, краевые популяции воробьиных птиц в целом, напротив, имеют малую плотность населения по сравнению с популяциями из центральных частей ареала. В некоторых случаях это справедливо и для пустынной каменки. Так, в Турции (близ границы с Сирией) отмечена первая попытка гнездования в 1985 г. единственной пары — другие особи этого вида в ближайших окрестностях не отмечены (Peter, 1994).

Причина формирования поселения пустынных каменок в окрестностях села Исатай кроется, как нам кажется, в характере землепользования. Выпас крупного и мелкого рогатого скота, а также вырубка песчаной растительности начиная с 1977 г. (именно в этом году возникло село) спо-

собствовали формированию участка (радиусом 3-4 км вокруг села) с разреженной растительностью. Именно подобные биотопы характерны для пустынной каменки в Казахстане (Гаврилов, 1970; Панов, 1999). Таким образом, первоначально привлечь интересующий нас вид мог измененный человеком ландшафт. В настоящее время причиной локально высокой численности в пределах контрольной площадки может быть, напротив, снижение поголовья мелкого рогатого скота (овцы и козы) в непосредственной близости от села. Животных стало меньше, а стада чаще отгоняют дальше от села. Овцы и особенно козы негативно влияют на поселения вида тем, что разрушают выходные отверстия старых нор песчанок, повреждая при этом гнезда каменок и сокращая число пригодных для гнездования участков. Для жилых нор песчанок, не используемых каменкой, такие разрушения, очевидно, не фатальны.

В заключение отметим, что случаи расселения и вообще изменения ареалов птиц, связанные с характером землепользования, известны и для некоторых других степных, полупустынных и пустынных видов северо-западного Казахстана и прилежащих областей России (Опарин и др., 2013: Мамаев, 2017).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность сотрудникам Ганюшкинского отделения Атырауской противочумной станции и особенно А.А. Башмакову за помощь в поисках удобного места для работы и гостеприимство.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белялов О.В., Пестов М.В., 2012. О западной границе распространения пустынной каменки в Прикаспийской низменности // Selevinia—2011. Алматы. С. 201.
- Березовиков Н.Н., Губин Б.М., Гуль И.Р., Ерохов С.Н., Карпов Ф.Ф., Коваленко А.В., 1999. Птицы пустыни Таукумы (юго-восточный Казахстан). Киев. 116 с.
- Волков С.Л., 2014. Залёт пустынной каменки *Oenanthe* deserti в северное Забайкалье // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Экспресс-выпуск № 1084. С. 4030—4032.
- Гаврилов Э.И., Наглов В.А., Федосенко А.К., Шевченко В.Л., Татаринова О.М., 1968. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья (воробьиные) // Новости орнитологии Казахстана. Труды Института зоологии. Т. 29. Алма-Ата. С. 153—207.
- *Гаврилов Э.И.*, 1970. Пустынная каменка *Oenanthe deserti* Temm. В кн.: Птицы Казахстана. Т. 3. Алма-Ата. С. 536—541.
- *Дементьев Г.П., Гладков Н.А.* (ред.), 1954. Птицы Советского Союза. Т. VI. М.: Советская наука. 792 с.
- Дементьев Г.П., Караев М.К., Карташев Н.Н., 1955. Птицы юго-западной Туркмении // Дементьев Г.П. (ред.). Материалы по фауне юго-западной Туркмении. Ученые записки МГУ. Вып. 171. М.: Изд-во Московского ун-та. С. 53—172.
- Иваницкий В.В., 1980. Межвидовые отношения симпатрических видов каменок на юго-западе Тувинской АССР. 1. Экологические предпосылки конкуренции и пространственная структура смешанной популяции // Зоологический журнал. Т. 59. № 4. С. 587—597.
- Карпов Ф.Ф., 2009. К распространению некоторых птиц в Северо-Восточном Прикаспии // Selevinia—2008. Алматы. С. 256.
- Мамаев А.Б., 2017. Динамика орнитокомплексов степной и полупустынной зоны Заволжья в последнее столетие. Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Саратов. 16 с.
- Матюхин А.В., Башмаков А.А., Парфенов А.В., 2015. О расширении ареала пустынной каменки (*Oenanthe deserti*) на запад // Тез. докладов XIV междуна-

- родной орнитологической конф. Северной Евразии. Алматы, 18—24 августа 2015. С. 324—325.
- Матюхин А.В., Башмаков А.А., Парфенов А.В., Бидашко Ф.Г., 2016. Пустынная каменка (Oenanthe deserti) и мелкий рогатый скот // Птицы и сельское хозяйство: современное состояние, проблемы и перспективы изучения. Материалы Международной орнитологической конференции. М. С. 209—213.
- Митропольский О.В., 1968. О биологии пустынной каменки // Труды Института зоологии Академии наук Казахской ССР. Т. XXIX. С. 64–66.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Мамаев А.Б., Рубан О.А., 2013. Структура населения наземно-гнездящихся птиц саратовского Заволжья и ее внутривековая и межгодовая динамика // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 280—290.
- Панов Е.Н., 1999. Каменки Палеарктики. Экология, поведения, эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 342 с.
- Портенко Л.А., 1954. Птицы СССР. Ч. III. М.–Л.: Издательство Академии наук СССР. 254 с.
- Сурвилло А.В., 1968. Об экологии каменок южной части Зайсанской котловины // Труды Института зоологии Академии наук Казахской ССР. Т. XXIX. С. 71—75.
- Тильба П.А., Шагаров Л.М., 2016. Залёт пустынной каменки (*Oenanthe deserti*) на Черноморское побережье Кавказа // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск № 1295. С. 2047—2049.
- Яковлев М.В., 2015. Регистрация пустынной каменки (*Oenanthe deserti*) в Украине // Авіфауна України. Вып. 6. С. 39—42.
- Cramp S. (ed.), 1988. Birds of Europe, the Middle East and North Africa. V. V. New York. 1063 p.
- del Hoyo J., Collar N.J., 2016. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. V. II. Passerines. Barcelona. 743 p.
- Hudson N. and the Rarities Committee, 2012. Report on rare birds in Great Britain in 2011 // British Birds. V. 105. P. 556–625.
- Hagenmeijer W.J.M., Blair M.J., 1997. The EBCC Atlas of European breeding birds: their distribution and abundance. London. 903 p.
- Koči J., Krištín A., 2006. Prvý záznam skaliarika púšťového (*Oenanthe deserti*) na Slovensku // Tichodroma. V. 18. P. 57–58.
- Peter H., 1994. The first breeding record of the Desert Wheatear, *Oenanthe deserti*, in Turkey // Zoology in the Middle East. V. 10. № 1. P. 27–30.
- Shirihai H., 1996. The birds of Israel. London. 876 p.

## BREEDING BIOLOGY OF THE DESERT WHEATEAR (*OENANTHE DESERTI*, MUSCICAPIDAE, AVES) IN AN EDGE POPULATION IN NORTHWESTERN KAZAKHSTAN

A. V. Matyukhin<sup>1, \*</sup>, A. S. Opaev<sup>1, \*\*</sup>, Yu. Yu. Davydova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

<sup>2</sup>Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University, Nizhny Novgorod, 603950 Russia

\*e-mail: amatyukhin53@mail.ru

\*\*e-mail: aleksei.opaev@gmail.com

Over the last two decades, the range of the Desert Wheatear has expanded and the species started breeding in northwestern Kazakhstan. There are, however, almost no studies on the breeding biology of this northwesternmost edge population. In this paper, we provided data on the breeding biology and space use of the Desert Wheatear near the village Isatai, Atyrau Region, Kazakhstan. In 2012–2016, no less than 17 breeding pairs bred as a dense settlement next to Isatai within a 650 × 470 m plot. The local density was thus 0.55 pairs per ha, and the distance between the neighboring pairs usually was less than 100 m. Such dense settlements seem to be unusual for the Desert Wheatear in Kazakhstan. We assume that the local features of small cattle grazing may have caused the formation of this dense settlement. At the same time, habitat and nest site selections, as well as the breeding phenology of the Desert Wheatear in the vicinity of Isatai are generally the same as in southern Kazakhstan (i.e., central populations).

Keywords: Desert Wheatear, Oenanthe deserti, edge population

УЛК 599.742.21-22:591.431.4

# МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРВОГО ВЕРХНЕГО МОЛЯРА (М1) БУРОГО (*URSUS ARCTOS*) И БЕЛОГО (*URSUS MARITIMUS*) МЕДВЕДЕЙ (CARNIVORA, URSIDAE)

© 2021 г. Д. О. Гимранов\*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144 Россия
\*e-mail: djulfa250@rambler.ru
Поступила в редакцию 23.04.2020 г.
После доработки 09.08.2020 г.
Принята к публикации 17.08.2020 г.

Изучено строение первого верхнего моляра (М1) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*U. maritimus*) медведей, выделено 7 признаков, обладающих полиморфизмом, приведены их описания. Строение М1 у материковых *U. arctos* достаточно однообразно, популяции *U. arctos* с о-ва Хоккайдо отличаются большим числом редких морфотипов и большей усложненностью. В целом М1 у бурого и белого медведей является мало изменчивым зубом, по сравнению с резцами и премолярами. В эволюционном отношении М1 у представителей рода *Ursus* изменяется достаточно слабо. Установлено, что бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения М1. Зубы белого медведя видоизменяются по своеобразному пути, не совпадающему с традиционным сценарием изменения зубов у гиперкарниворных хищников. *U. arctos* обладает большим количеством прогрессивных характеристик в строении М1, в то время как М1 *U. maritimus* сочетает в себе как прогрессивные, так и примитивные черты, наряду со свойственными только этому виду особенностями.

*Ключевые слова*: изменчивость, зубы, морфотипы, моляр, бурый медведь, белый медведь, видовая дифференциация

**DOI:** 10.31857/S0044513421050056

Публикация является продолжением работы по изучению изменчивости зубов бурого (Ursus arctos (L. 1758)) и белого (*U. maritimus* (Phipps 1774)) медведей. Ранее опубликованы результаты исследования по изменчивости резцов и четвертых премоляров у этих видов (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018). В этой работе внимание будет уделено верхнему первому моляру (М1). На сегодняшний день изменчивость качественных зубных признаков в отряде хищных млекопитающих Carnivora описана у некоторых представителей семейства Canidae (Szuma, 2007, 2011; Tedford et al., 2009), Mustelidae (Wolsan, 1988, 1989) и Felidae (Sotnikova, Nikolskiy, 2006). Работ, в которых описана вариабельность зубных признаков у представителей семейства Ursidae, не много (Rabeder, 1999; Барышников, 2007). Статистические данные о качественных признаках зубов современных бурого и белого медведей отсутствуют. Из всех элементов скелета зубы чаще всего сохраняются не поврежденными в отложениях четвертичного времени. Без изучения особенностей строения зубов современных таксонов невозможно интерпретировать изменения зубных структур, происходившие в геологическом масштабе времени. Более подробно об актуальности исследований и выборе именно бурого и белого медведей в рамках изучения изменчивости зубов хищных млекопитающих можно найти в нашей предыдущей работе (Гимранов, Косинцев, 2017). Там же приводится обзор литературных данных по проблеме изменчивости зубов у представителей рода *Ursus*. В задачи настоящего исследования входят описание зубных признаков верхнего первого моляра (М1), составление морфотипических схем, вычисление показателя усложненности коронки зуба и описание видовых диагностических признаков.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы краниологические коллекции Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Музея ИЭРиЖ УрО РАН, Зоологического музея ТомГУ, коллекционных фондов ИСиЭЖ СО РАН, Тhe Hokkaido University Museum (Саппоро, Япония), Hokkaido Museum (Саппоро, Япония), Department of Archaeology, the University of Tokyo (Токоро, Япония), Shiretoko Museum (Шари, Япония).

Географическое распределение изученных выборок медведей приведено в работе по изменчивости резцов (Гимранов, Косинцев, 2017).

Локалитеты изученных особей (черепов) бурого медведя объединялись в крупные выборки. Кавказ горный: Азербайджанская республика (n = 3), Грузия (n = 2), Республика Абхазия (n = 2), Республика Дагестан (n = 3). Карачаево-Черкесская Республика (n = 3), Республика Северная Осетия-Алания (n = 16), Чеченская Республика (n = 2); Кавказ равнинный: Республика Адыгея (n = 55), Краснодарский край (n = 8); Центр европейской части России: Костромская обл. (n = 4), Московская обл. (n = 1), Смоленская обл. (n = 4), Тверская обл. (n = 6), Ярославская обл. (n = 1); Север европейской части России: Архангельская обл. (n = 5), Вологодская обл. (n = 11), Ленинградская обл. (n = 38), Мурманская обл. (n = 5), Новгородская обл. (n = 14), Псковская обл. (n = 8), Республика Карелия (n = 3); Урал южный: Республика Башкортостан (n = 10), Оренбургская обл. (n = 1); Урал северный и средний: Коми (n = 31); Свердловская обл. (n = 18); Пермская обл. (n = 3), Тюменская обл. (n = 3), Ханты-Мансийский автономный округ (n = 3), Ямало-Ненецкий автономный округ (n = 1), Урал северный без точного локалитета (n = 11); Западная Сибирь: Новосибирская обл. (n = 3), Томская обл. (n = 22), Тюменская обл. (n = 29); Алтай: Республика Алтай (n = 19); Прибайкалье: Иркутская обл. (n = 16); Центральная Сибирь: Красноярский край (n = 22); Восточная Сибирь: Республика Caxa (n = 9), Maгаданская обл. (n = 3), Чукотский автономный округ (n = 2); Приморье: Приморский край (n = 16); Камчатка: Камчатский край (n = 115); острова Дальнего Востока: Сахалинская обл. (n = 10); Япония: западная часть о-ва Хоккайдо (n = 40), центральная часть о-ва Хоккайдо (n = 55), восточная часть о-ва Хоккайдо (n = 56), без точного локалитета о-в Хоккайдо (n = 27). Общая выборка по виду 719 особей. Общее количество изученных зубов составляет 1398 экз.

Локалитеты и число изученных особей (черепов) белого медведя: группа "Ямал" включает в себя экземпляры из Архангельской обл. (n = 27) и Ямало-Ненецкого автономного округа (n = 18); группа "Таймыр" состоит из экземпляров, собранных с севера Красноярского края (n = 69); группа "Сибирь (северо-восток)" включает в себя экземпляры с севера Республики Саха (n = 26) и из Чукотского автономного округа (n = 58), группа "Северный Ледовитый океан" состоит из экземпляров, не имеющих точных локалитетов (n = 32). Общая выборка по виду 230 особей. Общее количество изученных зубов составляет 458 экз.

Характеристика выделенных морфотипов приведена в табл. 1. При описании морфотипов М1 изучали форму основания буккальной части ко-

ронки зуба, наличие пара- и метастилей (рис. 1A), присутствие прото- и постметаконулей (рис. 1B), наличие энтметаконуля (рис. 1С) и развитость лингвального цингулюма (рис. 1D). При описании структуры коронки М1 большинство названий признаков использовалось согласно Rabeder (Rabeder et al., 2009), с некоторыми изменениями, касающимися энтметаконуля (entMec) по Jiangzuo (Jiangzuo et al., 2019) и метаконуля (Mec) (личное сообщение Qigao Jiangzuo), а также авторскими дополнениями, касающимися протоконуля (Prc) и постметаконуля (postMec). Показатель усложненности рассчитывался на основе частоты встречаемости простых и сложных морфотипов (Rabeder, 1999). Значение фактора для каждого морфотипа приведено в табл. 1. Разделение выборок по полу не производилось. В наших предыдущих работах были проанализированы премоляры у особей бурого медведя с известным полом с целью оценки степени проявления полового диморфизма в частотах морфотипов (Гимранов, 2018). Было показано, что статистически значимые различия между самцами и самками отсутствуют. Выборки о-ва Хоккайдо сгруппированы в соответствии с группами, выделенными на основании молекулярно-генетических данных (Hirata et al., 2013). Статистическая оценка различий в долях морфотипов между материковыми и островными популяциями бурого медведя, а также между двумя видами медведей проводилась с помощью критерия  $\chi^2$ . Расчет значений  $\chi^2$  проведен с использованием пакета PAST (Hammer et al., 2001). Черепа бурого и белого медведей, имеющие разные морфотипы правого и левого зуба, при проведении данного исследования не встречены.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфотипы буккального (паракон-метаконный) отдела M1. Во всех популяциях U. arctos значительно доминирует морфотип ВЗ (табл. 2). У бурого медведя Кавказа, европейской части России и Урала встречаются морфотипы В1 и В2 (2.9-7.9%), которые отсутствуют у особей из азиатской части России, за исключением одного случая на Алтае. В европейской части России у бурых медведей морфотип С является редким (1.6-6.0%), тогда как в азиатской части его значения достаточно высоки (9.3-25.0%). Однако в популяции U. arctos, обитающей на Камчатке, морфотип С встречен единожды (0.9%). На о-ве Хоккайдо все изученные зубы бурого медведя демонстрируют морфотип ВЗ, за исключением одного случая на западе о-ва Хоккайдо. Поэтому между выборками бурых медведей с материка и о-ва Хоккайдо не обнаружены значимые статистические различия в частотах морфотипов буккального отдела М1 (табл. 3). У *U. maritimus* доминирующими морфотипами являются АЗ (77.3%). Между бурым и бе-

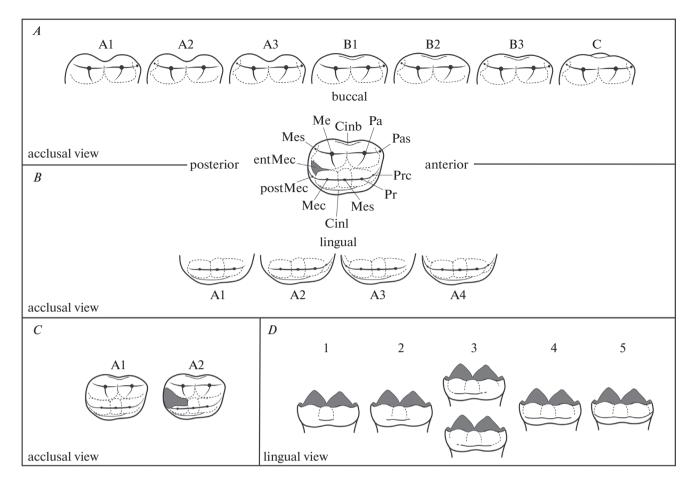
Таблица 1. Характеристика выделенных морфотипов М1 бурого и белого медведей

Часть зуба	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа					
	A1	2	На буккальной стороне коронки между параконом (Pa) и метаконом (Ме) имеется глубокая вырезка, присутствует парастиль (Pas)					
	A2	2	На буккальной стороне коронки имеется глубокая вырезка, присутствует метастиль (Mes)					
	A3	3	На буккальной стороне коронки имеется глубокая вырезка, присутствуют парастиль и метастиль					
Буккальный отдел (паракон-метаконный)	B1	2	На буккальной стороне коронки между параконом и метаконом вырезка слабая или отсутствует, присутствует парастиль					
	B2	или отсутствует, присутствует метастиль						
	ВЗ В З На буккальной стороне коронки вырезка слабая или отсутствует, присутствуют парастиль и метас							
	С	4	На буккальной стороне коронки между параконом и метаконом имеется выступ, присутствуют парастиль и метастиль					
	A1	3	Имеются протокон (Pr), мезокон (Mes) и метаконуль (Mec)					
Тингвальный отдел	A2	4	Имеются протокон, мезокон, метаконуль и протоконуль (Prc)					
протоконный)	A3	4	Имеются протокон, мезокон, метаконуль и постметаконуль (postMec)					
	A4	5	Имеются протокон, мезокон, метаконуль, протоконуль и постметаконуль					
<b>Ц</b> истальный отдел	A1	1	На дистальной части зуба площадка (или бассейн) энтметаконуля (entMec) не выражена					
(энтметаконуль)	A2	2	На дистальной части зуба площадка (или бассейн) энтметаконуля хорошо развита					
	1	1	Лингвальный цингулюм (Cinl) имеется под мезоконом					
	2	1.5	Лингвальный цингулюм имеется под мезоконом и незначительно выходит за границы мезокона					
Іингвальный цингулюм в баллах)	3	2	Лингвальный цингулюм имеется под мезоконом и развивается в основании протокона или метаконуля					
в ошышлу	4	2.5	Лингвальный цингулюм имеется под мезоконом и развивается в основании протокона и метаконуля					
	5	3	Лингвальный цингулюм полный: заходит на антериальную и постериальную часть зуба					

Фактор — показатель усложненности коронки зуба, или Factor, по: Rabeder (1999).

лым медведями выявлены достоверно значимые различия (табл. 3). Отметим, что в выборках *U. maritimus* из Ямала и северо-востока Сибири морфотип А2 (13.3—15.4%) преобладает над морфотипом А1 (2.2—7.7%). Белые медведи с п-ова Таймыр имеют обратное соотношение редких морфотипов: А1 (11.6%) преобладает над А2 (4.3%). Между выборками белого медведя различия недостоверны.

Морфотипы лингвального (протоконного) отдела М1. Во всех представительных выборках бурого медведя доминирующим морфотипом является А1 (76.3—95.7%). Редкие морфотипы А2 и А3 (4.1 и 8.4%) не имеют выраженной географической закономерности в распределении частот (табл. 4). Только у *U. arctos*, обитающего на севере европейской части России, был отмечен морфотип А4 (0.3%). Популяции бурого медведя, обита-



**Рис. 1.** Морфотипы M1 бурого и белого медведей (название элементов зуба см. табл. 1): A — буккальный отдел (паракон-метаконный), B — лингвальный отдел (протоконный), C — дистальный отдел (энтметаконуль), D — лингвальный цингулюм (в баллах).

ющие на о-ве Хоккайдо, между собой не обнаруживают четких различий в частотах выделенных морфотипов. При этом островные медведи заметно отличаются от материковых частым присутствием морфотипа АЗ (15.6-29.7%) и редкой встречаемостью морфотипов А2 и А4 (по 0.7%). Несмотря на это, достоверно значимых статистических различий в частотах морфотипов лингвального отдела М1 между бурым медведем о-ва Хоккайдо и материковым бурым медведем не обнаружено (табл. 3). Морфотипическое разнообразие v U. maritimus ниже, чем v U. arctos. Между бурым и белым медведями выявлены достоверно значимые различия (табл. 3). У белого медведя встречены только морфотипы А1 и А2, из которых значительно доминирует морфотип А2 (73.8—86.7%). Частота встречаемости морфотипа А2 колеблется в пределах от 13.3 до 26.2% (табл. 4). Выборки *U. maritimus* достаточно сходны между собой, и значимых статистических различий между ними не выявлено.

Морфотипы дистального (энтметаконуль) отдела М1. У бурого медведя наблюдается достаточно близкое соотношение частот морфотипов дистального отдела, морфотип А2 почти во всех выборках является доминирующим (табл. 4). Исключением является выборка медведей с Урала, где доминирует морфотип А1 (74.6%). Бурые медведи с о-ва Хоккайдо отличаются от материковых бурых медведей почти полным доминированием морфотипа А2 (98.9%). Морфотип А1 у них встречен только в двух случаях. Поэтому по строению дистальной части М1 популяции *U. arctos*, населяющие о-в Хоккайдо, достоверно отличаются от других популяций (табл. 3). У *U. maritimus* не встречено морфотипа А2 (табл. 4). Между бурым медведем и белым медведем, по частоте встречаемости обсуждаемых морфотипов, получены значимые статистические различия (табл. 3).

Развитость лингвального цингулюма М1. В материковых популяциях бурого медведя не обнаружено географической закономерности в строении лингвального цингулюма (табл. 4). Доминируют цингулюмы развитостью в 2 и 3 балла: в некоторых регионах чаще встречаются зубы с плохо развитым цингулюмом (2 балла), в других

Таблица 2. Число и частоты морфотипов буккального (паракон-метаконный) отдела М1

Вид	Географическая область					орфотиі				N
Бид	т сографизсокая осластв		A1	A2	A3	B1	B2	B3	C	1 V
	Кавказ горный	n %	$0 \\ 0.0$	$0 \\ 0.0$	0 0.0	0 0.0	0 0.0	31 100.0	0 0.0	31
	Кавказ равнинный	n %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	5 7.9	0 0.0	57 90.5	1 1.6	63
	Центр европейской части России	n %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	16 100.0	0 0.0	16
	Север европейской части России	n %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	5 6.0	1 1.2	73 86.8	5 6.0	84
	Средний и Северный Урал	n %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	2 2.9	0 0.0	68 97.1	0 0.0	70
	Южный Урал	n	0	0	0	0	0	11	0	11
	Западная Сибирь	<i>n</i> %	$0 \\ 0.0$	$0 \\ 0.0$	0 0.0	0 0.0	0 0.0	49 90.7	5 9.3	54
	Алтай	n %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	14 73.7	5 26.3	19
	Центральная Сибирь	n %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	19 86.4	3 13.6	22
	Якутия	n	0	0	0	1	0	8	0	9
U. arctos	Юго-Восточная Сибирь	n %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	14 87.5	2 12.5	16
U. aı	Приморье	n %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	12 75.0	4 25.0	16
	Острова Дальнего Востока	n	0	0	0	0	0	10	0	10
	Камчатка	n %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	114 99.1	1 0.9	115
	Север Дальнего Востока	n	0	0	0	0	0	5	0	5
	Общее:	<i>n</i> %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	13 2.4	1 0.2	504 92.6	26 4.8	544
	Остров Хоккайдо (запад)	n %	0 0	0 0	0	1 2.5	0	39 97.5	0	40
	Остров Хоккайдо (центр)	n %	0	0	0	0	0 0	55 100.0	0	55
	Остров Хоккайдо (восток)	n %	0	0	0	0	0	56 100.0	0	56
	Остров Хоккайдо*	n %	0 0	0	0	0	0	26 100.0	0	26
	Общее:	<i>n</i> %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	1 0.6	0 0.0	176 99.4	0 0.0	177
	Общее по виду:	<i>n</i> %	0 0.0	0 0.0	0 0.0	14 1.9	1 0.1	680 94.4	26 3.6	721
	Ямал	n %	1 2.2	6 13.3	35 77.9	0.0	2 4.4	1 2.2	0.0	45
sm	Таймыр	n %	8 11.6	3 4.3	56 81.2	0.0	0 0.0	2 2.9	0.0	69
U. maritimus	Сибирь (северо-восток)	n %	6 7.7	12 15.4	55 70.5	1 1.3	0.0	4 5.1	0.0	78
U. n	Северный Ледовитый океан*	n %	3 9.4	2 6.3	27 84.3	0.0	0.0	0.0	0.0	32
	Общее по виду:	<i>n</i> %	18 8.0	23 10.3	173 77.3	1 0.4	2 0.9	7 3.1	0.0	224

<sup>\*</sup> — Локалитет не указан; N и n — число экземпляров.

**Таблица 3.** Статистический уровень различий между частотами морфотипов M1 медведей, оценка критерием  $\chi^2$ 

Отдел зуба	Вид	$\chi^2$	р	df	N
Буккальный отдел	<ul><li>U. arctos (материк*)</li><li>U. arctos (о-в Хоккайдо)</li></ul>	6.34	0.0964	3	544 177
(паракон-метаконный)	U. arctos U. maritimus	185.97	<0.0001	6	721 224
Лингвальный отдел	U. arctos (материк) U. arctos (о-в Хоккайдо)	8.11	0.0439	3	392 147
(протоконный)	U. arctos U. maritimus	124.08	<0.0001	3	539 224
Дистальный отдел	U. arctos (материк) U. arctos (о-в Хоккайдо)	58.64	<0.0001	1	447 175
(энтметаконуль)	U. arctos U. maritimus	97.26	<0.0001	1	622 230
Лингвальный цингулюм	U. arctos (материк) U. arctos (о-в Хоккайдо)	20.18	0.0005	4	511 167
(в баллах)	U. arctos U. maritimus	81.35	<0.0001	4	678 230

<sup>\*</sup> В группу "материк" включена также выборка бурого медведя с островов Дальнего Востока.

регионах больше особей с цингулюмом средней степени развитости (3 балла). Цингулюмы развитостью в 1 и 4 балла встречаются редко. Хорошо развитый цингулюм в 5 баллов отмечен в трех случаях *U. arctos* только на Урале. В целом островные популяции бурого медведя имеют достаточно часто встречающийся слабо развитый лингвальный цингулюм (1 балл). Подобное строение цингулюма является доминирующим в популяциях центральной части о-ва Хоккайдо (39.2%). Медведи с восточной части острова имеют особенности: только у них отмечена развитая форма лингвального цингулюма, соответствующая четырем баллам. Между выборками бурых медведей с материка и с о-ва Хоккайдо получены достоверные статистические различия на уровне p = 0.0005(табл. 3). Между выборками бурого и белого медведей обнаружены значимые статистические различия (табл. 3). У белого медведя наиболее часто встречается слабо развитый лингвальный цингулюм (1 балл). Стоит отметить, что у белых медведей Ямала высока частота встречаемости (42.2%) плохо развитого лингвального цингулюма (2 балла), тогда как в остальных выборках этот показатель ниже (23.8–28.1%). Лингвальный цингулюм средней степени развитости (3 балла) отмечен только в популяциях U. maritimus, обитающих на Северо-востоке Сибири и в популяциях без точно установленного локалитета. Между выборками белого медведя различия недостоверны.

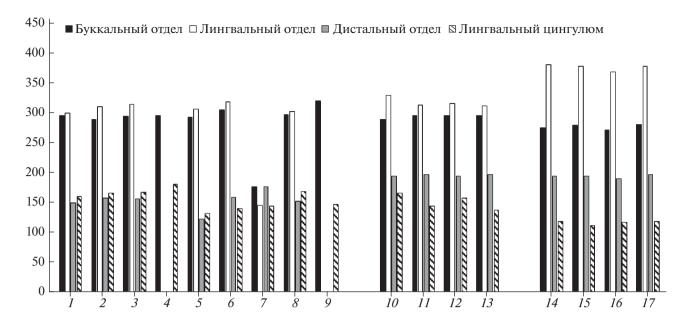
Усложненность зубов. Как и описание морфотипов, характеристика их усложненности приведена отдельно для каждой части М1 (табл. 5, рис. 2). Буккальный и лингвальный отделы М1 у материковых бурых медведей выглядят примерно одинаково усложненными во всех исследуемых выборках. Можно отметить очень низкие показатели усложненности в группе с Алтая, что может быть связано с малочисленностью выборки. Наиболее усложнен буккальный отдел М1 в популяциях бурых медведей Приморья и Западной Сибири, лингвальный отдел в популяциях медведей Западной Сибири и Севера европейской части России, дистальный отдел у медведей, населяющих Алтай и Западную Сибирь. Лингвальный цингулюм наиболее усложнен у бурых медведей центральной части России и Камчатки. Строение коронки М1 у материковых бурых медведей достаточно сходно. Однако популяции бурого медведя с о-ва Хоккайдо существенно отличаются от материковых животных увеличением усложненности всех отделов зуба. Внутри острова наиболее усложненными М1 обладают медведи, живущие в западной и восточной частях острова (табл. 5, рис. 2). У белого медведя между выборками также не наблюдаются существенные различия в строении М1. Отметим, что этому виду принадлежит наибольшая степень усложненности лингвального отдела. Буккальный отдел М1 усложнен в целом меньше, чем у бурых медведей. Усложненность дистального отдела у белых медведей сравнима с показателями бурых медведей с о-ва Хоккайдо.

Таблица 4. Число и частоты морфотипов лингвальной части М1

		1	Питгрант пт гй отпан	TI III	10		Пенто йт ит петом	TOTAL XIII			Питира	Питероптит йтити	A CITIVITIES		
Географическая область	ľЪ		протоконный)	онный <u>,</u>		×	энтмета	(энтметаконуль)	×			(в баллах)	)		×
		A1	A2	A3	A4		A1	A2	1	1	2	3	4	5	
Кавиза горинй	и	22	1	0	0	23	11	12	23	0	18	11	1	0	30
мавказ горный	%	95.7	4.3	0	0	C7	47.8	52.2	C7	0.0	0.09	36.7	3.3	0.0	S
Кэркээ нэримингій	и	39	1	9	0	46	21	32	53	2	25	31	2	0	09
мавказ равнинным	%	84.8	2.2	13.0	0.0	}	39.6	60.4	Ç	3.3	41.7	51.7	3.3	0.0	3
Центр европейской	и	10		C	0	7	٢	٢	7	0	5	10	0	0	71
части России	%	01	0	7	>	71	_	`	<u>†</u>	0.0	33.3	2.99	0.0	0.0	CI
Север европейской	и	62	3	6	1	37	32	46	78	2	37	39	2	0	08
части России	%	82.7	4.0	12.0	1.3	2	41.0	59.0	0	2.5	46.3	48.8	2.5	0.0	00
Съетий и Севений Уъст	и	46	3	3	0	53	50	17	7.9	3	26	20	6	3	13
Среднии и Северныи 3 рал	%	88.5	5.8	5.8	0.0	70	74.6	25.4	ò	4.9	42.6	32.8	14.8	4.9	10
Южный Урал	и	8	0	1	0	6	7	2	6	2	4	5	0	0	11
Зэпэппэд Сибинг	и	29	5	4	0	38	17	27	77	7	28	12	4	0	15
западная Сиоирь	%	76.3	13.2	10.5	0.0	00	38.6	61.4	† †	13.7	54.9	23.5	7.8	0.0	7.
й ети А	и	×	U	,-	0	0	3	12	7	-	6	9	2	0	2
УПАИ	%	0	0	1	0		20.0	80.0	CI	5.6	50.0	33.3	11.1	0.0	10
тайуа Дааттеалпен	и	0	U	7	0	1	-	0	10	0	01	10	1	0	1
тептральная смомрь	%		0	1	>	11	-		01	0.0	47.6	47.6	4.8	0.0	77
Юго-Восточная Сибирь	и	9	0	0	0	9	2	3	5	-	2	9	1	0	10
Якутия	и	5	0	1	0	9	4	5	6	0	7	2	0	0	6
Пилопів	и	9	U	1	U	7	7	1	ŏ	2	11	2	0	0	7
TPKIMOPDE	%	>	0	7	>	`	`	-1	0	13.3	73.3	13.3	0.0	0.0	CI
Острова Дальнего Востока	и	10	0	0	0	10	9	8	6	0	L	7	1	0	10
Кампатка	и	77	3	3	0	83	44	54	80	2	25	99	2	0	115
Xdin 1d i Nd	%	92.8	3.6	3.6	0.0	6	44.9	55.1	2	1.7	47.8	48.7	1.7	0.0	CH
Север Дальнего Востока	и	2	0	0	0	5	1	4	5	0	2	2	1	0	5
Общее:	и	342	16	33	1	397	213	234	447	22	246	214	26	3	511
	%	87.2	4.1	8.4	0.3	1	47.7	52.3		4.3	48.1	41.9	5.1	9.0	

Таблица 4. Окончание

N		30		15		ç		35		167		829		Ý		9		84		33		730	
	5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	ε	0.4	0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0	0.0
нгулюм )	4	4	10.3	0	0.0	2	3.8	0	0.0	9	3.6	32	4.7	0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	0	0.0	0	0.0
льный циі (в баллах)	3	12	30.8	17	33.3	15	28.8	5	20.0	49	29.3	263	38.8	0	0.0	0	0.0	9	7.1	2	6.3	8	3.5
Лингвальный цингулюм (в баллах)	2	17	43.6	14	27.5	26	50.0	10	40.0	29	40.1	313	46.2	19	42.2	19	27.5	20	23.8	6	28.1	29	29.1
	-	9	15.4	20	39.2	6	17.3	10	40.0	45	26.9	<b>29</b>	6.6	26	57.8	50	72.5	58	0.69	21	9:59	155	67.4
×		70	<del>}</del>	22	<b>+</b>	2.7	, t	7.0	1	175	C/1	<i>(</i> (3)	770	٧,	F	69	6	84	<b>†</b>	33	70	730	2007
ый отдел конуль)	A2	39	97.5	54	100.0	53	98.1	27	100.0	173	6.86	407	65.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Дистальный отдел (энтметаконуль)	A1	1	2.5	0	0.0	1	1.9	0	0.0	2	1.1	215	34.6	45	100.0	69	100.0	84	100.0	32	100.0	230	100.0
N 37		37 45 40		<del>,</del>	25		530		Ý	F	39	3	84	<b>†</b>	30	2	224	<b>t</b>					
tел )	A4	1	2.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0		0.7	2	0.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
тый отд онный	A3	11	29.7	7	15.6	8	20.0	4	16.0	30	20.4	63	11.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Лингвальный отдел (протоконный)	A2	0	0.0	-	2.2	0	0.0	0	0.0	-	0.7	17	3.2	39	86.7	54	83.1	62	73.8	25	83.3	180	80.4
Ли ()	A1	25	9.79	37	82.2	32	80.0	21	84.0	115	78.2	457	84.8	9	13.3	11	16.9	22	26.2	5	16.7	44	19.6
		и	%	и	%	и	%	и	%	и	%	u	%	и	%	и	%	и	%	и	%	u	%
Географическая область		(HOHOC) OHROAM	ОСТРОВ ЛОВКАЙДО (ЗАПАД)	Остава Хоккайно (пецти)	MONNANDO (HOULP)	Остов Хоглайно (востог)	B AURKAUMU (BUCIUK)	Остасы Хоггойно*	ib Monnanido	. 0	į	Общое по вилу:	C IIO BRAJ.			21.13	dan	Cufunt (cepend-poctor)	The (cerebo-poetor)	Северикій Пеповиткій омези*	рпын этедовитын омеан	Общоо по вилу:	C IIO BRAZY.
Географиче		Oxeroo.	OCT POB 7	, aouto	Colpor	TOUTO	Octpo	Guillon C	ocipo	Ofme	Общее:			Толь	7 May	Taiwarin	1 9 11	72	CHO	9		Ofme	



**Рис. 2.** Уровень усложненности М1 в выборках бурого медведя и белого медведя. Бурый медведь: 1 — Кавказ горный, 2 — Кавказ равнинный, 3 — Север европейской части России, 4 — центр европейской части России, 5 — Урал северный и средний, 6 — Западная Сибирь, 7 — Алтай, 8 — Камчатка, 9 — Приморье, 10 — остров Хоккайдо (запад), 11 — о-в Хоккайдо (центр), 12 — о-в Хоккайдо (восток), 13 — о-в Хоккайдо (без точного локалитета). Белый медведь: 14 — Ямал, 15 — Таймыр, 16 — Сибирь (северо-восток), 17 — Северный ледовитый океан (без точного локалитета).

*U. maritimus* имеет наименьшую степень развитости (усложненности) лингвального цингулюма M1 среди всех изученных выборок (табл. 5, рис. 2).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Бурый медвель. Ранее нам удалось установить некоторую географическую закономерность в изменчивости строения коронок резцов и четвертых премоляров (Р4 и р4) у *U. arctos* (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018). Строение коронки М1 у материковых бурых медведей достаточно сходное. Однако популяции бурого медведя с о-ва Хоккайдо существенно отличаются от материковых животных увеличением усложненности всех отделов зуба. Можно заключить, что М1 у бурого медведя является мало изменчивым зубом, по сравнению с резцами и премолярами (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018). На М1 имеется большее количество изменчивых признаков, чем на резцах и премолярах, поэтому создается впечатление о его (М1) достаточной изменчивости. Однако каждый отдельный признак проявляет слабую изменчивость в изученных выборках. Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения М1. Дифференцирующими признаками являются отсутствие протоконуля, наличие энтметаконуля и развитый лингвальный цингулюм. Бурого медведя можно достоверно отличить от белого медведя по строению буккальной части М1,

а именно по отсутствию глубокой вырезки между параконом и метаконом.

Белый медведь. У белого медведя не наблюдается существенных различий в строении М1 между выборками. Можно заключить, что М1 у белого медведя, также как и у бурого медведя, является мало изменчивым зубом, по сравнению с резцами и премолярами (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018). Белого медведя можно достоверно дифференцировать от бурого медведя на основе строения М1. Дифференцирующими признаками являются наличие протоконуля, отсутствие энтметаконуля и очень слабый (в данном случае редукция) лингвальный цингулюм. Также белого медведя можно достоверно отличить от бурого медведя по строению буккальной части М1, а именно по глубокой вырезке между параконом и метаконом.

Белый медведь относительно недавно отделился от общего ствола с бурыми медведями (Hailer et al., 2012; Bidon et al., 2014), но за короткое время приобрел большое количество уникальных адаптаций, в том числе произошла редукция зубной системы (Барышников, 2007; Slater et al., 2010). О быстрой адаптации зубов *U. maritimus* при переходе к полностью хищническому образу жизни свидетельствуют также полученные ранее данные (Гимранов, 2018): Р4 приобретает колющий хищнический вид с одной или двумя вершинами (потеря протокона, как основного давящего элемента, увеличение режущей

Таблица 5. Показатель усложненности М1 бурого и белого медведей

					•	
Вид	Географическая область	Буккальный отдел	Буккальный отдел Пингвальный отдел	Дистальный отдел	Лингвальный цингулюм	Общее по зубу
	Кавказ горный	300.0	304.3	152.2	163.3	6.616
	Кавказ равнинный	293.7	315.2	160.4	169.2	938.4
	Север европейской части России	298.8	318.7	159.0	169.4	945.8
	Центр европейской части России	300.0	0.0	0.0	183.3	
	Средний и Северный Урал	297.1	311.5	125.4	134.4	868.5
	Западная Сибирь	309.3	323.7	161.4	143.1	937.4
	Алтай	178.9	147.4	180.0	147.2	653.5
	Юго-Восточная Сибирь	137.5	0.0	0.0	0.0	
U. arctos	Камчатка	300.9	307.2	155.1	170.9	934.1
	Приморье	325.0	0.0	0.0	150.0	
	Общее:	308.6	184.4	99.4	130.1	885.4
	Остров Хоккайдо (запад)	293.0	335.0	198.0	168.0	994.0
	Остров Хоккайдо (центр)	300.0	318.0	200.0	147.0	965.0
	Остров Хоккайдо (восток)	300.0	320.0	198.0	160.0	978.0
	Остров Хоккайдо*	300.0	316.0	200.0	140.0	0.956.0
	Общее:	298.3	322.3	199.0	153.8	973.3
	Общее по виду:	303.4	253.3	149.2	141.9	929.3
	Ямал	280.0	386.7	8.761	121.1	985.6
	Таймыр	284.1	383.1	197.1	113.8	978.0
U. maritimus	U. maritimus Сибирь (северо-восток)	275.6	373.8	192.9	119.0	961.3
	Северный Ледовитый океан*	284.4	383.3	200.0	120.3	0.886
	Общее по виду:	281.0	381.7	196.9	118.5	978.2
* — Локалитет не указан.	г не указан.					

функции зуба). Как и у Р4 (Гимранов, 2018), у М1 стили расположены в одну линию с главными буграми (параконом и метаконом). Можно предположить, что стили удлиняют главное лезвие зуба и участвуют в процессе разрезания пищи. Однако это заключение не согласуется с полученными результатами. У *U. maritimus* отмечена высокая доля редких морфотипов буккальной части М1 с редукцией одного из стилидов (18%). Функционально противоположное значение стилям имеет развитие конулей на Р4 и М1. Эти бугры у медведей участвуют в процессе раздавливания пищи. У белых медведей часто присутствует протоконуль (80%).

При переходе к облигатному хищничеству можно ожидать, что белый медведь, как и другие гиперкарниворные хищники (Felidae), будет закреплять и развивать такие элементы, как стилиды и будет избавляться от таких элементов, как конули на Р4, М1 или М2. Но мы наблюдаем иную ситуацию. Описанный сценарий в какой-то степени справедлив для Р4, с оговоркой, что зуб U. maritimus проявляет своеобразие в колющей, а не режущей функции. Для М1 сформулированный сценарий не подходит, т.к. этот зуб у белого медведя не развивает режущих функций. Наблюдается редукция зуба за счет утраты стилей, энтметаконуля и сокращения лингвального лезвия. При этом зуб увеличивает давящую функцию за счет протоконуля. Редукция зубов у белого медведя происходит в результате утраты их основных функций. Исследователи полагают, что это связано с потреблением мягкой пиши, основу которой составляют детеныши ластоногих (Slater et al... 2010). Поэтому интересной особенностью этих животных является то, что, не смотря на чисто хищническую стратегию питания, зубы у них видоизменяются по своеобразному сценарию. Резцы более приспособлены к хищничеству (Гимранов, Косинцев, 2017), как и клыки, которые сильно увеличены (Барышников, 2007), премоляры приобретают колющий вид (Гимранов, 2018), М1 утрачивает дополнительные элементы, связанные с разрезанием пищи. Почему М1 у белого медведя имеется протоконуль, не свойственный бурому медведю, остается не ясным.

Интересной особенностью строения М1 у изученных видов медведей является то, что, в отличие от четвертых премоляров, у которых доля ассиметричных морфотипов достаточно велика (Гимранов, 2018), первый моляр не имеет ассиметричных вариантов строения. Отметим, что у пяти особей *U. maritimus*, добытых на о-ве Врангеля, и одной особи с о-ва Комсомольская Правда на обеих сторонах челюсти отсутствовали изучаемые зубы. Явных следов прижизненной утери М1 нами не зафиксировано. У *U. arctos* подобные патологии не встречены.

Эволюционные изменения M1 в роде *Ursus*. Одним из самых древних представителей рода *Ursus* является *U. minimus* (Devèze de Chabriol et Bouillet 1827), который появляется на рубеже миоцена и плиоцена (Барышников, 2007; Wagner, 2010). Некоторые находки мелких плиоценовых медведей Евразии и Северной Америки иногда относят в отдельный род *Protarctos* (Kretzoi 1945), объединяющий четыре вида (Wang et al., 2017). На протяжении плиоцена разнообразие рода *Ursus* увеличивается: появляются U. thibetanus (G. Cuvier 1823) и U. americanus (Pallas 1870), в позднем плиоцене появляется *U. etruscus* (G. Cuvier 1823) (Барышников, 2007; Krause et al., 2008; Bon, Elalouf, 2010; Wagner, 2010), все четыре вышеперечисленных вида относятся к подроду Euarctos. В раннем плейстоцене появляются U. deningeri (von Reichenau 1904) и U. dolinenesis (Garcia et Arsuaga 2001) (Kurtén, 1968; García, Arsuaga, 2001; Wagner, Cermák, 2012), которые могут быть самыми ранними представителями линии пещерных медведей (подрод Spelearctos). В то же время U. etruscusили U. dolinensis могут быть предками линии бурых медведей (подрод Ursus). На данный момент подрод Spelearctos насчитывает 7 видов (Baryshnikov, Puzachenko, 2019; Barlow et al., 2020), которые условно можно разделить на 4 большие группы: денингероидные медведи (U. deningeri, U. deningeroides (Mottl 1964)), кавказский пещерный медведь (U. kudarensis (Baryshnikov 1985)), уральский пещерный медведь (U. kanivetz (Vereshchagin 1973)), европейский пещерный медведь (*U. spelae*us (Rosenmüller 1794)) и два вида малых пещерных медведей (U. rossicus (Borissiak 1930) и U. savini Andrew 1922).

M1 у U. minimus демонстрирует отсутствие или слабую выраженность парастиля и метастиля, отсутствие протоконуля и постметаконуля, развитый лингвальный цингулюм, почти не развитый энтметаконуль и выпуклую форму буккального края основания коронки (Барышников, 2007; Wagner et al., 2011). Подобные черты в строении М1 характерны и для представителей рода Protarctos (Wang et al., 2017). Выше описанные состояния признаков можно считать базальными, примитивными для рода Ursus. Строение зубов U. thibetanus и U. americanus очень сходно с таковым у *U. minimus* (Барышников, 2007; Wagner et al., 2011). Гималайский медведь часто имеет парастиль и метастиль, выпуклую форму основания буккального края коронки, отсутствие протоконуля и постметаконуля (не опубликованные данные автора). Также по нашим наблюдениям у современного гималайского медведя нередко отсутствует мезокон, лингвальный цингулюм часто сильно редуцирован. Барибалу свойственно наличие парастиля и метастиля, слабовыпуклая или ровная форма основания буккального края коронки М1, отсутствие протоконуля и постметаконуля, очень слабое развитие энтметаконуля и лингвального цингулюма (не опубликованные данные автора).

Строение зубов у *U. etruscus* и *U. dolinensis* сходно между собой и с *U. arctos*. У *U. etruscus* имеются слаборазвитые стили на М1 (как правило, один из двух), примерно в половине случаев имеется энтметаконуль, достаточно часто наблюдается хорошо развитый лингвальный цингулюм, изогнутый буккальный край основания коронки и наличие протокона, мезокона и метаконуля без дополнительных элементов (Mazza, Rustioni, 1992; Барышников, 2007; Petrucci, Sardella, 2009; Wagner et al., 2011; Koufos et al., 2018; Medin et al., 2017; Jiangzuo et al., 2017; Medin et al., 2019). М1 *U. dolinensis* по многим перечисленным признакам схож с М1 *U. etruscus*, причем, в отличие от последнего, у *U. dolinensis* развиты оба стиля (Garcia, Arsuaga, 2001).

В целом строение зубов у пещерных медведей достаточно своеобразно и отличается от других представителей рода *Ursus* (Барышников, 2007). Ранние денингероидные пещерные медведи уже имели ряд признаков, отличающих их от этрусского медведя. Речь идет о таких признаках, как развитые пара- и метастили, развитая площадка энтметаконуля, наличие постметаконуля и средняя степень развитости лингвального цингулюма (Барышников, 2007; Rabeder et al., 2009; Wagner, Cermak, 2012). Пещерные медведи (*U. spelaeus* sensu lato) позднего плейстоцена имеют хорошо развитые пара- и метастили, хорошо развитую площадку метаконуля, постметаконуль, хорошо развитый лингвальный цингулюм и иногда раздвоенный мезокон (Grandal d'Anglade, 1993: Baryshnikov, 1998; Rabeder, 1999; Барышников, 2007). Малый или русский пещерный медведь U. rossicus отличается от других пещерных медведей более усложненными коронками зубов. Несмотря на это, строение M1 v *U. rossicus* очень схоже с таковым других позднеплейстоценовых пещерных медведей (Борисяк, 1932; Барышников, 2007).

Строение М1 плейстоценового *U. arctos*, которого иногда выделяют в отдельный подвид *U. a. priscus*, очень сходно со строением современного бурого медведя (Capasso Barbato et al., 1990; Rabeder et al., 2009; Baryshnikov, 2010; Marciszak et al., 2015; Marciszak et al., 2019).

В эволюционном отношении М1 у представителей рода *Ursus* изменяется достаточно слабо, по сравнению с премолярами (Гимранов, 2018). Основными элементами зуба, которые варьируют в эволюционном масштабе времениу представителей рода *Ursus* являются стили, постметаконуль, энтметаконуль и лингвальный цингулюм. Отсутствие или слабое развитие стилей также как и энтметаконуля является примитивным состоянием. Также архаичным состоянием является хорошо развитый лингвальный цингулюм. Наличие

хорошо развитых стилей и энтметаконуля является прогрессивным состоянием, также как и редуцированный цингулюм. Прогрессивным состоянием, по-видимому, можно считать наличие постметаконуля (характерно для пещерных медведей) и протоконуля (характерно для белого медведя). *U. arctos* обладает большим количеством прогрессивных характеристик в строении М1, в то время как М1 *U. maritimus* сочетает в себе как прогрессивные, так и примитивные черты, наряду с некоторыми уникальными, свойственными только этому виду, особенностями. Это может объясняться переходом от всеядного или даже травоядного типа питания (бурый медведь) к облигатному хищничеству.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для первого верхнего моляра М1 бурого и белого медведей выделено и описано 7 признаков, обладающих изменчивостью: форма основания буккального края коронки, наличие пара- и метастилей, наличие энтметаконуля, постметаконуля и протоконуля, а также развитость лингвального цингулюма. Строение М1 в популяциях U. arctos, населяющих материк, очень сходно. У островных популяций U. arctos отмечается большее число редких морфотипов и, как следствие, увеличение значения показателя усложненности. Сочетание примитивных (развитый энтметаконуль) и прогрессивных (наличие постметаконуля и редуцированного лингвального цингулюма) характеристик отличает *U. arctos* с о-ва Хоккайдо от материковых *U. arctos*. В целом M1 у бурого и белого медведей является мало изменчивым зубом, по сравнению с резцами и премолярами.

Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения М1. Признаками, характерными для U. arctos, являются отсутствие протоконуля, наличие площадки энтметаконуля и развитый лингвальный цингулюм. Признаками, характерными для *U. mariti*mus, являются глубокая вырезка буккального края основания коронки между параконом и метаконом, наличие протоконуля, отсутствие энтметаконуля и сильно редуцированный лингвальный цингулюм. Несмотря на то, что U. maritimus является почти полностью облигатным хищником, сценарий изменения зубов у этого вида не совпадает с подобными сценариями для других гиперкарниворных хищников. Зубы у белого медведя видоизменяются по своеобразному пути: резцы становятся более приспособленными к захвату добычи, как и клыки, которые сильно увеличены, премоляры приобретают колющий вид, М1 утрачивает дополнительные элементы, связанные с разрезанием пищи, при этом развивая давящие элементы.

В эволюционном отношении M1 у представителей рода *Ursus* изменяется достаточно слабо.

Основными элементами зуба, которые варьируют в эволюционном масштабе времени у представителей рода *Ursus*, являются стили, постметаконуль, энтметаконуль и лингвальный цингулюм. *U. arctos* обладает большим количеством прогрессивных характеристик в строении M1, в то время как M1 *U. maritimus* сочетает в себе как прогрессивные, так и примитивные черты, наряду с некоторыми уникальными, свойственными только этому виду особенностями. Это может объясняться "возвращением" от всеядного или травоядного типа питания (бурый медведь) к активному хищничеству, от которого медвежьи "отказались" в процессе эволюции.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен коллективу лаборатории териологии Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, коллективу лаборатории териологии Зоологического института РАН, а также заведующему музеем ИЭРиЖ УрО РАН Н.Г. Ерохину, сотруднику лаборатории филогении и фауногенеза ИСиЭЖ СО РАН Д.Е. Тараненко, за предоставленную возможность работы с коллекционным материалом. Выражается благодарность Т. Amano, R. Masuda, Y. Amaike и T. Akiyama (Hokkaido University) за помощь в организации и проведении исследований в Японии (о-в Хоккайдо). Авторы также признательны кураторам коллекционных фондов музеев Японии: F. Takaya и M. Kato (Botanic Garden, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University), K. Omote (Hokkaido Museum), D. Natsuki (Graduate School of Humanities and Sociology the University of Tokyo) и Т. Murakami (Shiretoko Museum) и директору Shiretoko Museum Mr. M. Yamanaka.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № (19-04-00111-а) и частичной поддержке гранта Президента Российской Федерации для молодых российских ученых (МК-1130.2019.4).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф., 2007. Медвежьи (Carnivora, Ursidae). (Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. І. Вып. 5). СПб.: Наука. 541 с.
- Борисяк А.А., 1932. Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Северного Кавказа // Труды Палеозоологического института. Т. 1. С. 137—201.
- Гимранов Д.О., 2018. Морфотипическая характеристика четвертых премоляров бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. Т. 97. № 2. С. 205—223.
- Гимранов Д.О., Косинцев П.А., 2017. Морфотипическая изменчивость резцов бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. Т. 96. № 5. С. 547—562.
- Barlow A., Paijmans Johanna L.A., Alberti F., Gasparyan B., Bar-Oz G., et al., 2020. Middle Pleistocene cave bear genome calibrates the evolutionary history of Palearctic bears // Current Biology. In press. https://ssrn.com/ab-

- stract=3523359 or https://doi.org/10.2139/ssrn.3523359
- Baryshnikov G., 1998. Cave bears from the Paleolithic of the Greater Caucasus // Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere. Saunders J.J., Styles B.W., Baryshnikov G.F., eds. Springfield: Illinois State Museum Scientific Papers. P. 69–118.
- Baryshnikov G.F., 2010. Late Pleistocene brown bear (*Ursus arctos*) from the Caucasus // Russian Journal of Theriology. V. 9. № 1. P. 9–17.
- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y., 2019. Morphometry of upper cheek teeth of cave bears (Carnivora, Ursidae) // Boreas. V. 48. P. 581–604.
- Bon C., Elalouf J.M., 2010. Cave Bear Genomics in the Paleolithic Painted Cave of Chauvet-Pont d'Arc // Evolutionary Biology Concepts, Molecular and Morphological Evolution. Pontarotti P. eds. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 343—356.
- Bidon T., Janke A., Fain S.R., Eiken H.G., Hagen S.B., et al., 2014. Brown and polar bear Y chromosomes reveal extensive male-biased gene flow within brother lineages // Molecular Biology and Evolution. V. 31. P. 1353–1363.
- Capasso Barbato L., Minieri M.R., Petronio C., Vigna Taglianti A., 1990. Strutture dentarie di Ursus arctos e di Ursus spelaeus della grotta di Monte Cucco (Sigillo, Perugia, Italia) // Bollettino della Societa Paleontologica Italiana. V. 29. № 3. P. 321–333.
- Garcia N., Arsuaga J.L., 2001. Ursus dolinensis: a new species of Early Pleistocene ursid from Trinchera Dolina, Atapuerca (Spain) // Earth and Planetary Sciences. V. 332. P. 717–725.
- Grandal d'Anglade A., 1993. El Oso de las cavernas en Galicia: El yacimiento de Cova Eiros // Nova Terra. V. 8. P. 1–285.
- Hailer F., Kutschera V.E., Hallström B.M., Klassert D., Fain S.R., et al., 2012. Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage // Science. V. 336. P. 344–347.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hirata D., Mano T., Abramov A.V., Baryshnikov G.F., Kosintsev P.A., et al., 2013. Molecular phylogeography of the brown bear (*Ursus arctos*) in Northeastern Asia based on analyses of complete mitochondrial DNA sequences // Molecular Biology and Evolution. V. 30. P. 1644–1652.
- Jiangzuo Q., Liu J., Chen J., 2019. Morphological homology, evolution, and proposed nomenclature for bear dentition // Acta Palaeontologica Polonica. V. 64. № 4. P. 693–710.
- Jiangzuo Q., Liu J., Wang Y., Jin C., Liu S., et al., 2017. New materials of *Ursus etruscus* from Jinyuan cave of Luotuo Hill, Dalian and a brief review of *Ursus* cf. etruscus in China // Quaternary science. V. 37. № 4. P. 828–837.
- Koufos G.D., Konidaris G.E., Harvati K., 2018. Revisiting Ursus etruscus (Carnivora, Mammalia) from the Early Pleistocene of Greece with description of new material // Quaternary International. V. 497. P. 222–239.
- Krause J., Unger T., Noçon A., Malaspinas A.-S., Kolokotronis S.-O., 2008. Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary // BMC Evolutionary Biology. V. 8. P. 1–12.
- *Kurtén B.*, 1968. Pleistocene mammals of Europe. Weidenfeld ans Nicolson, London. 317 p.

- Marciszak A., Schouwenburg C., Lipecki G., Talamo S., Shpansky A., et al., 2019. Steppe brown bear Ursus arctos "priscus" from the Late Pleistocene of Europe // Quaternary International. V. 534. P. 158–170.
- Marciszak A., Stefaniak K., Mackiewicz P., Ridush B., 2015. Ursus arctos L., 1758 from Bukovynka Cave (W Ukraine) in an overview on the fossil brown bears size variability based on cranial material // Quaternary International. V. 357. P. 136–148.
- Mazza P., Rustioni M., 1992. Morphometric revision of the Eurasian species *Ursus etruscus* Cuvier // Palaeontographia Italica. V. 79. P. 101–146.
- Medin T., Martínez-Navarro B., Madurell-Malapeira J., Figueirido B., Kopaliani G., et al., 2019. The bears from Dmanisi and the first dispersal of early Homo out of Africa // Scientific Reports. V. 9. № 17752. https://doi.org/10.1038/s41598-019-54138-6
- Medin T., Martínez-Navarro B., Rivals F., Madurell-Malapeira J., Ros-Montoya S., et al., 2017. Late Villafranchian Ursus etruscus and other large carnivorans from the Orce sites (Guadix-Baza basin, Andalusia, southern Spain): Taxonomy, biochronology, paleobiology, and ecogeographical context // Quaternary International. V. 431 B. P. 20–41.
- Petrucci M., Sardella R., 2009. Ursus etruscus Cuvier, 1823 from the Early Pleistocene of Monte Argentario (Southern Tuscany, Central Italy) // Bollettino della Societa Paleontologica Italiana. V. 48. № 2. P. 89–94.
- Rabeder G., 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses // Mitteilungen der kommission für quartärforschung der österreichischen akademie der Wissenschaften. V. 11. P. 1–102.
- Rabeder G., Pacher M., Withalm G., 2009. Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria) // Mitteilungen der kommission für quartärforschung der österreichischen akademie der Wissenschaften. V. 17. P. 1–135.
- Slater G.J., Figueirido B., Louis L., Yang P., Van Valkenburgh B., 2010. Biomechanical consequences of rapid evolution in the polar bear lineage // PLoS One. V. 5. № 11: e13870.

- Sotnikova M.V., Nikolskiy P., 2006. Systematic position of the cave lion Panthera spelaea (Goldfuss) based on cranial and dental characters // Quaternary International. № 3. P. 218–228.
- Szuma E., 2007. Geography of dental polymorphism in red fox *Vulpes vulpes* and its evolutionary implications // Biological Journal of the Linnean Society. V. 90. P. 61–84.
- Szuma E., 2011. Ecological and evolutionary determinants of dental polymorphism in the arctic fox *Vulpes* (*Alopex*) *lagopus* // Annales Zoologici Fennici. V. 48. P. 191–213.
- Tedford R.H., Wang X., Taylor B.E., 2009. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae) // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 325. P. 1–218.
- Wagner J., 2010. Pliocene to early middle Pleistocene ursine bears in Europe: a taxonomic overview // Journal of the National Museum. Natural History Series. V. 179. P. 197–215.
- Wagner J., Cermak S., 2012. Revision of the early Middle Pleistocene bears (Ursidae, Mammalia) of Central Europe, with special respect to possible co-occurrence of spelaeoid and arctoid lineages // Bulletin of Geosciences, V. 87. P. 461–496.
- Wagner J., Čermák S., Horáček I., 2011. The presence of *Ursus* ex gr. *minimus-thibetanus* in the Late Villányian and its position among the Pliocene and Pleistocene black bears in Europe // Quaternaire. Hors-série. V. 4. P. 39–58.
- Wang X., Rybezynski N., Harington C., White S., Tedford R., 2017. A basal ursine bear (Protarctos abstrusus) from the Pliocene High Arctic reveals Eurasian affinities and a diet rich in fermentable sugars // Scientific Reports. V. 7. № 1.
- https://doi.org/10.1038/s41598-017-17657-8
- Wolsan M., 1988. Morphological variations of the ferst upper molar in the genus Martes (Carnivora, Mustelidae) // Memoirs du Museum National d'Histoire Naturelle (France). Serie C. Sciences de la Terre. V. 53. P. 241–254.
- Wolsan M., 1989. Dental polymorphism in the genus Martes (Carnivora: Mustelidae) and its evolutionary significance // Acta Theriologica. V. 34. P. 545–593.

#### MORPHOTYPIC CHARACTERISTICS OF THE FIRST MOLAR (M1) OF THE BROWN (*URSUS ARCTOS*) AND POLAR (*URSUS MARITIMUS*) BEARS (CARNIVORA, URSIDAE)

#### D. O. Gimranov\*

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia \*e-mail: djulfa250@rambler.ru

The structure of the first upper molar (M1) of brown (*Ursus arctos*) and white (*U. maritimus*) bears was studied, with seven features of polymorphism identified, and their descriptions given. The M1 in the mainland populations of *U. arctos* displays no high morphological variability, whereas populations of *U. arctos* from Hokkaido are distinguished by a large number of rare morphotypes and a greater complexity. In general, the M1 in brown and polar bears is not a highly variable tooth character compared to the incisors and premolars. In evolutionary terms, variations in M1 structure are rather weak in the genus *Ursus*. The brown bear is shown to be reliably distinguished from the polar bear based on M1 structure. The polar bear teeth vary in a peculiar way that does not coincide with the traditional scenario of tooth change in hypercarnivorous predators. *Ursus arctos* has a large number of progressive features in the structure of the M1, while the M1 in *U. maritimus* combines both progressive and primitive traits, as well as some features characteristic of only this species.

Keywords: variability, teeth, morphotypes, molar, brown bear, polar bear, species differentiation

УДК 591.5/59.000

# ЗНАЧЕНИЕ БЕРЕГОВЫХ ЛЕЖБИЩ В ЖИЗНИ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA). 3. ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЛЕЖБИЩ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ НА ОСТРОВЕ ТОНКИЙ (УШКАНЬИ ОСТРОВА, 03. БАЙКАЛ) ПО МАТЕРИАЛАМ ВИДЕОНАБЛЮДЕНИЙ

© 2021 г. Е. А. Петров<sup>а, \*</sup>, А. Б. Купчинский<sup>а</sup>, В. А. Фиалков<sup>а</sup>, А. А. Бадардинов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Байкальский музей Иркутского Научного Центра, пос. Листвянка Иркутская обл., 664520 Россия

\*e-mail: evgen-p@yandex.ru Поступила в редакцию 30.01.2020 г. После доработки 12.01.2021 г. Принята к публикации 16.01.2021 г.

На основании анализа видеоматериалов, полученных в течение четырех сезонов (2012, 2014, 2018 и 2019 годы), приведены оригинальные сведения о характере функционирования одного из основных береговых лежбищ байкальской нерпы на Ушканьих островах. Показано, что нерпа ежегодно интенсивно использует берег на протяжении 5—6 месяцев (с мая по октябрь, иногда захватывая начало ноября). Описаны суточная и сезонная динамика функционирования лежбищ, оценена их экологическая емкость (около 300 особей). Пребывание на берегу является жизненной необходимостью для значительной части популяции — за каждый сезон через лежбища, вероятно, проходят тысячи особей обоего пола разного возраста. Основным предназначением лежбищ в современный период, наряду с релаксацией, является необходимость завершения смены волосяного покрова (линьки), это связано с климатическими переменами в регионе, в частности изменившийся ледовый режим не позволяет животным завершать линьку на плавающих льдах.

Ключевые слова: береговые лежбища, типы поведения, байкальская нерпа

**DOI:** 10.31857/S0044513421070102

В настоящее время этологические наблюдения за дикими животными в естественной среде их обитания все больше становятся неотъемлемой частью любого полноценного зоологического исследования. Важнейшая роль в выяснении адаптивного значения тех или иных форм поведения принадлежит полевым исследованиям. До настоящего времени специальных исследований функционирования летних береговых лежбищ байкальской нерпы и поведения животных на берегу практически не проводилось, если не считать наблюдений Иванова (1938), остальные работы были эпизодическими. Имеюшиеся сведения по этим вопросам представлены в наших обзорах. С 2009 г. на оз. Байкал реализуется проект "Нерпа-онлайн" (www.bm.isc.irk.ru). Целью проекта было предоставить посетителям Байкальского музея и всем желающим возможность наблюдать в реальном режиме времени за байкальской нерпой в природе, в частности, на основном береговом лежбище, расположенном на о-ве Тонкий (Тоненький) (архипелаг Ушканьи о-ва). Только недавно был получен доступ к видеоархиву Байкальского музея СО РАН, и начата обработка

имеющихся материалов с научной точки зрения. Задачей настоящего сообщения было на оригинальном материале показать многообразие возможных сценариев функционирования лежбищ нерпы. Ниже представлены первые основные результаты наблюдений за характером использования береговых лежбищ байкальской нерпой и ее поведением на берегу.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Архипелаг Ушканьи о-ва находится на границе южной и северной котловин оз. Байкал и входит в состав ФБГУ "Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного заповедника и Забайкальского национального парка" — "Заповедное Подлеморье". Архипелаг включает 4 острова (рис. 1), на которых (за исключением Большого Ушканьего) находятся береговые лежбища, ежегодно посещаемые байкальской нерпой. Видео наблюдения проводились на одном из основных лежбищ — на о-ве Тонкий (Тоненький). Принципиальная схема организации дистанционных наблюдений и основные тех-









**Рис. 1.** Архипелаг Ушканьи острова (фото с сайта www.geol.irk.ru) и общий вид главного лежбища о-ва Тонкий, на котором велось видеонаблюдение: A — правый фланг сектора 1; B — он же с другого ракурса (I—I3 — одинаковыми номерами обозначены одни и те же камни на A и B); C — левый фланг сектора 1; K — Камушек, сектор 2.

нические параметры используемой аппаратуры подробно описаны в публикации Фиалкова с коллегами (Фиалков и др., 2014). Использовалась купольная камера Ахіз Обозб-Е: передача информации с острова и управление видеокамерой осуществлялись по высокоскоростному каналу связи через промежуточные пункты (ретрансляторы) с помощью оборудования RADWIN 2000С; электропитание получали с помощью солнечных батарей и ветрогенератора "Аполло-650", смонтированных на острове. В целях экономии электроэнергии работа видеокамеры ограничивалась преимущественно световым днем. В течение нескольких лет в режиме реального времени непосредственно в Интернет поступали высококачественные изображения с места наблюдений,

которые в настоящее время заархивированы (ресурсоемкий стандарт сжатия M-JPEG) и хранятся в фондах Байкальского музея.

Материалами для наших сообщений послужили видеосъемки, проведенные в течение четырех сезонов (в 2012, 2014, 2018 и 2019 гг.). Имеющиеся материалы можно приравнять к полевым наблюдениям; соответственно, и основными методами исследования поведения животных в дикой природе были визуальное наблюдение и регистрация этограмм (всей последовательности поведенческих актов и поз животного). Регистрация поз осуществлялась методом срезов (когда животные принимали позы, имеющие функциональное значение, эти кадры видеоматериалов переводились в фотографию и потом описывались). Особое внимание уделяли поведению при отдыхе, комфортному поведению, поведению при терморегуляции и т.п., а также пытались определить роль комфортного поведения в социальных отношениях. Физическое состояние животных (пол. размер, линька, упитанность) оценивали визуально на основе личного опыта, при этом учитывали, что от того, как зверь лежит, с какого ракурса мы его оцениваем, складывается разное впечатление о размерах нерп, об их упитанности, состоянии волосяного покрова. Главными признаками линьки служили окраска животных (преобладание буро-желто-ржавых оттенков), "вздыбленность" волосяного покрова на спине и по бокам, не отросшие вибриссы и другие.

Для удобства анализа видеоматериалов мы разбили все видимое камерой пространство на два сектора. Первый включает все камни (скалы) в пределах видимости, высовывающиеся из воды, а также скальные образования на пляже береговой линии. Сектор разделен на правый фланг (все, что справа от Камушка) и левый фланг (все, что слева от Камушка, включая прибрежье за мысом) (рис. 1). Второй сектор — это собственно большая плоская скала, которая выступает над водой и которую обычно называют Камушком. Этой предпочитаемой животными скале нами было уделено особое внимание.

Сроки и продолжительность видеосъемок, а также участок снимаемого лежбища приведены в табл. 1. Видеосъемка проводилась ежедневно в автоматическом режиме при любых погодных условиях с 6—8 до 21—23 часов. При анализе видеоматериалов выяснилось, что режим наблюдений не захватывал ни начала ежедневного формирования залежек, ни их предполагаемого распада вечером (ночью), что, конечно, обедняет полученный материал. Но, как сказано, видеосъемка первоначально не предназначалась для получения научной информации, ее программа была настроена с демонстрационными целями.

**Таблица 1.** Некоторые характеристики видеосъемок, уровень воды и даты полного освобождения ото льда северной части озера Байкал

	той части оз	•				р 1 — камни режье и берег	Сектор 2 — Камушек
Год	Дата исчезновения льдов <sup>1</sup>	Начало наблюдений, уровень воды (м над ур. м.)	Окончание наблюдений, уровень воды (м над ур. м.)	Характер видеосъемок и даты их проведения	Дата первого выхода на берег и численность залежек	Дата формирования и численность первых массовых залежек нерп (шт.) на правом (п) и левом (л) флангах <sup>3</sup>	Дата и уровень воды (м над ур. м.) при первом выходе нерп, численность залежки
2012	17—20 мая	2 июня, 456.19	24 октября, 456.85	Часть правого фланга сектора 1, общий вид и крупные планы Камушка; 2.06—11.07, 16.09—26.10	3.06, до 30 особей	3.06, около 50 <sup>п</sup>	3.06, 1—2 особи, 456.19
2014	19—22 мая	11 мая, 456.13	27 октября, 456.84 <sup>2</sup>	Правый и левый фланги сектора 1, крупные планы камней и Камушка; 11.05—31.07, 1.09—31.10	23.05, до 30 особей	27.05, 70 → 115 <sup>п</sup> (с 10 до 12 ч)	9.06, до 4 особей, 456.20
2018	19—23 мая	25 мая, 455.86	24 октября, 456.92	Панорамы секторов 1 и 2, 25.05–18.08; 10.09–25.10	28.05, 4 особи	$29.05, 25^{\Pi} + 12^{\Pi}$ (B 14 Y) $30.05, > 70$ (B 10 Y) $31.05, 110^{\Pi} + 30^{\Pi}$ (B 10 Y)	25.06, 1—2 особи, 456.14
2019	28—30 мая	25 мая, 456.27	15 июля, 456.64	Панорамы обоих секторов, 25.05—15.07	4.06, до 26 особей	5.06, 55 (в 7 ч) $\rightarrow$ $\rightarrow$ 65 (в 9 ч) 6.06, $70^{\Pi} + 40^{\Pi}$ (в 7 ч)	4.06, до 4, 6.06, 20 осо- бей (в 7 ч), 456.30

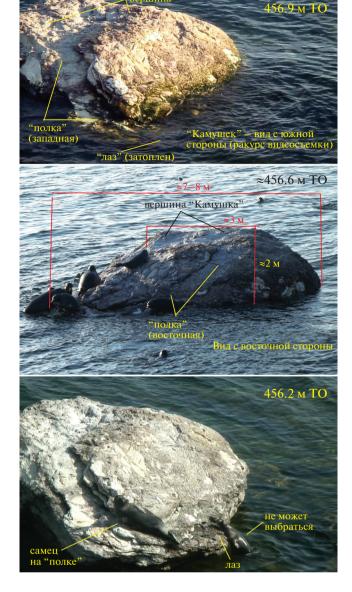
Примечания: <sup>1</sup> — точные даты из-за сильной облачности установить не удается (по сайту www.geol.irk.ru); <sup>2</sup> — по данным www.rushydro.ru уровень воды 27.10.2014 г. составлял 456.45, а не 456.84, как указано на сайте www.sputnik.irk.ru (приведены данные с обоих источников); <sup>3</sup> — без индекса обозначены данные для правого и левого флангов (некоторые оценки сделаны визуально, без подсчета).

В тексте мы используем термин "привал" (Иванов, 1938), подразумевая под ним внезапное появление непосредственно на камнях и скалах одновременно большого количества животных, т.е. по принципу "вечером пусто — утром густо", при этом стадия постепенного "накопления" отсутствует. В статье использованы рисунки, полученные с видеоматериалов, некоторые данные обсчитаны стандартными методами вариационной статистики (Exell).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Физическая характеристика лежбища острова Тонкий

Это одно из самых посещаемых островных лежбищ байкальской нерпы. Островные лежбища существуют сотни, если не тысячи лет. Описание лежбища мы даем по схеме (Нестеренко, Катин, 2014), согласно которой оно должно начинаться с определения характера использования берегового участка. Этот вопрос неоднократно обсуждался, но в процессе анализа видеоматери-



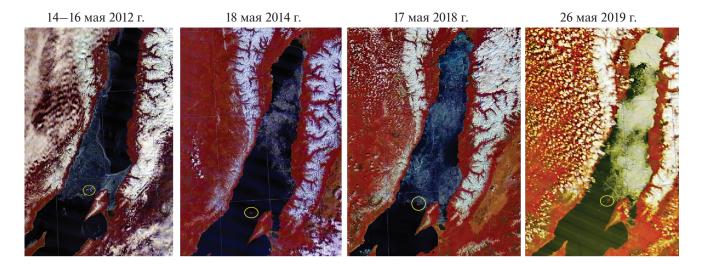
**Рис. 2.** Сектор 2 — Камушек — любимое место нерп, на него нерпы вылезают обычно через лаз — самое низкое место скалы.

алов акценты несколько сместились. Мы полагаем, что в современных условиях на берег байкальская нерпа выходит, главным образом, для того, чтобы, первое, закончить весеннюю линьку, обычно проходящую на плавающих льдах (Иванов, 1938), и, второе, чтобы "залечить" раны (значительное количество нерп на берегу имеют различные патологии) (Петров, 1997, 2009). Возможно, что некоторой части популяции необходим отдых после активного и, как полагают, трудного периода жизни (Пастухов, 1993). Но, на наш взгляд, совершенно определенно, что с пищевой активностью, с нагулом нерп, как полагал (Пастухов, 1993), лежбища никак не связаны.

Топографически лежбище занимает относительно небольшие участки береговой линии, включая некоторые береговые скалы, но, главным образом, выступающие над водой камни (скалы) в прибрежной литорали (рис. 1). Конкретные места, где образуются залежки, всегда находятся на одних и тех же объектах, площадь каждого из которых невелика. При этом площадь лежбищ значительно меняется, но не от года к году, а в течение каждого сезона, поскольку определяется уровнем воды в озере. Рельеф, как и состав грунта, на лежбище не подвергается трансформации, поскольку представлен исключительно скальными образованиями. Дно прилегающей акватории также представляет собой каменистую литораль, лишенную осадков (и растительности). Волновое воздействие не сопровождается пересортировкой и перемещением грунта. Глубины на расстоянии до 30-60 м от берега постепенно увеличиваются от 0 до 10–15 м, а дальше идет крутой свал. Соответственно, субстрат лежбища (т.е. основой, с которой животное непосредственно контактирует) представлен скальными образованиями и, разумеется, стабилен и регулярно омывается волнами. Примечательно, что к лежбищам относятся и несколько надводных глыб-валунов (в их числе Камушек, рис. 2) и ряд почти отвесных скал, на которые, казалось бы, нерпы не могут забраться. Камни (скалы), используемые нерпой для залегания, редко имеют гладкую поверхность. Обычно поверхность этих "ноздреватых" камней очень неровная, часто с острыми гранями и зазубринами. Нерпа практически не использует субстрат для ускорения выпадения волос.

Лежбища расположены на маленьком острове (площадью  $\approx 0.2 \text{ км}^2$ ), биогенные факторы, такие как наличие хищников, массовые гнездования птиц, выбросы водорослей на пляж и т.д. практически отсутствуют. Отметим, что нерпа не боится птиц, периодически посещающих лежбища ("морские черные утки" *Oidemia deglandi steinegeri*, крохали *Merganser merganser*, гоголи *Bucephala clangula*), включая черную ворону (*Corvus corone*), и никак на них не реагирует (Иванов, 1938). Относительно близости лежбищ к основным трофическим объектам нерпы определенно сказать ничего нельзя (распределение голомянок и других пищевых объектов нерпы не настолько хорошо изучено).

Одна из важнейших характеристик лежбища, благодаря которой обеспечивается протекание процессов, ради которых и существует лежбище, — его защищенность от воздействия негативных факторов среды, в частности волнения и ветра. В нашем случае лежбища плохо защищены от ветров, дующих с северных направлений, особенно с северо-запада. Волны, вызываемые этими ветрами, нередко заливают (омывают) большинство камней и скал на правом фланге лежбища,



**Рис. 3.** Ледовая обстановка в северной части оз. Байкал в годы проведения видеонаблюдения (фото с сайта www.geol.irk.ru/dzz/bpt/ice/bpt ksm.htm).

"смывая" животных. На левом фланге то же самое наблюдается при юго-западной волне. Однако волна должна быть достаточно высокой, а площадь ее негативного воздействия зависит от уровня озера. Исключением является Камушек. Эта скала омывается волнами только во время сильного шторма, при небольшой волне и зыби ее вершина практически всегда сухая и животные залегают там, если уровень воды позволяет выбраться на скалу. После четырех месяцев (январь-апрель), в течение которых лед покрывает озеро, Ушканьи о-ва некоторое время бывают окружены плавающими льдами, редко лед выдавливается на отмели и берега, на ряде камней (скал), служащих лежбищами для нерпы, довольно долго сохраняются наледи (в это время нерпа эти лежбища не использует).

Описываемые островные лежбища — очень безопасное место для животных, которые могут хорошо контролировать обстановку и избегать возникающую опасность, исходящую в нашем случае исключительно от человека. Вероятно, исторически так сложилось, что на этих островах, имеющих небольшие размеры, никогда не обитали хищники, способные навредить нерпе.

#### Динамика функционирования лежбищ и состав залежек

Известно, что оз. Байкал расположено в регионе, в котором темпы потепления климата в XX столетии вдвое превышали средние значения для земного шара. Не вдаваясь в причинно-следственные связи, отметим, например, что в Южной части Байкала температура верхнего слоя воды ( $T_w$ ) в мае—сентябре за каждые 10 лет в среднем увеличивалась на 0.085°C, а с конца 1960-х до се-

редины 1990-х гг. — на 0.54°С. С 1941 до 2005 гг. период с  $T_w$  > 1°С увеличился на 26 дней, с  $T_w$  > > 4°С — на 19 дней, а с  $T_w$  > 10°С — на 11 дней. Гомотермия весной теперь отмечается на 8 дней раньше (а осенью – на 11 дней позже), вскрытие озера и освобождение его ото льда происходит в среднем на 15 дней раньше и т.д. (Шимараев и др., 2002). Мы проанализировали видеонаблюдения, проведенные в разные по ледовой обстановке годы. Различия между годами сохранялись и на завершающей стадии существования льда на озере (рис. 3, табл. 1). В частности, видно, что "ледовитость" северной части Байкала в период распада ледового покрова существенно увеличивалась от 2012 года к 2019. В 2012 г. последние льды исчезли на 8-10 дней раньше (чем в другие сравниваемые годы), а его дислокация (в центре озера, а не у северо-восточного берега) была не характерной для северной части озера (рис. 3). В 2014 г. лед растаял на месте, мало перемещаясь по озеру, а в 2018 и 2019 гг. плавающие льды в северном Байкале вели себя как обычно: согласно розе ветров их регулярно поджимало к северо-восточному берегу.

Межгодовые особенности ледового режима отражаются на функционировании береговых лежбищ, на динамике их формирования. Так, в 2019 г. льда было особенно много, а первый выход на берег случился позже, чем в менее ледовитом 2018 г. (табл. 1). События 2014 г. тоже укладываются в зависимость "меньше льда, раньше выход на берег". Данные 2012 г. мы не принимаем во внимание, поскольку достоверно не зафиксирована дата первого выхода нерпы на берег. Посмотрим подробнее, как шло освоение лежбищ в разные годы.

**2012 г**. Когда на лежбище появились первые животные — неизвестно, но 02.06 их не было,

а 03.06 в разное время светового дня на камнях лежали по 30-50 нерп (табл. 1). В воде и под водой в зоне видимости постоянно крутились еще ≈30 нерп, не считая подходящих "с моря", а на Камушке весь день пролежали одна-две некрупные нерпы, сумевшие преодолеть порог лаза при уровне 456.21 м над ур. м. С этого дня на лежбище стало оживленно. Утром 04.06 больше 60 животных занимали не только выступающие из воды скалы и камни, но залегали и непосредственно на берегу. Среди них было относительно много некрупных особей, а на Камушке отдыхала одна нерпа. Днем животных стало больше (около 75), на Камушек выбрались три особи. Утром 05.06. на камнях лежало более 60 особей, на Камушке еше до начала съемок лежали 12 животных, успевших обсохнуть. Среди крупных и средних по размеру особей отмечалась большая конкуренция за право "попытать счастья" у лаза. Мелкие нерпы тоже в этом участвовали, но им не хватало сил (и размера), чтобы выбраться на скалу. К 12 ч на Камушке было 25 особей, свободного места оставалось много и особой агрессии между нерпами не наблюдалось; однако уплотнение залежки все равно происходило – нерпы жались друг к другу. Весь день 07.06 (уровень + 3 см) нерпы на лежбищах отсутствовали без видимой на то причины – небольшая волна с северо-запада, не заливающая большинство камней, не говоря о Камушке, не могла помешать животным. Тем удивительнее, что утром 08.06 только на Камушке лежало 33 сухие и 5 мокрых нерп, а примерно 45 — занимали другие камни. Правда, при хорошей погоде и спокойной воде. Перед лазом наблюдалась ожесточенная конкуренция, временами вода в прямом смысле бурлила от схваток претендентов на лаз. Утром 09.06 с 7 ч на Камушке лежали 28 нерп (уровень 456.26 м), но поскольку среди них было много мелких особей, на камне оставалось много места. Некрупных нерп накануне почти не было.

В целом в июне, судя по залежке на Камушке, молодых (неполовозрелых) особей на лежбище было много, но корректно оценить количественно размерный (возрастной) состав залежек трудно из-за большой "ротации" особей, а главное, из-за невозможности различать животных индивидуально. В первом приближении можно считать, что в середине июня на Камушке залежка на 1/3 состояла из некрупных, неполовозрелых особей. В конце июня уровень воды (456.47 м на 27.06) повысился, что позволяло нерпам выбираться на скалу в других (кроме лаза) местах. Это не привело к увеличению численности или оптимальному распределению животных на площади камня, но понизило накал страстей у лаза. В июне, особенно в первой половине, почти 100% особей в залежках на Камушке активно линяли. В июне нерпы отсутствовали на лежбище только один день (07.06).

При низком уровне воды заполнение лежбищ происходило в следующем порядке. Сначала осваивались камни на правом фланге (левый фланг просматривался изредка), потом начиналось освоение Камушка. При понятном разбросе данных (количество нерп на берегу, конечно, в целом зависит от погодных условий, а распределение по лежбищным участкам, вероятно, определяется их защищенностью от волн) вырисовываются определенные июньские тренды. На Камушке количество нерп увеличивается (что связано с подъемом воды в Байкале, понижающем высоту порога у лаза), на других камнях – уменьшается (рис. 4). Похоже, что животные, когда это возможно физически, предпочитают все же занимать, прежде всего, Камушек, особенно линяющие особи, относительное количество которых в июне увеличивалось (рис. 4). В июле, если данные за 01-11.07 рассматривать отдельно, количество животных в обоих секторах почти не менялось, а процент линяющих особей уменьшался (нерпы на лежбище присутствовали ежедневно).

Осенью, в сентябре-октябре нерпы практически перестали появляться на камнях сектора 1, но на Камушке, несмотря на частые волнения, залежки были многочисленными — вероятно, значительному количеству нерп по-прежнему нужен был берег – у значительной части этих животных продолжалась линька (табл. 2). По возрастному (размерному) составу залежки были смешанными — в них присутствовали как мелкие животные (возраста 2–3 года), так и крупные особи (самки), которых стало заметно больше. Формой тела такие самки походили на особей, у которых подмышечный обхват тела равен длине животного от кончика носа до кончика хвоста по изгибам тела, столь высокую упитанность у беременных самокматрон отмечали в 1990-х годах в октябре и ноябре в Чивыркуйском заливе. Появление, так же как и исчезновение животных на лежбищах было непредсказуемым. Так, 15.09 (уровень 456.90 м), несмотря на благоприятные погодные условия, нерпы на лежбище не было, а 16-го они появились в большом количестве, но их быстро спугнули (и в этот день животные больше не пришли). Утром 18.09 на Камушке залегали 39 особей (не менее 49% нерп линяли), и не было отбоя от желающих выбраться именно на эту скалу – за лаз шли "сражения". Потом были штормовые дни, и нерпы на берегу не было. Но 28 и особенно с утра 29.09 на Камушке, кажется, не оставалось свободного места — настолько крупными были те 42 нерпы, которые собрались на нем, но 30.09 лежали всего 20 особей. В октябре нерпу на лежбищах наблюдали 6 дней. Утром 02.10 на Камушке лежали 27 нерп (39% линяющих), к полудню залежка насчитывала 35 особей, среди которых до 70% линяли! В дальнейшем на Камушке залегало по 23— 35 особей, а доля линяющих составила 20-60%



**Рис. 4.** Численность залежек (шт. особей) на лежбищах в секторах 1 и 2 (Камушек) и количество линного зверя (%) на Камушке. За 39 дней наблюдений нерпы не появлялись на лежбищах только два дня (по оси "x" дни с 1.06 по 10.07.2012).

(табл. 2). Последняя залежка отмечена 22 октября (рис. 5): из 30 особей восемь были с признаками линьки (27%) и не менее 14 — беременными самками (48%), явно почтенного возраста (и, похоже, среди них тоже не все вылиняли). После продолжительного шторма, 26 октября наблюдения прекратили.

Таким образом, в 2012 г. береговые лежбища нерпа активно использовала, по крайней мере, с июня по октябрь включительно, но осенью суммарное количество нерп в залежках было почти вдвое меньше, чем летом. На лежбищах нерпа появлялась неожиданно, сразу и в большом количестве, никакого постепенного подхода и накопления зверей на лежбищах, не было.

**В 2014 г.** видеонаблюдения начались намного раньше, чем в 2012 г. — на берегу местами сохранялся снег. Но первые посетители лежбищ отме-

чены только на 13-й день — 23 мая (табл. 1). В поле зрения камеры попали примерно 30 нерп, преимущественно небольшого размера, причем появились они не как обычно (с утра), а днем, после 13 ч (в тихую, хорошую погоду). В следующие три дня отмечалось небольшое количество нерп на плаву, однако на камни они не вылезали, хотя погода была благоприятной, было много чаек и уток. 27.05 произошел привал — в 10 ч на камнях лежали десятки нерп (табл. 1) и не менее 20 особей плавали вокруг. Большинство животных к началу видеонаблюдений находились на суше не менее часа. Прибрежные камни заняли преимущественно крупные, хорошо упитанные (будто не было зимы) особи, относительное количество которых было большим. К 12 ч, кажется, все камни, пригодные для лежания, включая относительно высокие скалы в прибрежной зоне, были заняты.

Таблица 2. Количество байкальских нерп (особей/день) на лежбище о-ва Тоненький по наблюдениям 2012 г.

Месян	Сектор 1	Сектор 2 -	~		
Месяц	Сектор і	Всего	Доля линных, %	$\Sigma_{ ext{cektop }1+2}$	
Июнь	$34 \pm 3.85$ (26, 0–80)	$33 \pm 2.45$ $(26, 0-48)$	$64 \pm 2.44$ (23, 34–76)	67 23–100	
Июнь	$32 \pm 2.64$ (9, 20–41)	$42 \pm 1.82$ (9, 31–47)	$57 \pm 4.7$ (8, 38–74)	73 51–88	
Сентябрь	≈0 (4 и 15 шт.)	$34 \pm 5.21$ (5, 20–62)	61 (5, 24–51)	34 20–62	
Октябрь	≈0 (7 шт.)	$33 \pm 2.94$ (5, 24–42)	36 (6, 24–61)	34 24–47	

Примечания. Приведены  $X \pm m_x$ , n, min—max; количество линяющих животных определяли визуально; полагаем, что указанные величины — минимальные, поскольку у мокрых животных этот признак достоверно определить очень трудно.



**Рис. 5.** Последняя залежка на Камушке в 2012 г. (22 октября, 456.86 м над ур. м.). Точками помечены особи с признаками линьки, кругами обведены участки тела с видимыми дефектами кожи.

На правом фланге лежбищ лежало около 115 особей, много нерп просматривалось в воде. Пасмурным утром 28.05 небольшие волны с северо-запада заплескивали некоторые камни, но днем разъяснилось, и установилась благоприятная погода, но нерп почти не было (около 10 особей), но на следующий день, несмотря на пасмурную погоду и зыбь с севера-северо-востока, наблюдался второй привал. Утром на камнях правого фланга было около 60 особей, к 12–13 ч их стало около 100. Такая же картина наблюдалась на правом фланге 30.05, и около 50 нерп лежали на левом фланге лежбища (рис. 1), причем некоторые забрались очень высоко, будто спасаясь от волнового воздействия, которого не было. На следующий день (31.05) при севере-северо-западе с небольшой зыбью лежбища пустовали (меньше 20 особей). В мае нерпы только "заглядывали" на заманчивую теплую поверхность Камушка, но вылезать даже не пыталась, что и понятно – при уровне 456.13 м сделать это проблематично. Но все замеченные немногочисленные подходы к Камушку сделаны в районе лаза. Майские залежки примерно на 80% были представлены взрослыми особями (судя по размерам), но и остальные звери были не мелкими. При этом большинство особей выглядели хорошо упитанными, истощенных, худых животных не отмечено. В целом физическое состояние животных позволяет предположить, что обеспеченность животных пищей зимой и весной была хорошая, а условия миновавшей зимовки — мягкими, не требовавшими больших затрат энергии. Кроме того, вызывает сомнение, что для таких особей необходим отдых на берегу, а большое количество очень упитанных взрослых самок наводит на мысль, что они не рожали и не выкармливали щенков в данном году (т.е. о высокой яловости осенью 2013 г.).

Пасмурная погода и заметная волна с северозапада 01.06 не помешали некоторым животным выбраться на береговые камни, а также занять вершины затопленных камней (около 10-15 особей), куда волны не доставали. На следующий день (волна утихла, солнечно) отмечен первый июньский привал. На правом фланге насчитывалось более 100 особей; высокая плотность нерпы была как на камнях, так и непосредственно на берегу (рис. 6), площадь которого при низком уровне большая, но из-за крупных валунов этот лежбищный участок не удобен для передвижения тюленей. Одновременно на левом фланге не менее 80 нерп занимали все, что возможно, включая высоко расположенные лежки, куда забраться непросто. Десятки нерп плавали между камнями. Отметим, что животные, лежащие на пляже, ведут себя и, наверное, чувствуют себя много спокойнее, чем их сородичи, занимающие дефицитные камни в литорали. Тем не менее, берег осваивает-



Рис. 6. Первый июньский привал нерпы в 2014 г. (2.06.2014, правый фланг сектора 1).



**Рис. 7.** Фрагмент правого фланга сектора 1 (утро 2.06.2014); залежка из 31 нерпы, кружками помечены шрамы и болячки на коже, в правой половине кадра — 15 линяющих нерп.

ся намного реже, чем "водные" камни — обычно, когда численность нерп велика, составляет около сотни голов. О размерно-возрастном составе залежек можно судить, например, по фрагменту характерной береговой залежки (рис. 7). Из 30 особей, уместившихся в кадре, 9 неполовозрелых (4 особи совсем мелкие, есть один "заморыш"), а 15 — взрослые, хорошо упитанные особи (принадлежность остальных вызывает сомнения). Кроме того, минимум 11 (35%) животных линяют, а у 11 нерп на теле видны язвы и шрамы.

Продолжая хронологию, отметим, что 09.06 на правом фланге на камни вылезли около 100 нерп, но их вскоре согнали туристы. Животные, правда, через пару часов снова вылезли на камни, но неизвестно, вернулись ли те, что лежали с утра, или подошли другие особи. То же самое повторялось

10, 11 июня и так далее до 30.06. Нерп спугивали ежедневно, нередко по несколько раз в день. Каждый раз нерпы панически покидали лежбищные участки и уходили на короткое время, иной раз на много часов. Вероятно, фактор беспокойства, тем более такой откровенный, имеет существенное значение - повторно лежбища заполнялись обычно меньшим количеством особей, отдельные залежки были относительно немногочисленными, а говорить о спокойном, полноценном отдыхе нерп не приходится. Понятно, что делать какие-либо количественные оценки в такой ситуации сложно, но в июне почти ежедневно на лежбищах до момента схода от испуга залегало не менее сотни особей, из них в среднем около 63% особей линяли (по 30 подсчетам).



Рис. 8. Ливень 30.06.2014 согнал всех нерп с их лежек.

Животные обычно лежали "плотно", с неохотой покидали свои места, и только к вечеру 30 июня прошел сильнейший ливень, быстро согнавший нерпу с камней (рис. 8). Интересно, что животные, потерпев некоторое время удары крупных капель дождя, потом вдруг панически начали покидать свои места, в беспорядке падая в воду<sup>1</sup>. Небольшие осадки (дождь) нерпа переносит стоически и не сходит в воду (2018 г.). Этот факт, как и то, что животные лежат на берегу и в пасмурную (не солнечную) погоду, и в туман, говорит, что, возможно, животным нужна не только солнечная радиация.

В июле посещаемость лежбищ оставалась на прежнем уровне, заметить какую-то закономерность в распределении нерп по лежбищным участкам не удалось. Например, пасмурным, но тихим днем 01.07 нерпы лежали только на "морских" камнях правого фланга (более 60 особей) — береговые камни и Камушек пустовали, а 04.07 нерпы, напротив, лежали только на Камушке (около 30 особей), но не на камнях. И так далее.

Залежки на Камушке в начале лета 2014 г. формировались преимущественно из средних и крупных особей — большинство мелких нерп (массой меньше 30 кг) физически не могли выбраться на

скалу (рис. 2). Примечательно, что в 2014 и в 2012 гг. "первопроходцы" покорили Камушек с недельной разницей по времени, но при одинаковом уровне воды (табл. 1). Отметим, что и более крупным животным (массой 35—45 кг) вылезти на скалу с первой попытки тоже удавалось не всегда. В июле возрастной состав залежки заметно молодеет (за 1 месяц наблюдений уровень воды в 2012 г. увеличился на 33 см, а в 2014 г. — на 21 см). В августе нерпа на лежбищах была ежедневно, многочисленные залежки на Камушке включали относительно много не крупных, неполовозрелых животных.

Осенью увеличилось количество дней с ненастной погодой, когда лежбища пустовали (в сентябре нерпа лежала на берегу только 8 дней, а в октябре -6), что не означает отсутствия потребности в них. Уровень воды в сентябре повысился по сравнению с началом наблюдений на 71 см (456.90 м на 16.09.2014), большинство лежбищных участков оказались затоплены, а Камушек стал легкодоступным местом - нерпа осваивала главным образом его. В сентябрьских и особенно в октябрьских залежках доля мелких особей (включая сеголетков) на Камушке увеличилась. Одновременно, как и в 2012 г., было много очень крупных и хорошо упитанных особей, вероятно, беременных самок. Размерно-возрастной состав залежки уже не определялся высотой "порога" Камушка, а отражал ту часть популяции, которая имела потребность в твердом суб-

Правда, не исключено, что их спугнули посетители Национального парка, во время дождя камера долго снимала отдельный лежбищный участок (рис. 8), и что происходило в других местах, мы не знаем.

страте. Например, 01.09 на Камушке залегали 20— 30 в основном (80-85%) крупных нерп, то на следующий день из 27 нерп около 40% особей были неполовозрелые. Остальные камни на правом фланге пустовали, несмотря на то что незначительная северо-западная волна не могла препятствовать их освоению. В целом в сентябрьских залежках доля мелких животных сохранялась высокой, а на Камушке временами лежали по 40-50 особей разного размера, многие из которых продолжали линьку (порядка 60%). В секторе 1 на прибрежных и более или менее затопленных камнях наблюдались единичные нерпы, только 29.09 их было около 15. В октябре на лежбишах одновременно наблюдали не более 24-42 нерп, последний раз 22.10. Но и в тех залежках около 36% особей были с признаками линьки.

2018. Видеосъемка велась преимущественно в панорамном режиме, без крупных планов, что практически исключало даже приблизительную оценку количества линяющих особей и других характеристик. В начале наблюдений (табл. 1) на берегу местами сохранялся снег, плавающих льдов не было, а благодаря исключительно низкому уровню воды (455.86 м над ур. м.), площадь всех лежбищ была значительно увеличена. Повлиял ли низкий уровень на "экологическую емкость" лежбищ (другими словами, стало ли на камнях больше нерпы), сказать трудно, но перераспределение животных, вероятно, произошло. Несмотря на идеальную погоду (солнечно и тихо), первые нерпы появились на камнях только утром 28.05, а в относительно большом количестве – 29.05 (около 30 нерп на правом фланге и порядка 10 — на левом, причем их вскоре согнали). Только 31.05 состоялся привал — на правом фланге лежбища насчитывалось ≈ 80 нерп на камнях, и 45-50 - непосредственно на берегу, а Камушек пустовал. Потом нерп спугнули и, хотя они вернулись (или другие?), такой массовости уже не было. На следующий день (1.06.2018) распределение животных примерно сохранилось, но животных стало больше: уже в 5 ч утра в секторе 1 на всех лежбищных участках лежало порядка 200 особей. Приблизительно такая численность сохранялась весь день до тех пор, пока пришедшая вечером волна с севера-запада буквально за 15-20 мин не "смыла" всех нерп. Отметим, что если в течение дня меняется погода, животные остаются лежать и заблаговременно лежбища не покидают (рис. 9), и вряд ли "предчувствуют" непогоду. Кстати, о предчувствии. Описан случай, когда несколько нерп, лежащих на берегу, были задавлены огромными валунами, которые вдруг,

надо полагать стремительно, сместились во время землетрясения (Петров, 2009).

В дальнейшем нерпы в том или ином количестве постоянно залегали на лежбище, причем залежки были многочисленными (не менее 100 особей). Например, 8.06 при идеальной погоде (тишина, солнечно и тепло) в 6 ч на левом фланге лежало не менее 90, а на правом — 150 особей. В 9 ч утра их стало, соответственно, 157 и не менее 170 особей (позже нерп спугнули). Столь же массовыми были залежки 11 и 12 июня – несмотря на густой утренний туман на камни вылезало до 300 особей. Уровень воды к этому времени увеличился (456.00 м), но все равно множество животных залегало непосредственно на берегу. В начале июня одному из авторов удалось побывать на других лежбищах архипелага. Все осмотренные залежки были очень многочисленными. В частности, на о-ве Долгий, со стороны, обращенной к о-ву Тоненький, ежедневно залегало не менее 400-500 нерп, еще больше животных (в отдельные дни до 1000) собиралось на восточной части о-ва Круглый (рис. 1). В июне животные присутствовали на лежбище ежедневно, в июле - в течение трех дней нерп не было вовсе и два дня наблюдали единичные особи (виной тому непогода). Про август и сентябрь сказать что-то определенное нет возможности – видеонаблюдения прерывались по техническим причинам, и было много ненастных дней. Однако нерпы регулярно появлялись на лежбищах, иногда в большом количестве.

По данным наблюдений 2018 г., правый фланг лежбища пользуется большей популярностью у нерпы, чем левый. С чем это может быть связано, непонятно, но точно не с волнением, поскольку такое соотношение сохраняется при любой погоде. Например, 10.07 количество нерп на камнях на правом фланге увеличивалось от утра к полудню, но происходило это первоначально не за счет освоения пустующих камней (а они были), а путем уплотнения имеющихся залежек, даже если это вызывало сопротивление со стороны уже лежащих особей. При этом на левом фланге лежбиша все камни или большинство их оставались свободными – нерп не было. Относительно большая юго-западная волна больше воздействует на левый фланг лежбища, и в меньшей мере сгоняет нерп с камней на правом фланге, а северо-западная волна, напротив, в первую очередь "смывает" нерпу на правом фланге.

На Камушке (в соответствии с низким уровнем воды) нерпы появились поздно (табл. 1), и только в июле начались частые подходы к лазу и попытки выбраться на скалу; к середине месяца при уровне 456.24—456.28 м на нем ежедневно залегало по 20—30 и более нерп. Ко второй половине августа многие камни затопило (на 15.08 уро-

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Под этим термином мы понимаем максимальное количество животных, которые физически могут уместиться на лежбищах при данном уровне воды в озере (величина переменная).



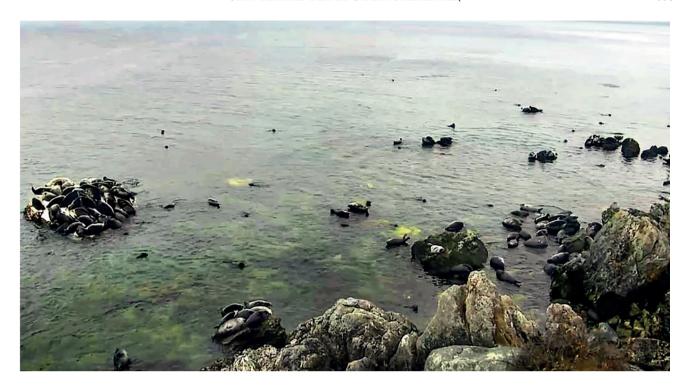
**Рис. 9.** Нерпы не покидают Камушек даже при волнении, "смывающем" животных с других камней (северо-запад, 16.09.2014).

вень воды 456.56 м), что повысило значение Камушка. На нем собиралось максимально возможное количество животных (до 40-45). В сентябре наблюдалось то же самое – уровень воды продолжал повышаться, затапливая лежбищные участки (на 15.09-456.76 м), и нерпа вынуждена была забираться на высокие скалы, при этом Камушек оставался излюбленным местом. В октябре (на 01.10 уровень воды 456.84 м), когда по традиционным представлениям (Морские млекопитающие..., 1976; Пастухов, 1993) нерпа должна мигрировать в Чивыркуйский залив и формировать ледовые залежки, она продолжала лежать на берегах Ушканьих о-вов. Однако животные всетаки чаще игнорировали лежбища даже при тихой солнечной погоде, и вплоть до прекращения съемки (24.10), в отличие от 2012 г. (табл. 2), лежали не только на Камушке, но и на правом фланге (рис. 10), занимая все камни, на которые могли выбраться физически. На левом фланге подходящих камней оставалось больше (по количеству), но численность нерпы там была меньше – эта плохо объяснимая избирательность наблюдалась постоянно. Но 17 и 18 октября, несмотря на туман и морось, на камнях насчитывалось, соответственно, ≈ 100 и 150 особей, много животных лежало и 19.10, а утром 20.10 лежбища оказались совершенно пустыми.

Поскольку погодные условия в эти дни практически не различались, то феномен, который мы

наблюдали, можно объяснить только групповой миграцией животных в период открытой воды (см. ниже). Кроме этого, в дни, когда на Байкале бывал шторм, лежбища пустовали, но после того, как метеоусловия улучшались, и волна успокаивалась и, казалось, ничего не мешало животным выбираться на берег, происходило это с некоторой временной задержкой (от нескольких часов до полусуток). В районе лежбищ сначала появлялось несколько "разведчиков", которые, не вылезая на камни, обследовали их. Возможно, что при шторме нерпа уходит от островов достаточно далеко, и чтобы вернуться, ей нужно время, но, повидимому, после непогоды к лежбищу подходят другие группы животных. Таким образом, в 2018 г. не было отмечено особых периодов привалов при благоприятной погоде нерпы выходили на сушу, по крайней мере, уже с 5-6 ч утра. В течение светового дня (при отсутствии фактора беспокойства в виде неосторожных туристов) все лежбища оставались занятыми, но на них происходила некоторая ротация - одни животные покидали лежбища (в том числе и по своей воле), другие занимали их место.

В **2019 г.** наблюдения начались 25.05 (как в 2018 г.), но в этом году непосредственно у острова еще плавали поля льда, а на береговых скалах лежал снег (продержавшийся до 15.06). Кроме того, в отличие от маловодного 2018 г., в этом году уровень воды был на 41 см выше (табл. 1). Уже 28.05



**Рис. 10.** Залежка на Камушке и на других камнях правого фланга сектора 1 (18.10.2018): многие камни затоплены, а на Камушке залегают по 30—40 особей.

лед в пределах видимости не наблюдался, но первые животные, вылезшие на камни (5 особей средних размеров), отмечены только в июне (табл. 1). В отличие от других лет освоение лежбищ проходило необычно: в течение дня (4.06) количество животных на лежбище увеличивалось постепенно (в 7 ч - 5 особей, в 12 ч - 19, в 19 ч - 26 особей). При этом практически не были видны головы животных в воде (на плаву), и создалось впечатление, что животные намеренно подходят к камням преимущественно в подводном положении. Нерпы в первую очередь выбрались на самые близкие к Камушку камни, а единичные особи – и на сам Камушек. На следующий день рано утром зафиксировано начало привала нерпы (табл. 1), однако около 10 ч нерп согнали, и еще не "облежавшиеся" животные, видимо, ушли с близлежащей акватории – в этот день на камнях нерпы практически не было (всего отмечено 14 особей). Но 06.06 на лежбище случился второй привал — в 7 ч на камнях залегало не менее 130 особей (табл. 1). Достаточно густой туман им не помешал (рис. 11), а многие звери уже пролежали на воздухе не менее 1.5-2 ч, т.е. нерпы подошли на лежбища не позднее чем в предрассветные часы. К сожалению, нерп в течение дня неоднократно спугивали. Утром 14.06 "наполненность" основного Ушканьего лежбища приближалась к его "экологической емкости": на правом фланге в 7 ч утра одновременно на берегу, частично затопленных камнях и даже на вовсе затопленных камнях (при небольшой глубине) лежало до 160 животных (35— на Камушке) и около 100 особей лежали на левом фланге. За 45 дней наблюдений (июнь—июль) нерпа отсутствовала на лежбище 3 дня.

Из представленных материалов видно, что освоение лежбищ в разные годы проходило не одинаково как в плане хронологии их освоения (вероятно, зависящей от "ледовитости" года), так и массовости залежек (прослеживается слабая зависимость от "водности" - чем ниже начальный уровень воды, тем многочисленнее залежки). "Водность" года, несомненно, оказывала влияние на распределении животных на лежбищных участках (яркий пример – Камушек). Состав залежек, особенно июньских и июльских, тоже был разным — если в 2014 г. преобладали крупные и хорошо упитанные особи, то в 2012 г. было много неполовозрелых животных и особей нормальной упитанности, что, вероятно, определялось условиями проведенной зимовки. Погодные условия также вносили свои коррективы в поведение животных и функционирование лежбищ, но особое влияние оказывал совершенно непредсказуемый и довольно мощный антропогенный фактор.

### Линька

Смена волосяного покрова — важнейший физиологический процесс, протекающий у всех осо-



**Рис. 11.** Привал нерпы туманным утром 6.06.2019 (около 20 особей на Камушке и около 70 особей на видимых участках сектора 1).

бей нерпы после зимовки под сплошным льдом (вся популяция), после родов и выкармливания щенков (взрослые самки) и после спаривания и гона (взрослые самки и самцы). В 1960–1990-х гг. все нерпы независимо от пола и возраста линяли на плавающих льдах в течение 15-20 дней (Иванов, 1982; Пастухов, 1993), а линяющие животные редко встречались после 15 июня, а в октябре ноябре линяющие нерпы были необычным явлением (Иванов, 1982). Животные, которые не успели вылинять на плавающих льдах и которые проводят летние месяцы в пелагиали (время нагула), на "плаву" вылинять не могут (Петров, 2009). Исследователи давно (например, Белькович, 1964) предполагают, что на стадии отмирания волосяных луковиц и выпадения волос тюленям необходимо определенное время проводить на воздухе. Механизм линьки запускается гормонально, основной фактор, влияющий на сезонную линьку, температура, а стимулятором начала этого процесса является изменение длительности и интенсивности освещения, действующего через зрительное восприятие на гипофиз (www.age-of-mammals.ucoz.ru/ index/kozhnye zhelezy/0-651). Если это так, то "необходимость пребывания на воздухе" и "является индивидуальной мотивацией нахождения животных на берегу" (Нестеренко, Катин, 2014, с. 129). В данном случае речь идет о ларге, которая ярко демонстрирует, зачем ей нужен берег, непрерывно и коллективно занимаясь "обработкой шерсти" всеми способами (переворачивается, трется о грунт, крутится и т.д.). Ничего подобного на береговых лежбищах у байкальских нерп мы не видим, а все перечисленное "в норме" нерпы проделывают на плавающих льдах.

Так или иначе, байкальская нерпа вынуждена выходить на берег, а поскольку подходящих мест для формирования залежек не хватает<sup>3</sup>, то, на лежбищах, судя по неубывающему проценту линяющего зверя, должна происходить смена состава залежек (ротация). И, по-видимому, таких животных в популяции много – выход на берег растягивается на все лето и осень, вплоть до образования первых льдов в заливах и на мелковольях (куда нерпа и устремляется чуть позже). Объяснить практически ежедневные колебания доли линяющих особей в залежках, на наш взгляд, можно только одним - вероятно, мы наблюдаем разные группы животных, которые периодически подходят к лежбищам с "моря" или мигрируют с северных лежбиш, как считал Иванов (1938). Это подразумевает возможное наличие в популяции нерпы неких групп в пелагический период жизни. Проверить гипотезу можно только массовым мечением, однако упоминание о существовании небольших групп нерп (до 20 особей) в нагульный период есть (Иванов, 1938), и

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Остается непонятными мотивы нерп при выборе места для лежбища.

такое объяснение довольно правдоподобно. Пастухов (1993, с. 133), рассуждая о распределении и плотности нерп в нагульный период, ограничился предположением, что "...нерпа образует локальные, коммуникационно связанные группировки". Добавим, что если, как полагают, у животных с задержанными сроками линьки нарушены какие-то обменные процессы (Иванов, 1982), то таких нерп можно отнести к группе больных (нездоровых). Кроме того, затянувшаяся линька должна отражаться и на других сторонах жизни нерп, и этот вопрос должен стать предметом изучения.

### Болезни и патологии

Все время наблюдений залежек на Камушке выяснилось, что в каждой залежке почти у 50% особей на теле имеются многочисленные язвы, шрамы, болячки, нередко поражающие большие участки тела (рис. 12). В 2012 г. за 33 дня наблюдений отмечено 108 случаев повреждения кожножирового покрова, а в 2014 г. за 58 дней — 256 случаев. Самыми уязвимыми оказались участки тела в области лопаток и крестца — на них пришлось 67% всех "дерматитов" (дано в %):

Часть (область) тела со стороны спины

	голова,		плони	пополиц	L'DOOTOIL	"xpoor"
	голова, "плечи"	шея	плечи	лопатки	крестец	XBOCT
2012 г.	10	11	9	28	39	3
2014 г.	8	8	15	39	28	2

Кроме этого, отмечены свежие, как правило, кровоточащие раны (у 6 и 12 нерп, по годам соответственно). Также нередко наблюдали животных с нарушением волосяного покрова в виде облысения различных участков тела. Кожный покров без следов волос в 2012 г. был отмечен у 47 особей, в 2014 — у 120 (правда, не исключено, что некоторые особи попадали в поле зрения наблюдателя неоднократно). Также наблюдали животных с патологиями органов зрения: в 2012 г. обильные гнойные выделения "залепляли" глаза у 2 нерп, у 2 особей было "бельмо", одна нерпа вообще была одноглазой; в 2014 г. — у 6 нерп были проблемы с глазами, и 2 особи были с одним глазом.

Происхождение упомянутых патологий не может быть объяснено антропогенным фактором (в частности, последствиями огнестрельных ранений, как считали раньше). Уже много лет ограниченное количество нерпы добывают только сетями. Наличие браконьеров, ведущих добычу нерпы огнестрельным оружием, исключить нельзя, но объемы "ружейного" промысла в любом случае минимальные. Поэтому надо признать, что нерпы наносят друг другу весьма серьезные ранения, как это наблюдается у каспийского тю-

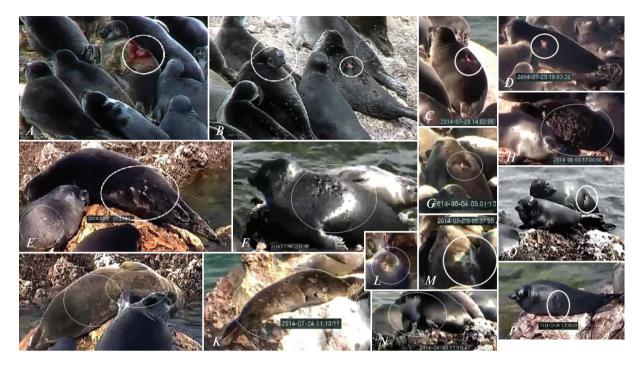
леня (Лисицына Т.Ю., личное сообщение). Однако следует констатировать и многочисленные факты наличия у животных патологий кожно-волосяного покрова, что вызывает тревогу и требует изучения профильными специалистами.

### Суточная динамика заполнения лежбищ

Пример постепенного заполнения лежбища на Камушке в течение светового дня мы наблюдали 1 августа (2014 г.). В пасмурную, но тихую погоду в 8 ч утра на нем лежали 9 нерп (и только одна была взрослой). Через час нерп стало 26 (половина — неполовозрелых), еще через час (10 ч) - 35(заведомо взрослых всего 8-9); в 11 ч на скале разместились 43 нерпы, но лежбище не выглядело "переполненным", поскольку крупногабаритных особей почти не прибавилось. Потом залежка частично обновилась, но и в 12, и в 13, и в 14 часов преобладали неполовозредые животные (во всяком случае, меньшего размера, чем явно взрослые). С 16 до 19 ч на Камушке постоянно находились 45-47 нерп. Состав залежки менялся "конвейерным" способом - животные выбирались (в основном через лаз) на скалу и постепенно (конечно, избирательно) вытесняли тех, кто занимал периферию скалы, иногда добираясь до вершины. Вновь прибывающие особи порой весьма активно завоевывали себе место. Происходила настоящая ротация залежки, но численное соотношение "взрослые – неполовозрелые" приблизительно сохранялось.

Такой размерный (возрастной) состав, конечно, является следствием высокого уровня воды (456.50 м), но не только. Он отражает возрастной состав нерп, подходящих в район лежбищ или обитающих здесь именно в этот день, поскольку крупным животным ничто не мешало выбраться на лежбище. Интересная деталь — в 18 ч на камнях правого фланга в секторе 1 не было ни одной нерпы (!). Скорее всего (видео нет), примерно так было и днем, что отчасти объясняет, стремление нерп исключительно на Камушек, но вовсе не объясняет, чем их в этот день не устраивали другие лежбищные участки.

Описанная суточная динамика численности нерпы на лежбище, скорее, исключение, хотя прежде была описана похожая картина (Иванов, 1938; Морские млекопитающие..., 1976): до 7 ч нерп на камнях нерп нет, с 8 ч они начинают вылезать; позже количество нерп увеличивается, достигает максимума к 11 ч, после чего часть животных уходит, численность понижается до минимума (в 13–14 ч), а с 15–16 ч — нерпы возвращаются, и их количество возрастает до второго (за сутки) максимума (около 18 ч). Потом нерпа снова покидает лежбища, и к 20–21 ч "лежбище становится почти пустым" (Иванов, 1938, с. 226). Обычно ничего подобного мы не наблюдали, более того,



**Рис. 12.** Различные типы патологий кожно-волосяного и жирового покрова байкальской нерпы по материалам видеонаблюдений 2012 и 2014 гг.

как правило, не просматривалось практически никакой "правильной" суточной динамики. Освоение лежбищных участков проходило по простой схеме, и характерную динамику освоения лежбища на Камушке можно представить так. При включении камеры (2.08.2014 в 8 ч) на лежбище уже лежали 47 нерп, на других камнях правого фланга, включая берег, было еще более 50 животных. Пришли на лежбища нерпы раньше, предположительно, в утренних сумерках. В течение светового дня состав залежек немного обновлялся, и, если не вмешивался человек, животные оставались на лежбищах до прекращения съемок, практически до темноты (22–23 ч). Если нерп в течение дня пугали (как это неоднократно было 2.08), то животные уходили на некоторое расстояние, иногда в пелагиаль (т.е. за свал), потом возвращались. К вечеру на Камушек пришли мелкие животные (неполовозрелые). На следующий день (как и 4 августа) на нем с утра снова лежали почти 50 нерп и так далее. Так продолжалось весь месяц за исключением отдельных штормовых дней (например, 10.08). Остаются ли нерпы на камнях на ночь – не установлено (Петров, 2009). При сравнении картинок, полученных в 21 час предыдущего дня и в 6 час следующего (наблюдения 2014 г.), сказать что-то определенное нельзя, кроме того, что общее количество животных на залежках утром и вечером мало различалось. Но на нескольких кадрах, снятых практически в темноте (предутренние сумерки, в 4-5 ч), четко угадываются лежащие на камнях нерпы.

Скорее всего, пришли они туда не ночью, а остались лежать с вечера.

# Привалы

Пастухову (1993, с. 119, 122) было "ясно, что массовому выходу животных на камни предшествовала их концентрация в близлежащих районах, вызванная не просто желанием "полежать на солнышке", а, по-видимому, значительными концентрациями объектов питания в том районе". Но это только домыслы, никаких сведений о подобных концентрациях "нерпичьего питания" нет и не было. Проще факт привалов связать с групповой миграцией байкальской нерпы в нагульный период, о которой сказано выше. В этом случае Ушканьи о-ва являются промежуточным пунктом на миграционном пути (в Чивыркуйский залив) не единичных особей, перемещающихся в пелагиали индивидуально, сами по себе, а в составе некой группы.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Байкальская нерпа ежегодно интенсивно использует берег на протяжении 5—6 месяцев (с мая по октябрь, иногда захватывая начало ноября). На берег она выходит спустя несколько дней после исчезновения последних плавающих льдов в северной части Байкала, причем к лежбищам нерпа подходит не в одиночку, а группами (в виде

привалов). Есть основания (наличие привалов, особенности суточной динамики заполнения лежбищ, изменение количества линяющих животных на лежбищах) предполагать, что байкальская нерпа в нагульный период годового цикла обитает в пелагиали не разрозненно, а образует некие группы, в составе которых она и мигрирует по озеру. Численность животных на береговых лежбищах уменьшается от мая—июня к осени, становясь минимальной в октябре—ноябре.

В благоприятную погоду лежбища начинают заполняться в предрассветные часы (в 5—6 ч, возможно раньше), в течение дня в составе залежек происходит ротация, однако насколько полно одни животные замещают других в залежках и в целом на лежбищах, неизвестно, а четкой суточной динамики численности нерп на лежбищах не выявлено. Экологическая емкость изученных лежбищ приближается к 300 особям — столько нерп могут одновременно залегать на берегу и на прибрежных камнях и скалах. Пребывание на берегу является жизненной необходимостью для значительной части популяции — за каждый сезон через лежбища, вероятно, проходят тысячи особей обоего пола и разного возраста.

Основным предназначением лежбищ в современный период, наряду с релаксацией и лечением кожных и других патологий, является завершение смены волосяного покрова (линька), что связано с изменившимся ледовым режимом в связи с потепление климата в регионе. Значительное количество животных в береговых залежках продолжают линять вплоть до октября—ноября. Однако линька не может быть первопричиной концентрации на берегу нескольких сотен животных, поскольку это индивидуальный физиологический процесс, к тому же на лежбищах много и совершенно здоровых, вылинявших животных.

На лежбищах отмечен большой процент животных, имеющих различные патологии кожноволосяного покрова (а также органов зрения), часто встречаются нерпы со свежими рваными ранами.

Негативным фактором, препятствующим образованию залежек, является сильное волнение. Облачность (отсутствие прямой солнечной радиации), туманы и несильные дожди нерпе не мешают. Распределение нерп между лежбищными участками определенно зависит от уровня воды, однако у нерп есть необъяснимые предпочтения, когда на одних участках нерпы всегда больше, чем на других (в частности, на правом — северном — фланге лежбища, практически всегда больше животных, чем на левом западном).

Частые, почти ежедневные сгоны животных с лежбищ человеком являются главным и практически единственным фактором беспокойства нерп на береговых лежбищах. Несомненно, подобные действия негативно сказываются на животных.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят технический персонал, занятый в монтаже и эксплуатации видеосистемы, установленной на островах. Особая благодарность Т.Ю. Лисицыной и В.Н. Бурканову за советы по написанию работы.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Белькович В.М.*, 1964. Строение кожного покрова некоторых ластоногих // Морфологические особенности водных млекопитающих. М.: Наука. С. 5—47.
- Иванов М.К., 1982. Кожно-волосяной покров байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск: Наука. С. 20—39.
- Иванов Т.М., 1938. Байкальская нерпа, ее биология и промысел // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. Иркутск. Т. VIII. Вып. 1–2. С. 5–119.
- Морские млекопитающие Советского Союза, 1976. Ластоногие и зубатые киты. Под ред. Гептнера В.Г. Т. 2 (часть третья). М.: Высшая школа. С. 220—231.
- Нестеренко В.А., Катин И.О., 2014. Ларга Phoca largha в заливе Петра Великого. Владивосток: Дальнаука. 219 с.
- Пастухов В.Д., 1993. Байкальская нерпа: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: ВО Наука, Сибирская издательская фирма. 272 с.
- *Петров Е.А.*, 1997. Распределение байкальской нерпы *Pusa sibirica* // Зоологический журнал. Т. 76. № 10. С. 1202—1209.
- *Петров Е.А.*, 2009. Байкальская нерпа. Улан-Удэ: ИД "Экос". 176 с.
- Фиалков В.А., Бадарбинов А.А., Егранов В.В., Мельников Ю.И., 2014. Байкал в режиме реального времени: технические решения и научно-просветительские задачи // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Материалы III Всероссийской науч.-практ. конференции (23—30 сентября 2014 г., пос. Листвянка, Иркутская область). Иркутск: Издательство Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН. С. 476—483.
- Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Синюкович В.Н., Цехановский В.В., 2002. О проявлении на Байкале глобальных изменений климата в XX столетии // Доклады АН РАН. Т. 383. № 3. С. 397—400.

# THE IMPORTANCE OF COASTAL ROOKERIES IN THE LIFE OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA) 3. FUNCTIONING OF THE BAIKAL SEAL ROOKERIES ON TONKIY ISLAND, USHKANY ISLANDS, LAKE BAIKAL, BASED ON VIDEO OBSERVATIONS

E. A. Petrov<sup>1, \*</sup>, A. B. Kupchinsky<sup>1</sup>, V. A. Fialkov<sup>1</sup>, A. A. Badardinov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Baikal Museum, Irkutsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Listvyanka, Irkutsk Region, 664520 Russia
\*e-mail: evgen-p@vandex.ru

Based on an analysis of the unique video material received during four seasons (2012, 2014, 2018 and 2019) on one of the main rookeries of the Baikal nerpa. *Pusa sibirica*, on the Tonkiy Island, Lake Baikal, original information was obtained concerning the functioning of this land in summer and autumn. The nerpa intensely uses the shore every year for 5–6 months from May to October, sometimes including early November. The ecological capacity of the land is estimated at about 300 individuals (one-time location of the nerpa on land). The numbers of animals in the rookery are increased from May to July, but then gradually fall, yet remaining large on certain days, as nerpa arrive to land in groups. Probably for the same reason (group migration), there is no clear daily dynamics of the operation of the lay areas. Presently, staying on-shore is vital to a large part of the population, as each season thousands individuals of both sexes of different ages seem to pass through the lay areas. The main purpose of the rookeries, along with relaxation, is the need to complete shedding, since up to October, 60–40% animals on the rookeries are shedding. This is due to climate change in the region, in particular, the altered ice regime preventing the animals from completing their shedding on floating ice. Numerous animals in haulout show pathologies (scars, ulcers etc., as well as "fresh" wounds), mostly on the skin and hair cover. The main factor of animal anxiety is human interference, due to which nerpa leave the land almost every day.

Keywords: Baikal seal, coastal beds, shedding, behavior