СОДЕРЖАНИЕ

Том 100, номер 4, 2021

Вселение дрейссены полиморфной (<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas 1771), Dreissenidae) в Ладожское озеро	
Д. С. Дудакова, М. О. Дудаков, Е. А. Курашов, В. М. Анохин	363
New Faunistic Data on Oribatid Mites (Acari, Oribatida) Inhabiting the Soil and Termite Nests in the Franklin Game Reserve, Bloemfontein, South Africa	
S. G. Ermilov, E. A. Hugo-Coetzee, A. A. Khaustov, V. A. Khaustov	374
Биология размножения большой конюги (Aethia cristatella, Alcidae, Charadriiformes) в северной части Охотского моря	
Е. Ю. Голубова	385
Фактор наследственности в выборе путей миграции и мест зимовок молодых особей орла-могильника (<i>Aquila heliaca</i>) из поволжской популяции	
М. В. Корепов, М. М. Ерохина	409
Строение, теплозащитные свойства и линька волосяного покрова обыкновенной бурозубки (Sorex araneus)	
Э. В. Ивантер	419
Флуктуирующая асимметрия и морфогенетические корреляции рисунков жевательной поверхности m1 серых полевок (Rodentia, Arvicolinae)	
В. Ю. Ковалева, А. А. Поздняков, Ю. Н. Литвинов, В. М. Ефимов	434
Влияние социальных условий на адаптивный гуморальный иммунитет рыжей (Clethrionomys glareolus) и красно-серой (Clethrionomys rufocanus) полевок: экспериментальные исследования	
Л. Б. Кравченко	449
Использование участка обитания самцом кабарги (<i>Moschus moschiferus</i> L.) в Центральном Сихотэ-Алине	
В. А. Зайцев, Д. А. Максимова, Ю. В. Смирнов, Н. В. Белотелов	462

Contents

Volume	100.	Nο	4.	2021
VUIUIIIC	TOU.	110	т.	4041

Invasion of the Zebra Mussel (<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas 1771), Dreissenidae) in Lake Ladoga D. S. Dudakova, M. O. Dudakov, E. A. Kurashov, V. M. Anokhin	363
New Faunistic Data on Oribatid Mites (Acari, Oribatida) Inhabiting the Soil and Termite Nests in the Franklin Game Reserve, Bloemfontein, South Africa S. G. Ermilov, E. A. Hugo-Coetzee, A. A. Khaustov, V. A. Khaustov	374
Breeding Biology of the Crested Auklet (<i>Aethia cristatella</i> , Alcidae, Charadriformes) in the Northern Part of the Sea of Okhotsk <i>E. Yu. Golubova</i>	385
The Heredity Factor Influences the Location of Wintering Sites, But not the Migration Routes of Juvenile Imperial Eagles (<i>Aquila heliaca</i>) from the Volga Region Population <i>M. V. Korepov, M. M. Erokhina</i>	409
Structure, Heat Protective Properties And Molting in the Common Shrew (<i>Sorex araneus</i>) E. V. Ivanter	419
Fluctuating Asymmetry and Morphogenetic Correlations of the Masticatory Surface Patterns m1 In Grey Voles (Rodentia, Arvicolinae) V. Yu. Kovaleva, A. A. Pozdnyakov, Yu. N. Litvinov, V. M. Efimov	434
The Influence of Social Conditions on the Humoral Adaptive Immunity in the Bank (<i>Clethrionomys glareolus</i>) and Grey-Sided (<i>Clethrionomys rufocanus</i>) Voles: an Experimental Study <i>L. B. Kravchenko</i>	449
Use of the Home Range by the Musk Deer Male (Moschus moschiferus L.) in Central Sikhote-Alin V. A. Zaitsev, D. A. Maksimova, Y. V. Smirnov, N. V. Belotelov	462

УЛК 594.1+591.9

ВСЕЛЕНИЕ ДРЕЙССЕНЫ ПОЛИМОРФНОЙ (DREISSENA POLYMORPHA (PALLAS 1771), DREISSENIDAE) В ЛАДОЖСКОЕ ОЗЕРО

© 2021 г. Д. С. Дудакова^{а, *}, М. О. Дудаков^а, Е. А. Курашов^{а, b, **}, В. М. Анохин^{а, c, d}

^аИнститут озероведения РАН, ул. Севастьянова 9, Санкт-Петербург, 196105 Россия
^bСанкт-Петербургский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения
"Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии"
("ГосНИОРХ" имени Л.С. Берга), наб. Макарова 26, Санкт-Петербург, 199053 Россия
^cСанкт-Петербургский научный центр РАН, Университетская наб. 5, Санкт-Петербург, 199034 Россия
^dРоссийский государственный педагогический университет имени А.И. Герцена,
наб. реки Мойки 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

*e-mail: judina-d@yandex.ru **e-mail: evgeny_kurashov@mail.ru Поступила в редакцию 08.12.2019 г. После доработки 01.06.2020 г. Принята к публикации 08.06.2020 г.

В мае 2019 г. в Волховской губе Ладожского озера при помощи необитаемого подводного аппарата выявлено присутствие инвазионного моллюска дрейссены полиморфной (*Dreissena polymorpha* (Pallas 1771)). Возраст некоторых найденных моллюсков достигал 5 лет, что говорит об успешном вселении дрейссены в Ладожское озеро. Анализ видеоматериалов, полученных при подводной видеосъемке с необитаемого подводного аппарата, позволил выявить особенности распределения моллюска в исследованной части акватории. Обнаружено, что моллюски располагаются единично и чаще на боковой поверхности крупных валунов; на гальке и мягком грунте они присутствуют гораздо реже. Таким образом, чередование полос крупнообломочного материала и песка, характерное для литорали Волховской губы, определяет гетерогенность распределения вселенца. Отмечена также общая тенденция увеличения его численности с глубиной: наибольшая плотность поселения дрейссены наблюдалась на глубинах более 4.5 м. Обнаруженная способность дрейссены к существованию во взрослом состоянии в низкоминерализованной воде Ладожского озера указывает на ее возможную натурализацию и не исключает дальнейшего распространения вида в условиях изменяющегося климата в этом водоеме.

Ключевые слова: Dreissena polymorpha, дрейссена полиморфная, инвазии, Ладожское озеро, виды понто-каспийского комплекса, необитаемый подводный аппарат, метод подводного видеопрофилирования

DOI: 10.31857/S0044513421020197

Двустворчатый моллюск Dreissena polymorpha (Pallas 1771) имеет европейское происхождение (Старобогатов, Андреева, 1994). До начала XIX века распространение его было ограничено опресненными северными участками Каспийского, Черного и Азовского морей и низовий рек, впадающих в эти моря (Karatavev et al., 1997). С XIX века вид начал активно распространяться за пределы своего нативного местообитания по водоемам Европы (Pollux et al., 2010), а в 1986 г. был впервые отмечен в Северной Америке (Hebert et al., 1989). Отмечено его перемешение из понто-каспийского региона по российским внутренним водоемам и водотокам в северном и северо-восточном направлениях (Ворошилова, 2008; Ворошилова, Артамонова, 2008; Орлова, 2010; Поздеев, 2011;

Истомина и др., 2012; Жукова, 2013; Михайлов, 2015). В европейском регионе вид проник в центральную и восточную Европу, на юг Скандинавии, Британию, Ирландию, его ареал доходит на западе до Португалии, а на востоке до Турции (Gollasch, Leppäkoski, 1999; Minchin et al., 2002). Самая северная находка *D. polymorpha* в европейской части России отмечена в бассейне Северной Двины (Кучина, 1964; Махнович, 2018). На Американском континенте вид распространился по водоемам Северной Америки (Vanderploeg et al., 2002; Benson, 2013).

До настоящего времени не имелось свидетельств присутствия взрослых особей дрейссены полиморфной в Ладожском оз. В пределах Ленинградской области дрейссена обитает в Чуд-

ском оз., в р. Волхов (Старобогатов, 1988), в восточной части Финского залива (Orlova et al., 2006; Орлова, 2010), р. Луга (Мероприятия и продукты ..., 2016), оз. Врево (Экомониторинг рек ..., 2019). В 2017 г. нами было обнаружено существование устойчивой популяции этого вида в одном из водоемов бассейна Ладожского озера (Келколовские карьеры, Кировский р-н Ленинградской обл. (59°47′49″ с.ш., 31°0′42″ в.д.)) (Дудакова, 2019).

В Ладожском оз., в Волховской губе, обнаруживались лишь велигеры дрейссены в составе зоопланктона (Naumenko et al., 2000), куда они попадали, очевидно, с водами р. Волхов.

В 2019 г. мы выявили присутствие взрослых особей устойчиво существующей популяции этого вида в составе бентоса в Волховской губе Ладожского озера.

Волховская губа является крупнейшей эстуарной бухтой, 53% площади которой приходится на литоральную зону, ограниченную глубиной 8 м (Андронникова, Распопов, 2007). Подробное описание Волховской губы дано в работе (Naumenko et al., 2000).

Дрейссена может образовывать крупные скопления, визуально хорошо различимые. Это позволяет успешно исследовать ее с помощью подводной видеосъемки с необитаемых подводных аппаратов. Данная методика дает возможность получать более корректную и полную оценку популяции моллюска по сравнению с классическими дночерпательным и легководолазным методами. В озерных экосистемах соответствующие работы в этом направлении (Karatayev et al., 2018; Mehler et al., 2018) были проведены на Великих Американских озерах, куда данный вид вселился в 90-х годах прошлого столетия (MacIsaac, 1994). Видеосъемка, согласно этим работам, позволила выявить эффект гетерогенности, свойственный поселениям дрейссены, и провести корректный учет ее распределения.

Цель публикации: зафиксировать факт обнаружения популяции инвазионного двустворчатого моллюска *D. polymorpha* в Ладожском оз. и описать характерные особенности локальной популяции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОЛЫ

Работы проводились 1 мая, 8 июля и 7 августа 2019 г. в Волховской губе Ладожского оз. в районе пос. Заостровье Волховского р-на Ленинградской обл. (60°18′8.42″ с.ш., 32°36′15.35″ в.д.) (рис. 1). Проводилось видеопрофилирование, совмещенное с гидроакустической съемкой дна однолучевым эхолотом на полигоне площадью 300 × 1000 м². Для целей видеопрофилирования использовался необитаемый подводный аппарат Limnoscout-230, созданный в Институте озероведения РАН

(Дудакова и др., 2018), с установленной на нем видеокамерой Үі 4К. Для целей эхолотирования использовали картплоттер-эхолот Garmin-585. Охвачено два продольных видеопрофиля, параллельных берегу (по 300 м), и два поперечных (по 1000 м) профиля. Исследовали два фациальных типа ландшафта, представленных на данном участке акватории Ладожского оз.: 1) песчаный со знаками ряби с псаммофильной биотой и 2) крупнообломочный с развитым перифитоном и массово встречающимися относительно крупными подвижными брюхоногими моллюсками. Границы между этими типами не всегда четко визуализировались, и поэтому были отмечены переходные зоны, которые представляли собой песок с обломками. Скорость движения аппарата была постоянной, поэтому при анализе видеоматериала по времени, затраченному на прохождение каждой фации (=биотопа), рассчитывалась площадь этой фации (биотопа). Размер поля зрения кадра (с учетом того, что угол захвата для используемой камеры равнялся 155°) составил 0.8 м по средней части видеокадра; площадь дна, захватываемая в видеокадр (с учетом геометрических искажений в разных частях кадра), составила в среднем 0.3 м². Таким образом, при прохождении обозначенного видеотрека была отснята площадь каменистой поверхности (в плоской проекции), составившая около 600 м². Пересчитывалась условная средняя плотность на 1 м² по частоте встречаемости моллюсков при прохождении каждых 50 м профиля.

Для построения батиметрической модели исследованного участка Волховской губы использовались средства программы Surfer. При построении моделей пространственных переменных в Surfer для интерполяции данных использовался метод естественной окрестности "Natural Neighbor" (Построение ..., 2014). Плотность поселения моллюсков старших возрастов, хорошо различимых при видеосьемке, оценивалась по числу организмов в кадре, пересчитанных на площадь отсмотренной поверхности.

Сбор моллюсков для уточнения видовой принадлежности, получения некоторых предварительных данных о размерных характеристиках и форме раковин особей старших возрастных групп проведен 8 июля 2019 г. из ракушечного материала, выброшенного на берег. Рассмотрено 19 пар найденных створок. При измерении раковин штангенциркулем с точностью до 0.1 мм были использованы три стандартных промера: длина (L) — расстояние по продольной оси раковины между наиболее удаленными точками переднего и заднего краев, высота (H) — расстояние между наиболее удаленными точками брюшного и спинного краев, а также выпуклость, или ширина (B), — расстояние по перпендикуляру к комиссуральной



Рис. 1. Место обнаружения натурализовавшейся популяции дрейссены полиморфной в Ладожском озере.

плоскости между наиболее удаленными от нее точками створок. Определяли степень выпуклости (индекс выпуклости) — отношение выпуклости раковины (B) к ее высоте (H) (плоская, выпуклая, сильновыпуклая и др.). Через отношение высоты раковины (H) к ее длине (L) определяли общую форму раковины (удлиненно-овальная,

овальная или яйцевидная) (Определитель ..., 2016). Для оценки возраста у каждой особи учитывали годовые кольца роста, формирующиеся на внешней поверхности раковины (Методы изучения ..., 1990). Возраст моллюсков (В+) определяли по кольцам на раковине (Антонов, 1997). При верификации определения учитывалась приурочен-

ность типов рисунка раковины к определенным возрастам (Павлова, 2010).

Для подтверждения присутствия живых моллюсков на валунном материале под водой были проведены натурные видеосъемки с использованием подводного аппарата. Для оценки распределения и плотности моллюсков использовались данные видеосъемки, проведенной в мае.

Характеристики озерной среды в месте обитания популяции *D. polymorpha* были оценены при помощи многопараметрического зонда Aqua TROLL 500 (In-Situ Inc.). XXX. В точке измерения с глубиной 3 м они имели практически одинаковые значения в поверхностном и придонном горизонте в силу интенсивного перемешивания озерных вод: окислительно-восстановительный потенциал 302 мВ, фактическая проводимость 87.1 мкС/см, удельная проводимость 102.5 мкС/см, общая минерализация 66 мг/л, мутность (NTU) 2.6, концентрация растворенного кислорода 10.5 мг/л, насыщение кислородом 109.9%, температура 17.1°С.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Живые взрослые особи *D. polymorpha* были обнаружены в Волховской губе Ладожского оз. в окрестностях пос. Заостровье Волховского р-на Ленинградской обл. в диапазоне глубин от 1.5 до 6 м.

В табл. 2 приведены характеристики найденных створок дрейссены из Волховской губы Ладожского оз. в том же месте, где были обнаружены живые взрослые особи D. polymorpha при помощи видеосъемки. Выброшенные на берег створки принадлежали взрослым особям не младше возраста 3+. Среди найденных моллюсков встречались и пятилетние особи, размер которых превышал 30 мм. По индексу выпуклости все створки отнесены к категории "сильно выпуклые". Форма моллюсков была овальная, у самых крупных — удлиненно-овальная (Определитель ..., 2016). Такие показатели D. polymorpha Волховской губы близки к тем, что характерны, например, для волжских водоемов (Павлова, 2010). С возрастом раковинки становились более удлиненными и выпуклыми по медианным значениям (табл. 1).

Количественные характеристики развития популяции дрейссены в Волховской губе получены по результатам анализа материалов видеопрофилирования. Проведенный анализ пространственного распределения дрейссены показал, что в данный момент количественное развитие популяции незначительно. По материалам видеосъемки, моллюски встречались в основном на каменистом обломочном материале и местами на заиленном песчано-галечном субстрате в промежутках между частицами гальки (рис. 2a-2g). На обследованном участке не обнаружены скопления моллюсков в виде друз, щеток или прочих форм, что характерно для массового развития дрейссены. Как правило, даже на валун размером в несколько десятков сантиметров в диаметре приходились 1-2 моллюска (рис. 2a-2d); редко встречались по 3-4 экземпляра, находящихся на одной поверхности рядом друг с другом (рис. 2). В целом отмечено предпочтение моллюсками боковой поверхности крупных обломков (рис. 2c-2e, 2h).

По профилю, отработанному на полигоне от уреза воды до 6 м глубины (1000 м по прямой от берега) (рис. 3), распределение моллюсков было неодинаковым (рис. 4). Наиболее высокая плотность отмечалась для глубин свыше 4.5 м, т.е. на удалении более 750 м от берега (рис. 3, 4). Неоднородность распределения дрейссены была тесно связана с гетерогенностью биотопов. Для данного участка акватории было характерно параллельное берегу чередование гряд валунно-гравийного материала (очевидно ледникового происхождения) с полосами чистого песка со знаками ряби. Ширина песчаных полос составляла от 1 до 20 м; площадь этого типа ландшафта была меньше 15%. Участки, занятые крупнообломочным моренным материалом, и промежутки, заполненные более мелкими обломками и редкими пятнами песка со щебенкой, имели гораздо большую площадь (порядка 50%). Остальные участки были заняты переходным ландшафтным типом фаций с размытыми границами. Дрейссена преобладала на тех участках, где больше встречалось крупновалунного материала. Там, где преобладала песчаная фация (полоса в 550–600 м от берега), встречаемость моллюска и, соответственно, его численность стремились к нулю (рис. 3, 4).

Как уже упоминалось выше, ранее в Ладожском оз. в составе зоопланктона Волховской губы обнаруживались велигеры дрейссены (Naumenko et al., 2000). Велигеры дрейссены обнаруживались в 1995 и 1998 гг. на станции, расположенной непосредственно у устья р. Волхов, с водами которого они и попадали в Ладогу, примерно в 25 км от места обнаружения взрослых особей дрейссены в 2019 г. В 1998 г. их количество было незначительно -8 экз./м 3 , при довольно большом размеpe - 0.225 мм, что соответствовало стадиям великонха и в большей степени педивелигера (Ackerman et al., 1994; Гусева, 2009), т.е. это были личинки, готовые к оседанию. В последующие годы регулярных исследований зоопланктона в Волховской губе (включая приустьевую область р. Волхов) личинки дрейссены не обнаруживались. Возможно, это свидетельствует о сильном сокращении или прекращении их поступления в Ладогу со стоком Волхова. В этой связи значительно возрастают шансы считать обнаруженную популяцию у пос. Заостровье натурализовавшейся и самоподдерживающейся, а не псевдопопуля-

Таблица 1. Морфологические характеристики и возраст створок дрейссены из береговых выбросов в районе п. Заостровье (Волховская губа, Ладожское озеро)

№ п/п	Длина (L), мм	Высота (Н), мм	Ширина (<i>B</i>), мм	Возраст	Степень выпуклости B/H	Форма раковины H/L
1	19.9	10.6	10.6	3+	1	0.53
2	20.4	10	11.2	3+	1.12	0.49
3	20.9	11.8	12	3+	1.02	0.56
4	20.9	12.2	11	3+	0.9	0.58
5	21	11.3	11	3+	0.97	0.54
6	21.3	11.3	11	3+	0.97	0.53
7	21.6	11.3	11	3+	0.97	0.52
8	22.3	11.9	11.5	3+	0.97	0.53
9	22.7	11.8	15.1	3+	1.28	0.52
10	23.5	11.6	14.6	3+	1.26	0.49
11	25.4	11.7	12.6	3+	1.08	0.46
Медиана для возраста 3+	21.3	11.6	11.2	3+	1	0.53
12	24.4	11.7	13.4	4+	1.14	0.48
13	25.6	12.4	12.4	4+	1	0.48
14	26.4	12.5	13.2	4+	1.05	0.47
15	26.7	12.7	13.5	4+	1.06	0.48
16	28.9	12.7	13.7	4+	1.08	0.44
Медиана для возраста 4+	26.4	12.5	13.4	4+	1.06	0.48
17	27.7	13.4	15.3	5+	1.14	0.48
18	30.3	13.3	14.5	5+	1.09	0.44
19	30.4	13.5	13.9	5+	1.03	0.44
Медиана для возраста 5+	30.3	13.4	14.5	5+	1.09	0.44

цией, которая поддерживается за счет дрифта личинок из р. Волхов.

Крайне важен вопрос о возможном распространении данного инвазионного вида в другие части Ладожского оз. за пределы Волховской губы. Известно, что содержание кальция в воде может лимитировать расселение дрейссены в пресных водоемах (Мартемьянов, 2013). По соотношению главных ионов воды р. Волхов принадлежат к гидрокарбонтано-кальциевым (Ладога, 2013; Naumenko et al., 2000). В Ладожском оз. максимальная минерализация отмечается у водной массы, сформированной стоком р. Волхов.

По нашим наблюдениям, непосредственно в зоне впадения в озеро р. Волхов общая минерализация может достигать 154 мг/л (Kurashov, Barbashova, 2008), а по литературным данным — 200—300 мг/л (Naumenko et al., 2000), что в несколько раз выше среднего значения для остальной части акватории озера. Кроме этого, в Волховскую губу поступают высокоминерализованные воды р. Сясь

со среднегодовым значением 120 мг/л (Naumenko et al., 2000). В то же время, по нашим наблюдениям при нагонах озерной воды минерализация в Волховской губе может снижаться до 60—65 мг/л, т.е. до величин, характерных для основной массы озерной воды.

Следует отметить, что в основном высокоминерализованные воды распространяются вдоль восточного берега Волховской губы (Naumenko et al., 2000).

Учитывая достаточно обширную информацию по обитанию *D. polymorpha* в водах разной солености, обобщенную в работе (Garton et al., 2013), повидимому, можно считать верхней границей существования природных популяций *D. polymorpha* местообитания с соленостью до 8‰. Экспериментально установленная верхняя граница потенциальной соленосной толерантности вида близка к 14—15 г/л (Orlova et al., 1998). При этом данных для определения нижней границы значений минерализации, при которых моллюск спо-

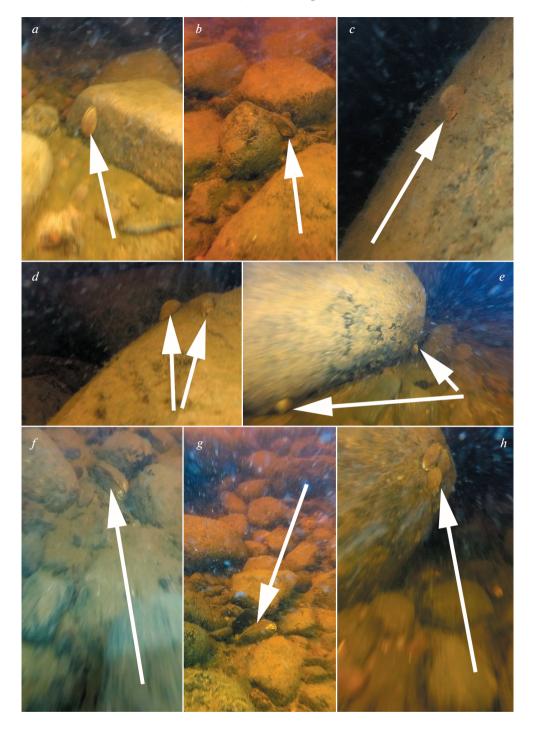


Рис. 2. Дрейссена полиморфная в Волховской губе Ладожского озера (по материалам видеонаблюдений).

собен обитать, не так много. Так, в работе Ляхнович с соавторами (1994) указано, что в озерах Белоруссии дрейссена встречается при минерализации 164.0—388.6 мг/л. Согласно данным более поздних исследований (Разлуцкий и др., 2015), *D. polymorpha* обитает в озере, где значение электропроводности воды 122 мкС/см. С учетом того, что при неизвестном точном минеральном соста-

ве маломинерализованных пресных вод может быть использован переводной коэффициент 0.65 (Rusydi, 2018) или 0.67 (The Geochemical Atlas ..., 2005; Liz, электронный ресурс), мы получаем значение минерализации в данном озере 79.3 или 81.7 мг/л. В табл. 1 представлены характеристики водной массы, измеренные в месте обитания в Ладожском оз. популяции *D. polymorpha*. В период

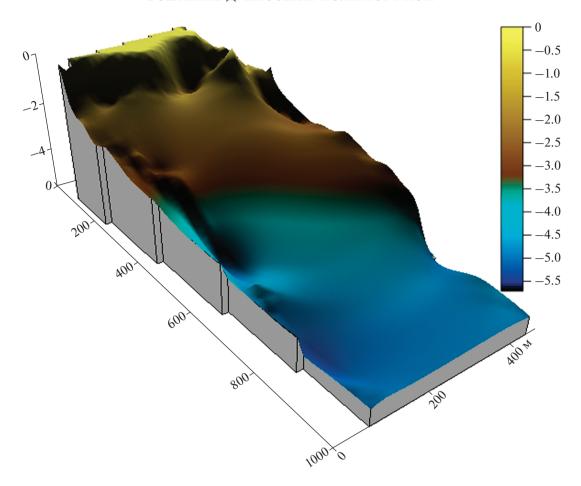


Рис. 3. Батиметрическая модель исследованного полигона Волховской губы.

наблюдений была зафиксирована величина минерализации 66 мг/л. Для данного участка, повидимому, это достаточно обычная ситуация пониженной минерализации, поскольку местообитание расположено достаточно близко к открытым водам Ладоги (рис. 1). В то же время сюда, в зависимости от метеорологической и гидрологической ситуации, регулярно доходят воды р. Волхов, способствующие повышению минерализации. Таким образом, по-видимому, зафиксировано наименьшее (66 мг/л) известное значение минерализации, при котором возможно обитание популяции *D. polymorpha* в пресных водах.

Учитывая наличие моллюсков возрастом 5+, дрейссена существует в Волховской губе уже несколько лет. Вероятно, это свидетельствует об успешной натурализации вида, несмотря на относительно низкую минерализацию воды ниже оптимального значения для данного вида. Это положение требует дополнительных доказательств, т.к. нельзя исключить возможность пополнения данной популяции особями из родительской популяции, расположенной либо в р. Волхов, либо даже в оз. Ильмень.

Выявленная способность дрейссены обитать при пониженных значениях минерализации в Ладожском оз. является существенным аргументом в пользу предположения о дальнейшем возможном расселении дрейссены в данном водоеме.

Кроме пониженной минерализации, фактором, ограничивающим натурализацию и распространение дрейссены в Ладожском оз., по-видимому, является пониженная температура. Так, Старобогатов (1988) указывает, что низкая температура является основным фактором, ограничивающим распространение дрейссены в водоемах Ленинградской обл., поскольку не дает возможность успешно размножаться. По-видимому, длительное время эти факторы препятствовали натурализации здесь дрейссены.

Однако, начиная с последних десятилетий XX в. по настоящее время, даже для северной Ладоги можно говорить о наличии значимого положительного тренда среднегодовых температур приземного воздуха (Науменко, Каретников, 2017), а, следовательно, и поверхностной водной массы, как минимум, до глубины ветрового перемешивания). Исследования изменения показателей тер-

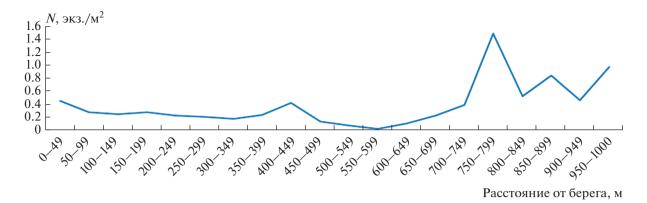


Рис. 4. Плотность популяции $(N, 9к3./м^2)$ *Dreissena polymorpha* по учетам видеотрека.

мического режима приземного воздуха на четырех метеорологических станциях, характеризующих северную (станция Паданы), восточную (станция Вытегра), западную (станция Выборг) и южную (станция Великие Луки) части водосбора Ладожского оз., также позволили сделать вывод об очень значительном повышении средней годовой температуры приземного воздуха в районе всех этих станций (Менжулин, 2013). Значения углов наклона линейных трендов повышения температуры составляют: для станции Паданы 3.95°C за 50 лет, для станции Вытегра 2.85°C за 50 лет, для станций Выборг и Великие Луки 2.15°C и 4.11°C за 50 лет соответственно. При этом такие оценки роста локальной температуры приземного воздуха являются одними из самых высоких не только для регионов Европы, но и для всего мира (Менжулин, 2013).

В Ладожском оз. прибрежная зона до глубин 18 м — зона наиболее интенсивного ветрового перемешивания, при сильных ветрах достигающего дна (Науменко, 2013), т.е. значительная динамика водных масс за счет течений и ветрового перемешивания приводит к выравниванию температур (и других лимнологических характеристик) в Волховской губе от поверхности до дна. Таким образом, климатическое повышение температуры приземного воздуха будет приводить к повышению температуры, фактически, по всей толще воды в Волховской губе, которая является одной из самых теплых губ Ладожского оз. (Науменко, 2011). Все это говорит о том, что, по-видимому, в прибрежной мелководной зоне юга Ладоги годовая сумма температур, необходимая для развития дрейссены, достигла величины, достаточной, чтобы обеспечить успешное размножение вида и его натурализацию в условиях низкой минерализации воды озера. Об этом же свидетельствует и вселение в Волховскую губу других понто-каспийских теплолюбивых видов, а именно, амфипод Pontogammarus robustoides (Sars) (Kurashov, Barbashova, 2008) и *Chelicorophium curvispinum* (Sars) (Курашов и др., 2010).

В составе малакофауны исследуемого участка массовыми видами по нашим сборам, проведенным параллельно с изучением дрейссены, были два вида двустворчатых моллюсков — *Unio picto*rum (L.) и Anadonta cygnea (L.) и два вида гастропод – Viviparus viviparus (L.) и Bithynia tentaculata (L.), демонстрирующие высокие значения численности и биомассы. В целом, для Волховской губы, согласно данным многолетних исследований Института озероведения, характерно значительное увеличение биомассы и структурного разнообразия макрозообентоса (Naumenko et al., 2000; Курашов и др., 2013). При этом в литоральной зоне Волховской губы виды-вселенцы амфиподы (Gmelinoides fasciatus (Stebbing), P. robustoides, Ch. curvispinum) в настоящее время играют важнейшую роль, а их биомасса достигает 26, 82 и 12 г/м² соответственно (Курашов и др., 2018). Можно говорить о том, что литоральная зона Ладоги, в целом, к настоящему времени претерпела существенную трансформацию именно в результате жизнедеятельности видов-вселенцев (Киrashov et al., 2012; Курашов и др., 2018; Трифонова и др., 2018).

В случае массового развития дрейссены, которая часто является видом-эдификатором (Протасов, 2008), возможны еще более глубокие перестройки сообществ прибрежной зоны озера. Если вид, обладающий высокими адаптационными способностями, приспособится к низкоминерализованной воде и низкотемпературному режиму водоема, то этот вид *D. polymorpha*, вероятно, станет важнейшим фактором трансформации гидробиоценозов Ладожского озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В отличие от Великих Американских озер, где дрейссена многочисленна и образует большие

скопления (Karatayev et al., 2018; Mehler et al., 2018), ладожская популяция моллюска еще слабо развита и представлена в основном одиночными особями. В такой ситуации только метод подводного видеопрофилирования, примененный нами в данном исследовании, позволяет выявить присутствие дрейссены в Ладожском оз., оценить численность популяции моллюска и выяснить особенности распределения. В настоящее время популяция дрейссены в Ладоге, по-видимому, не составляет значимой конкуренции аборигенным видам моллюсков и не оказывает существенного влияния на структуру и функционирование бентоса в целом. В то же время, обнаруженная способность дрейссены к длительному существованию в низкоминерализованной воде Ладожского оз. в условиях изменяющегося климата может указывать на ее возможную натурализацию и позволяет сделать предположение о дальнейшем распространении вида в этом водоеме. Одной из основных задач на данном этапе является получение дополнительных сведений для разрешения вопроса о натурализации моллюска в Ладожском оз.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 0154-2019-0001 "Комплексная оценка динамики экосистем Ладожского озера и водоемов его бассейна под воздействием природных и антропогенных факторов".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Андронникова И.Н., Распопов И.М.*, 2007. Зоны экологического риска в прибрежных районах Ладожского озера // Биология внутренних вод. № 2. С. 3-10.
- Антонов П.И., 1997. Эколого-физиологическая и эколого-морфологическая характеристика двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) волжских водоемов. Автореф. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород. 23 с.
- Ворошилова И.С., 2008. Происхождение и популяционная структура периферических поселений *Dreissena* polymorpha (Pallas, 1771) северо-восточной границы ареала вида. Дис. ... канд. биол. наук. Борок. 160 с.
- Ворошилова И.С., Артамонова В.С., 2008. Пути расселения Dreissena polymorpha (Pallas, 1771) в северо-восточной части ареала // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции. Борок. С. 65—67.
- Гусева Д.О., 2009. Сезонная динамика численности личинок и оседание молоди дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в карьере Прибрежный (Калининградская область) // Вестник Российского государственного университета им. И. Канта. Вып. 7. С. 23—29.
- Дудакова Д.С., 2019. Обнаружение устойчивой популяции *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в одном из водоемов Ленинградской области (бассейн Ладож-

- ского озера) // Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием (Борок, 14—18 октября 2019 г.). Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. Ярославль: Филигрань. С. 26.
- Дудакова Д.С., Дудаков М.О., Анохин В.М., 2018. Опыт применения глубоководного телеуправляемого аппарата для изучения подводных ландшафтов Ладожского озера // Российский журнал прикладной экологии. № 4 (16). С. 51–55.
- Жукова Т.В., 2013. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в функционировании Нарочанских озер (обзор) // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II-ой Международной школы-конференции. (11—15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер. С. 55—59.
- *Истомина А.М., Поздеев И.В., Щербина Г.Х.*, 2012. Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) в Среднекамских водохранилищах // Биология внутренних вод. № 1. С. 107—108.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. 2013. Бентос озера. Ладога. Ред.: Румянцев В.А., Кондратьев С.А. СПб.: Нестор-История. С. 392—406.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С., Капустина Л.Л., Митрукова Г.Г., и др., 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце XX начале XXI в. // Биосфера. Т. 10. № 2. С. 65—121.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Панов В.Е., 2010. Первое обнаружение понто-каспийской инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G. O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский журнал биологических инвазий. № 3. С. 62—72.
- Кучина Е.С., 1964. К вопросу распространении моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в р. Северной Двине // Биология дрейссены и борьба с ней. М.— Л.: Наука. С. 31—37.
- Ладога, 2013. Под ред. Румянцева В.А., Кондратьева С.А. СПб.: Нестор-История. 468 с.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Ляхов С.М., Андреев Н.И., Андреева С.И. и др., 1994. Условия обитания // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука. С. 109—119.
- Мартемьянов В.И., 2013. Пороговые концентрации катионов во внешней среде определяющие границы распространения Dreissena polymorpha и Dreissena bugensis в пресных водоемах // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II-ой Международной школы-конференции. (11—15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер. С. 80—83.
- Махнович Н.М., 2018. Характеристика популяции *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в устьевой области реки северная Двина // Проблемы региональной экологии. № 2. С. 68—72.
- Менжулин Г.В., 2013. Климат водосбора Ладожского озера. Ладога. Ред.: Румянцев В.А., Кондратьев С.А. СПб.: Нестор-История. С. 96—121.
- Мероприятия и продукты международного экологического проекта SE-717 "Чистые реки в здоровое Балтийское море" (ЛУГА-БАЛТ), 2016. Общий

- отчет о деятельности и результатах проекта. И.Б. Ужинова, В.В. Беляков; Под общей редакцией Белякова В.В. СПб.—Луга: АСПИРСТ. 284 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://www.zin.ru/Labs/brackish/pdfs/2016/GENERAL_REPORT 2016.pdf. Дата обновления: 19.10.2020
- Методы изучения двустворчатых моллюсков, 1990. Под ред. Шкорбатова Г.Л., Старобогатова Я.И. // Труды АН СССР. Л. Т. 219. 208 с.
- Михайлов Р.А., 2015. Распространение моллюсков рода Dreissena в водоемах и водотоках среднего и нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. № 1. С. 64—78.
- Науменко М.А., 2011. Морфометрическая характеристика и гидрофизические особенности литоральной зоны Ладожского озера. Литоральная зона Ладожского озера. Под ред. Курашова Е.А. СПб.:Нестор-История. С. 28—44.
- Науменко М.А., 2013. Динамика вод Ладожского озера // Ладога. Ред.: Румянцев В.А., Кондратьев С.А. СПб.: Нестор-История. С. 180—185.
- Науменко М.А., Каретников С.Г., 2017. Особенности многолетних изменений температуры воздуха в северной части Ладожского озера // Успехи современного естествознания. № 5. С. 114—122.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России, 2016. Т. 2. Зообентос. М.— СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 457 с.
- *Орлова М.И.*, 2010. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 48 с.
- Павлова В.В., 2010. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* (Mollusca, Bivalvia). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок. 26 с.
- Поздеев И.В., 2011. Границы ареала *Dreissena polymor-* pha (Pallas) в бассейне реки Камы // Биология внут-ренних вод. № 1. С. 106—109.
- Построение моделей пространственных переменных (с применением пакета Surfer): Учебное пособие, 2014. К.А. Мальцев, С.С. Мухарамова. Казань: Казанский университет. 103 с.
- Протасов А.А., 2008. Из опыта исследований популяций и сообществ дрейссены // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. I Международной школы-конференции. Борок: ООО "Ярославский печатный двор". С. 9–23.
- Разлуцкий В.И., Сысова Е.А., Бусева Ж.Ф., Фенёва И.Ю., 2015. Сравнение экологического статуса и качества воды озер, заселенных и незаселенных *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Российский журнал биологических инвазий. № 2. С. 75—93.
- *Старобогатов Я.И.*, 1988. Раки и моллюски. Л.: Лениздат. 147 с.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И., 1994. Ареал и его история // Дрейссена: Dreissena polymorpha (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука. С. 47–56.
- Трифонова М.С., Курашов Е.А., Барбашова М.А., 2018. Биологическое загрязнение донных сообществ литоральной зоны Ладожского озера // Российский журнал прикладной экологии. № 4 (16). С. 37—41.

- Экомониторинг рек и побережья Финского залива и состояния окружающей среды, 2019. Материалы межрегиональной научно-практической конференции школьников. Санкт-Петербург. АНЭО "Друзья Балтики", СПб.: ООО "Р-Копи". 104 с.
- Ackerman J.D., Sim B., Nichols S.J., Claudi R., 1994. A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): comparisons with marine bivalves // Canadian Journal of Zoology. V. 72. P. 1169–1179.
- Benson A.J., 2013. Chronological history of zebra and quagga mussels (Dreissenidae) in North America, 1988—2010. Nalepa T.F., Schloesser D.W. (eds). Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control. CRC Press: Boca Raton, USA. P. 9—31. https://doi.org/10.1201/b15437-6
- Garton D.W., McMahon R., Stoeckmann A.M., 2013. Limiting Environmental Factors and Competitive Interactions between Zebra and Quagga Mussels in North America. Nalepa T.F., Schloesser D.W. (eds). Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control. CRC Press: Boca Raton, USA. P. 383–402. https://doi.org/10.1201/b15437-6
- Gollasch S., Leppäkoski E. (eds), 1999. Initial risk assessment of alien species in nordic coastal waters. Copenhagen: Nordic Council of Ministers. 244 p.
- Hebert P.D., Muncaster B.W., Mackie G.L., 1989. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusk in the Great Lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 46. P. 1587–1591.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K., 1997. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe // Journal of Shellfish Research. V. 16. № 1. P. 187–203.
- Karatayev A.Y., Mehler K., Burlakova L.E., Hinchey E.K., Warren G.J., 2018. Benthic video image analysis facilitates monitoring of *Dreissena populations* across spatial scales // Journal of Great Lakes Res. V. 44. № 4. P. 629–638.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V., Rusanov A.G., Lavrova M.S., 2012. Invasive Amphipods as a Factor of Transformation of Lake Ladoga Ecosystems // Russian Journal of Biological Invasions. V. 3. № 3. P. 202—212.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., 2008. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod Pontogammarus robustoides G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // Aquatic Invasions. V. 3. № 2. P. 253-256.
- Liz T. How to Convert Tds to Conductivity. [Электронный ресурс] Режим доступа: https://sciencing.com/convert-tds-conductivity-7381015.html. Дата обновления: 05.11.2019
- MacIsaac H., 1994.Comparative growth and survival of Dreissena polymorpha and Dreissena bugensis, exotic mollusks introduced to the Gread Lakes // Journal of Gread Lakes Researche. V. 20. № 4. P. 783–790.
- Mehler K., Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Biesinger Z., Valle-Lewinson A. et al., 2018. Sonar technology and underwater video analysis can enhance invasive *Dreissena* distribution assessment in large rivers. Hydrobiologia. V. 810. P. 119–131.
- Minchin D., Lucy F., Sullivan M., 2002. Zebra mussel: Impacts and spread // Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Dordrecht,

- The Netherlands: Kluwer Academic publishers. P. 135–146
- Naumenko M.A., Avinsky V.A., Barbashova M.A., Guzivaty V.V., Karetnikov S.G. et al., 2000. Current ecological state of the Volkhov Bay of the Ladoga Lake // Ecological Chemistry. № 9. P. 75–87.
- Orlova M.I., Kchlebovich V.V., Komendantov A.Y., 1998. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Russian Journal of Aquatic Ecology. № 7. P. 17–28.
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F., 2006. Effects of non-indigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // Helgoland Marine Research. V. 60. P. 98–105.
- Pollux B.J.A., van der Velde G., bij de Vaate A., 2010. A perspective on global spread of *Dreissena polymorpha*: a re-

- view on possibilities and limitations // The Zebra Mussel in Europe. Gerard van der Velde, Sanjeevi Rajagopal and Abraham bij de Vaate (Eds). Margraf Publishers GmbH. P. 45–58.
- Rusydi A.F., 2018. Correlation between conductivity and total dissolved solid in various type of water: A review // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, V. 118. conference 1. https://doi.org/10.1088/1755-1315/118/1/012019
- The Geochemical Atlas of Europe, 2005. Part 1. R. Salminen (ed.). Espoo: Geological Survey of Finland. 526 p.
- Vanderploeg H.A., Nalepa T.F., Jude D.J., Mills E.L., Holeck K.T. et al., 2002. Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 59. P. 1209–1228.

INVASION OF THE ZEBRA MUSSEL (*DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS 1771), DREISSENIDAE) IN LAKE LADOGA

D. S. Dudakova^{1,*}, M. O. Dudakov¹, E. A. Kurashov^{1,2,**}, V. M. Anokhin^{1,3,4}

¹Institute of Limnology, Russian Academy of Sciences, 9 Sevastyanova Street, Saint Petersburg, 196105 Russia ²Saint Petersburg Branch, All-Russia Research Institute of Fisheries and Oceanography (L.S. Berg "GosNiorch"), 26 Makarova Nab., Saint Petersburg, 199053 Russia

³Saint-Petersburg scientific Center of Russian Academy of Sciences, 5 University embankment, Saint Petersburg, 199034 Russia ⁴Gertsen State Pedagogical University, 48 Moika embankment, Saint Petersburg, 191186 Russia

*e-mail: judina-d@yandex.ru

**e-mail: evgeny kurashov@mail.ru

In May 2019, the presence of the invasive mollusk, *Dreissena polymorpha* (Pallas 1771) was revealed in Lake Ladoga using an uninhabited underwater vehicle. The age of some mollusks found reached five years, thus indicating a successful introduction. The mollusks were found located singly, preferring the side surfaces of large boulders and occurring much less often on pebbles or soft ground. Within the depth range studied (1.5–6 m), a general trend to increasing its population with depth was noted. The greatest density of the dreissen population was observed at depths exceeding 4.5 m. So far, the *Dreissena* population is poorly developed and seems to render no significant impact on the structure and functioning of the benthos as a whole. At the same time, the detected ability of adult *Dreissena* to exist in the low-mineralized water of Lake Ladoga indicates a possible naturalization and does not exclude its further spread in the lake in a changing climate.

Keywords: Dreissena polymorpha, zebra mussel, invasion, Lake Ladoga, Ponto-Caspian complex, uninhabited underwater vehicle, underwater video profiling method

УЛК 595.4

NEW FAUNISTIC DATA ON ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA) INHABITING THE SOIL AND TERMITE NESTS IN THE FRANKLIN GAME RESERVE, BLOEMFONTEIN, SOUTH AFRICA

© 2021 г. S. G. Ermilov^{a, *}, E. A. Hugo-Coetzee^{b, c, **}, A. A. Khaustov^{a, ***}, V. A. Khaustov^{a, ***}

^aTyumen State University, Tyumen, 625003 Russia
^bNational Museum, Bloemfontein, 9300 South Africa
^cUniversity of the Free State, Bloemfontein, 9300 South Africa
*e-mail: ermilovacari@yandex.ru
**e-mail: lhugo@nasmus.co.za
***e-mail: alkhaustov@mail.ru
****e-mail: khaustov93@mail.ua
Received August 2, 2019
Revised December 8, 2019
Accepted February 4, 2020

The present study is based on oribatid mite material collected from the soil and nests of the termite, *Trinervitermes trinervoides* (Isoptera, Termitidae) of the Franklin Game Reserve in South Africa. A list of identified taxa is presented and it includes 47 species belonging to 34 genera and 19 families. The species *Phauloppia rauschenensis*, the subgenus *Lanceoppia* (*Baioppia*) and the genus *Phauloppia* are recorded from the Ethiopian Region for the first time, while the genus *Oribatula* is new to southern Africa. A faunistic comparison of the mites from the soil and termite nests shows a lower abundance, but a higher species richness in the soil than in the nests. Soil samples contain dominant species (*Zygoribatula contracta*, *Hypozetes andreii*, *Licnodamaeus sacculatus*, *Tectocepheus velatus sarekensis*), which are absent from nest samples, while dominant species in the latter (*Ausoribula bloemfonteinensis*, *Transoribates agricola*, *Bipassalozetes bidactylus*, *Coetzeella navalensis*) are different from those in the soil samples. One species, *Oribatula franklinensis* sp. n. (Oribatulidae), is described. It differs from all species of the genus by the presence of very long notogastral porose areas *Aa*. An identification key to *Oribatula* species known from the Ethiopian Region is given.

Keywords: oribatid mites, fauna, termite nests, Oribatula, morphology, Ethiopian Region

DOI: 10.31857/S0044513421040036

Oribatid mites inhabiting termitaries have rarely been investigated worldwide (see Ermilov et al., 2017c for comprehensive list). Our study is part of a project to investigate mites in this habitat, and some data have already been published based on studies in the Franklin Game Reserve (Bayartogtokh et al., 2018; Ermilov et al., 2017–2017d), as well as in the Faan Meintjes Nature Reserve (Ermilov et al., 2019).

The primary goal of the paper is to present quantitative and qualitative data and to compare faunistic structure, abundance and occurrence of mites inhabiting the soil and nests.

During taxonomic identification, we found one new species, *Oribatula franklinensis* sp. n. (Oribatulidae). This genus *Oribatula* was described by Berlese (1896) with *Notaspis tibialis* Nicolet 1855 as type species. Currently, this genus comprises 35 species, which have a cosmopolitan distribution (except the Antarctic

region). Additionally, we provide an identification key to known species of *Oribatula* in the Ethiopian region.

MATERIALS AND METHODS

Material. Mites were collected in the Franklin Game Reserve on Naval Hill (29°05′ S, 26°14′ E), which is located in the city of Bloemfontein (South Africa), in October 2018. The vegetation of the reserve is typical grassland with scattered bushes and trees. Samples were collected from soil and the termite nests (Isoptera, Termitidae: *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt 1911)).

Methods. Two samples (125 cm³ each, data of both samples was combined for all analyses) from soil (20 samples consisting of soil, grass and leaf litter, mostly under bushes; five samples from four different places of the Reserve each) and from 20 termite nests (five nests from four different places of the Reserve

each) were collected with special shovels (Fig. 1). However, two samples each of soil and nests were not extracted correctly, and therefore only 18 samples for each were used in faunistic comparison. Mites were extracted into 75% ethanol using Berlese's funnels with electric lamp during five days in the laboratory.

Specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides for measurement and illustration. Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster. Notogastral width refers to the maximum width of the notogaster in ventral view. Length of body setae was measured in lateral aspect. All body measurements are presented in micrometers. Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter-femur-genu-tibia-tarsus (famulus included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu—tibia—tarsus.

Drawings were made with a camera lucida using a Leica transmission light microscope "Leica DM 2500".

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

The following abbreviations are used: lam = lamella: tlam = translamella: slam = sublamella: Al = sublamellar porose area; tu = tutorium; lc = lateral carina; ro, le, in, bs, ex = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial and exobothridial setae, respectively; bo = bothridium; Ad = dorsosejugal porose area; D = dorsophragma; P = pleurophragma; len = lenticulus; c, da, la, dm, lm, dp, lp, h, p = notogastral setae; Aa, A1, A2,A3 = notogastral porose areas; im, ip, ih, ips = notogastral lyrifissures; gla = opisthonotal gland opening; a, m, h = subcapitular setae; or = adoral seta; v, l, d,cm, acm, ul, sul, vt, lt = palp setae; $\omega = palp and leg so$ lenidion; cha, chb = cheliceral setae; Tg = Trägårdh's organ; PdI, PdII = pedotecta I, II, respectively; Ia, 1b, 1c, 2a, 3a, 3b, 3c, 4a, 4b, 4c = epimeral setae; dis = discidium; cp = circumpedal carina; g, ag, an,ad = genital, aggenital, anal and adanal setae, respectively; iad = adanal lyrifissure; Ap = postanal porose area; p.o. = preanal organ; Tr, Fe, Ge, Ti, Ta = leg trochanter, femur, genu, tibia, tarsus, respectively; p.a. == porose area; σ , ϕ = leg solenidia; ε = leg famulus; v, ev, bv, l, d, ft, tc, it, p, u, a, s, pv, pl = leg setae.

FAUNISTIC DATA

A total of 616 oribatid mite individuals belonging to 47 species (34 genera and 19 families) (Table 1) were extracted from 18 soil and 18 termite nest samples in the Franklin Game Reserve. One species *Phauloppia rauschenensis* (Sellnick 1908), representatives of the genus *Phauloppia* Berlese 1908 and subgenus *Lanceoppia* (*Baioppia*) Luxton 1985 are found for the first time

in the Ethiopian region; the genus *Oribatula* Berlese 1896 was found for the first time in South Africa.

<u>Soil</u>. 180 individuals representing 33 species were recorded. Four species constituted 51% of all individuals sampled in the soil with high occurrence: *Zygoribatula contracta* Grobler 1994 (41 ind., in 9 samples), *Hypozetes andreii* Ermilov, Hugo-Coetzee, Khaustov et Kontschán 2019 (19 ind., 5 samples), *Licnodamaeus sacculatus* Bayartogtokh, Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2018 (19 ind., 4 samples), *Tectocepheus velatus sarekensis* Trägårdh 1910 (13 ind., 7 samples). However, these species were completely absent from nests. Abundance and occurrence of other 29 species were low (1–8 ind. in 1–2 samples).

Termite nests. 436 individuals representing 20 species were recorded. Five species constituted 92% of all individuals sampled in nests with high occurrence: *Ausoribula bloemfonteinensis* Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2017 (205 ind., 11 samples), *Transoribates agricola* (Nakamura et Aoki 1989) (90 ind., 7 samples), *Bipassalozetes bidactylus* (Coggi 1900) (49 ind., 5 samples), *Coetzeella navalensis* Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2017 (36 ind., 5 samples), *Ausoribula termitophila* Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2017 (22 ind., 5 samples). These species were found only in the termite nests. Abundance and occurrence of the other 15 species were low (1–10 ind., in 1–3 samples).

R e m a r k s. Comparison of quantitative and qualitative data showed four important results:

- (1) The abundance of oribatid mites was distinctly lower in soil than in nests (180 ind. versus 436 ind.), but species richness in soil was distinctly higher compared to nests (33 versus 20 spp.). The higher abundance of mites in the nests is probably due to variability and density of food resources compared to adjacent soils (see Ermilov et al. 2017d), while the higher species richness in soil can be ascribed to the high ecological niche of the soil *i.e.* litter of different grass species and leaf litter of different tree species.
- (2) The oribatid mite communities are distinctly different between soil and nests. Only six species were found in both habitats: *Notophthiracarus endroed-yyoungai* (Mahunka 1984), *Kokoppia kaaimansensis* Ermilov et Hugo-Coetzee 2019, *Ramusella (Insculptoppia) tobiasi* Hugo-Coetzee 2016, *O. franklinensis* sp. n., *Scheloribates fimbriatus* Thor 1930, *Galumna curvifamulus* Ermilov, Hugo-Coetzee, Khaustov et Theron 2017.
- (3) Furthermore, species with highest abundance occur only in either habitat. However, some species confined to soil in this study (i.e. *Z. contracta*, *L. sacculatus*, *T. velatus sarekensis*) have been found in the nests of the same locality (Ermilov et al., 2017c).
- (4) From this and previous studies (Ermilov et al., 2019), it became evident that the following species prefer termite nests: *A. bloemfonteinensis*, *A. termitophila*, *T. agricola*, *B. bidactylus*, *C. navalensis*, *Saltarichus louiseae* Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2019.



Fig. 1. Termite nests of *Trinervitermes trinervoides* in the Franklin Game Reserve, South Africa: a – sampling from a nest, b – active nest, c – abandoned nest.

Table 1. Oribatid mites recorded from soil and nests of the termite, *Trinervitermes trinervoides* in the Franklin Game Reserve

Terre	1	oil	1	te nests
Taxa	NI	NN	NI	NN
Steganacaridae				
Notophthiracarus endroedyyoungai (Mahunka 1984)	1	1	1	1
Neoliodidae				
Neoliodes terrestris (Wallwork 1963)	2	2	_	_
Licnodamaeidae				
Licnodamaeus navalhillensis Bayartogtokh, Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2018	3	1	_	_
Licnodamaeus sacculatus Bayartogtokh, Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2018	19	4	_	_
Pedrocortesella africana Pletzen 1963	8	2	_	_
Pedrocortesella parva Pletzen 1963	2	2	_	_
Oppiidae				
Brachioppiella dawidi Hugo-Coetzee 2014	1	1	_	_
Brachioppiella (Gressittoppia) moresonensis (Kok 1967)	_	_	4	3
Coetzeella navalensis Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2017	_	_	36	5
Kokoppia kaaimansensis Ermilov et Hugo-Coetzee 2019	4	2	2	1
Kokoppia pectinata (Kok 1967)	1	1	_	_
Lanceoppia (Baioppia) sp.	1	1	_	_
Microppia minus (Paoli 1908)	_	_	1	1
Multioppia (Hammeroppia) wilsoni Aoki 1964	3	1	_	_
Paroppia neethlingi Ermilov and Hugo-Coetzee 2019	_	_	1	1
Ramusella filigera (Mahunka 1985)	4	2	_	_
Ramusella (Insculptoppia) tobiasi Hugo-Coetzee 2016	3	2	1	1
Suctobelbidae				
Suctobelbella (Flagrosuctobelba) peracuta (Balogh et Mahunka 1980)	3	2	_	_
Suctobelbila sp.	_	_	2	2
Eremulidae				
Austroeremulus glabrus Mahunka 1985	_	_	1	1
Eremulus flagellifer Berlese 1908	2	1	_	_
Eremulus spindleformis Ermilov et Hugo-Coetzee 2012	1	1	_	_
Tectocepheidae				
Tectocepheus velatus sarekensis Trägårdh 1910	13	7	_	_
Tegeocranellidae				
Tegeocranellus sacchareus Kok 1968	2	2	_	_
Cymbaeremaeidae				
Scapheremaeus rustenburgensis Engelbrecht 1975	2	2	_	_
Scutoverticidae				
Ethiovertex sculperens (Kok 1968)	5	2	_	_
Passalozetidae				
Bipassalozetes bidactylus (Coggi 1900)	_	_	49	5
Bipassalozetes wolwekransensis (Engelbrecht 1974)	1	1	_	_
Oribatellidae				
Novoribatella transcripta (Mahunka 1985)	_	_	2	2
Haplozetidae				
Transoribates agricola (Nakamura et Aoki 1989)	_	_	90	7

Table 1. (Contd.)

Taua	S	oil	Termit	te nests
Taxa	NI	NN	NI	NN
Oribatulidae				
Ausoribula bloemfonteinensis Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2017	_	_	205	11
Ausoribula termitophila Ermilov, Hugo-Coetzee et Khaustov 2017	_	_	22	5
Megatrichobates striatus Grobler 2000	7	1	_	_
Phauloppia rauschenensis (Sellnick 1908)	2	1	_	_
Oribatula franklinensis sp. n.	2	2	1	1
Zygoribatula contracta Grobler 1994	41	9	_	_
Zygoribatula setosa Evans 1953	3	2	_	_
Scheloribatidae				
Scheloribates elsi Pletzen 1965	3	2	_	_
Scheloribates fimbriatus Thor 1930	4	2	8	3
Scheloribates sudafricanus Subías 2018	_	_	2	2
Chamobatidae				
Hypozetes andreii Ermilov, Hugo-Coetzee, Khaustov et Kontschán 2019	19	5	_	_
Humerobatidae				
Afroleius minor Mahunka 1984	_	_	2	2
Punctoribatidae				
Antarctozetes translamellatus (Mahunka 1985)	2	2	_	_
Galumnidae				
Galumna curvifamulus Ermilov, Hugo-Coetzee, Khaustov et Theron 2017	2	1	5	1
Galumna nuda Engelbrecht 1972	_	_	1	1
Pilogalumna bloemfonteinensis Engelbrecht 1972	6	2	_	–
Pilogalumna kimberleyensis Engelbrecht 1972	8	2	_	_

Note: Oribatid mite abundance and species richness from 18 soil samples and 18 termite nests, data combined of two samples of $125 \, \text{cm}^3$. NI - number of Individuals found in all samples, NN - number of nests from which the oribatid species was recorded.

DESCRIPTION OF NEW SPECIES

Family Oribatulidae

Genus Oribatula Berlese 1896

Oribatula franklinensis Ermilov, Hugo-Coetzee, A. Khaustov et V. Khaustov sp. n. (Figs 2–4)

Material. Holotype (3) and 1 paratype (12): soil under bush vegetation; one paratype (3): same data, but from a nest of termites.

The holotype is deposited in the collection of the National Museum Bloemfontein, South Africa; 2 paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body size: $498-531 \times 282-315$. Notogaster, epimeral and anogenital regions sparsely foveolate, lateral parts of notogaster and ventral plate lineolate. Rostrum protruding, rounded. Rostral, lamellar and interlamellar setae long, setiform, barbed; *ro* shortest, *in* longest. Bothridial setae short,

clavate, barbed. Exobothridial setae of medium size, setiform, barbed. Lenticulus present. Fourteen pairs of notogastral setae of medium size, stiff, barbed; c_1 and c_2 located in transverse row. Notogastral porose areas, Aa very long, elongate oval, A1 oval, A2 and A3 small, rounded. Epimeral and anogenital setae setiform, barbed.

Description. *Measurements*. Body length: 514 (holotype: male), 498, 531 (two paratypes); notogaster width: 298 (holotype), 282, 315 (two paratypes).

Integument (Figs 2a, 2b; 3a-3c). Body color light brown to brown. Body surface punctate (visible under high magnification, ×1000). Notogaster, epimeral and anogenital regions sparsely foveolate (foveoles rounded or slightly elongate, their diameter or length up to 4). Lateral parts of prodorsum between bothridia and acetabula I–IV microgranulate. Lateral parts of notogaster and ventral plate lineolate, with fine, short (length up to 6) depressed lines.

Prodorsum (Figs 2a; 3b). Rostrum protruding, rounded. Lamellae well developed, located dorsally,

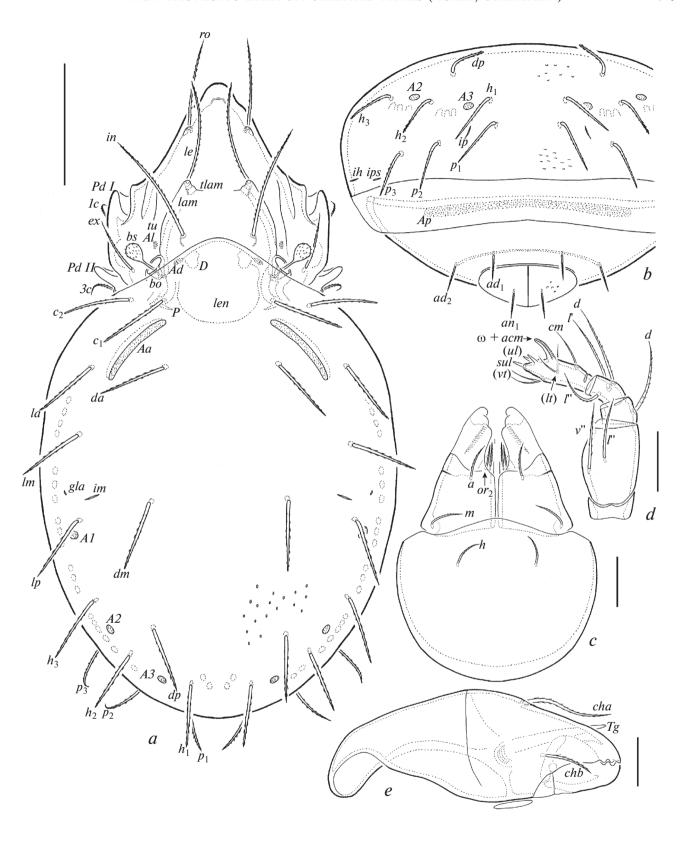


Fig. 2. *Oribatula franklinensis* sp. n., adult: a – dorsal view (legs omitted); b – posterior view; c – subcapitulum, ventral view; d – palp, left, antiaxial view; e – chelicera, right, antiaxial view. Scale bar (μ m): a, b – 100; c–e – 20.

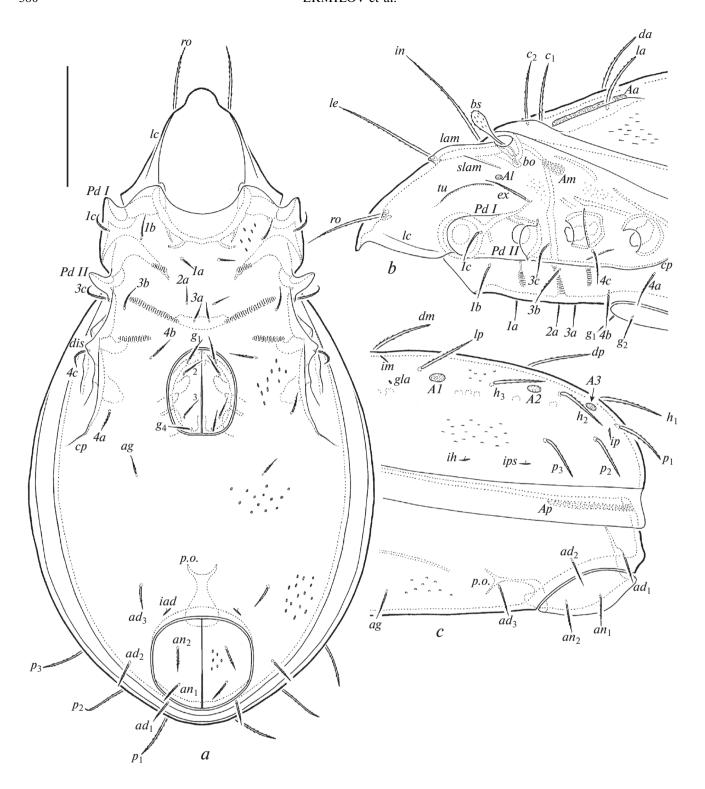


Fig. 3. Oribatula franklinensis sp. n., adult: a — ventral view (legs omitted); b — anterior part of body, lateral view (legs omitted); c — posterior part of body, lateral view. Scale bar $100~\mu m$.

shorter than half of prodorsum (measured in lateral view), with minute truncate cusps. Translamella represented by two short parts located close to lamellae. Sublamellae and tutoria lineate. Sublamellar porose

areas $(4-6 \times 2-4)$ oval. Rostral (69-73), lamellar (86-90) and interlamellar (90-94) setae setiform, barbed; *ro* thinner than *le* and *in*. Bothridial setae (32-36) clavate, with short stalk and slightly longer, barbed

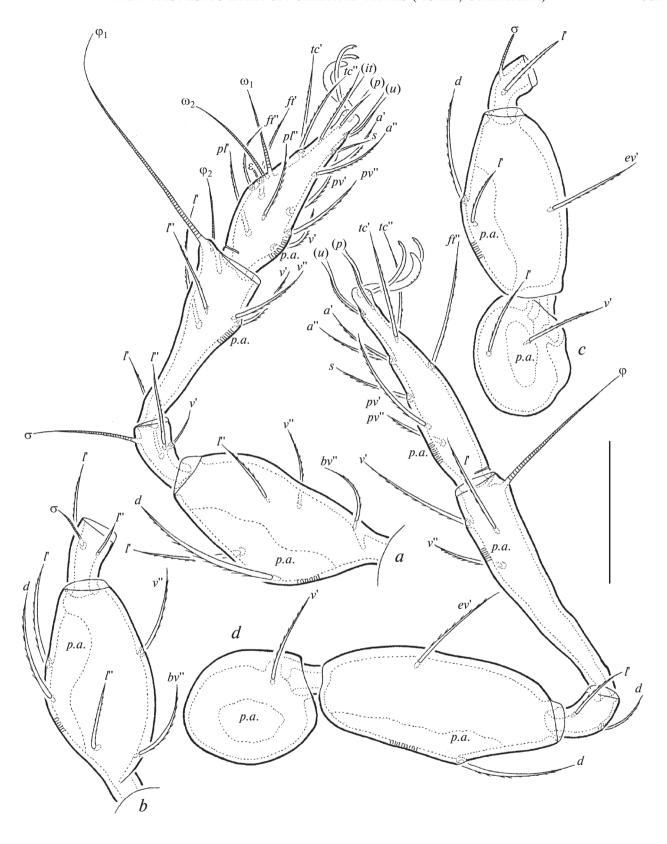


Fig. 4. *Oribatula franklinensis* sp. n., adult: $a - \log I$, without trochanter, right, antiaxial view, b -femur and genu of leg II, right, antiaxial view, c -trochanter, femur and genu of leg III, left, antiaxial view, $d - \log IV$, right, paraxial view. Scale bar 50 μ m.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Та
I	v'	d, (l), bv", v"	(<i>l</i>), <i>v</i> ′, σ	$(I), (v), \varphi_1, \varphi_2$	$(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), (pl), v', \varepsilon, \omega_1, \omega_2$
II	v'	d, (l) , bv ", v "	(<i>l</i>), σ	(<i>l</i>), (<i>v</i>), φ	$(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), \omega_1, \omega_2$
III	l', v'	d, l', ev'	<i>l</i> ', σ	$l', (v), \varphi$	(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)
IV	<i>v</i> '	d, ev'	d, l'	$l', (v), \varphi$	ft'', (tc), (p), (u), (a), s, (pv)

Table 2. Leg setation and solenidia of adult Oribatula franklinensis sp. n.

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

head. Bothridia not covered by anterior margin of notogaster in dorsal view. Exobothridial setae (45-53) setiform, barbed. Dorsosejugal porose areas $(6-8\times4)$ oval, located posterolateral to interlamellar setae. Dorsophragmata comparatively short, slightly elongated.

Notogaster (Figs 2a, 2b; 3a-3c). Anterior notogastral margin distinctly convex medially. Lenticulus well visible. Fourteen pairs of notogastral setae (53–61) stiff, barbed; c_1 and c_2 located in transverse row. Four pairs of porose areas, Aa (65–73 × 10–16) very long, elongate oval, AI (20–28 × 10–16) oval, A2 (8–14), A3 (8–14) round. All lyrifissures (except ia), opisthonotal gland openings, circumgastric scissure and circumgastric sigillar band distinct.

Gnathosoma (Figs 2c-2e). Subcapitulum longer than wide ($106-110 \times 82-90$). Three pairs of subcapitular setae similar in length (20-24), setiform, barbed. Two pairs of adoral setae (12) setiform, heavily barbed. Palps (73-77) with setation $0-2-1-3-9(+\omega)$. Postpalpal setae (6) thorn-like, smooth. Chelicerae (118-123) with two setiform, barbed setae, cha (36) longer than chb (20). Trägårdh's organ of chelicerae elongate triangular.

Epimeral and lateral podosomal regions (Figs 3a, 3b). Epimeral setal formula: 3-1-3-3. Epimeral setae setiform, barbed; *Ia*, *2a* and *3a* (20–22) shorter than others (32–36). Pedotecta II rounded in ventral view. Discidia triangular. Circumpedal carinae of medium length, directed to pedotecta II.

Anogenital region (Figs 2b; 3a-3c). Four pairs of genital, one pair of aggenital, two pairs of anal and

three pairs of adanal setae similar in length (20–22), setiform, barbed. Adanal lyrifissures located close and anterior to anal aperture. Adanal setae ad_1 in posterior, ad_2 in lateral, ad_3 in anterior positions to anal plates. Postanal porose area (168–176 \times 8–14) band-like. Preanal organ goblet-like.

Legs (Figs 4a-4d). All legs tridactylous. Median claw thick, lateral claws thin, with small tooth ventrodistally; all slightly barbed dorsally. Dorsoparaxial porose area on all femora and trochanters III, IV, ventroproximal porose area on all tarsi and ventrodistal porose area on all tibiae well visible. Formulas of leg setation and solenidia: I (1-5-3-4-19) [1-2-2], II (1-5-2-4-15) [1-1-2], III (2-3-1-3-15) [1-1-0], IV (1-2-2-3-12) [0-1-0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 2. Famulus of tarsi I short, erect, truncate distally, located posterior to solenidion $ω_2$. Dorsoanterior apophysis of tibiae I (bearing solenidion $φ_2$) well developed.

R e m a r k s. *Oribatula franklinensis* sp. n. differs from all other species of the genus by the presence of very long notogastral porose areas Aa (versus rounded, oval or slightly elongated); in this trait, the new species is morphologically similar to some representatives of the related genus Zygoribatula, e.g., Z. diverseta (Bose, Mathur, Jain et Dogra 1996) from India (see Bose et al., 1996), Z. lineaporosa Grobler 1993 from South Africa (see Grobler, 1993), and Z. schauenbergi (Mahunka 1978) from the Ethiopian region (see Mahunka, 1978), but differs from these by the absence of complete translamella (versus present), the localization of notogastral setae c_1 and c_2 (in transverse row

versus in longitudinal row), and the presence of rounded rostrum (versus triangular to pointed) and long notogastral setae (versus many setae comparatively short).

Etymology. The new species refers to the Franklin Game Reserve, where the type material was collected.

KEY TO SPECIES OF *ORIBATULA*IN THE ETHIOPIAN REGION

- Notogastral porose areas Aa rounded or oval; notogastral setae c_1 and c_2 located in longitudinal row.....(2)
- 2. Rostrum rounded *Oribatula interrupta* (Willmann 1939). Distribution: Palaearctic region, Ethiopia.
- Rostrum pointed(3)

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Mr. William Mokeka, head of security at the Franklin Game Reserve, for supporting of our study. The study was funded by the Russian Foundation for Basic Research (project N 18-04-00096).

REFERENCES

- Bayartogtokh B., Ermilov S.G., Hugo-Coetzee E.A., Khaustov A.A., 2018. Contribution to the knowledge of the oribatid mite genus Licnodamaeus Grandjean, 1931 and synonymy of Licnodamaeolus Covarrubias, 1998 (Acari, Oribatida, Licnodamaeidae) // Systematic and Applied Acarology. V. 23. № 1. P. 42–60. https://doi.org/10.11158/saa.23.1.4
- Berlese A., 1896. Acari, Myriapoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Ordo Cryptostigmata II (Oribatidae) // Portici, Padova. P. 1–98.
- Bose A., Mathur R.B., Jain K.L., Dogra D., 1996. A new genus Rekharibatula (Acarina: Oribatulidae) from the soil of Eucalyptus plantation from India // Shashpa. V. 3. № 1. P. 25–26.
- Ermilov S.G., Hugo-Coetzee E.A., Khaustov A.A., 2017. Coetzeella navalensis gen. nov., sp. nov. (Acari, Oribatida, Oppiidae) from South Africa // Systematic and Applied

- Acarology. V. 22. № 3. P. 403–409. https://doi.org/10.11158/saa.22.3.6
- Ermilov S.G., Hugo-Coetzee E.A., Khaustov A.A., 2017a. Contribution to the knowledge of the oribatid mite genus Lamellarea (Acari, Oribatida, Lamellareidae) // Systematic and Applied Acarology. V. 22. № 11. P. 2008—2022.

https://doi.org/10.11158/saa.22.11.16

- Ermilov S.G., Hugo-Coetzee E.A., Khaustov A.A., 2017b. Contribution to the knowledge of oribatid mites of the family Lohmanniidae (Acari, Oribatida) from South Africa // Systematic and Applied Acarology. V. 22. № 5. P. 666–682.
 - https://doi.org/10.11158/saa.22.5.6
- Ermilov S.G., Hugo-Coetzee E.A., Khaustov A.A., 2017c. Oribatid mites (Acari, Oribatida) inhabiting nests of the termite *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt) in the Franklin Game Reserve (Bloemfontein, South Africa), with description of a new species of the genus *Ceratobates* (Tegoribatidae) // Systematic and Applied Acarology. V. 22. № 10. P. 1715–1732. https://doi.org/10.11158/saa.22.10.12
- Ermilov S.G., Hugo-Coetzee E.A., Khaustov A.A., 2017d. Two new species of the genus Ausoribula (Acari, Oribatida, Oribatulidae) from termitaries of South Africa // Acarologia. V. 57. № 3. P. 643–650. https://doi.org/10.24349/acarologia/20174183
- Ermilov S.G., Hugo-Coetzee E.A., Khaustov A.A., Theron P.D., 2019. Oribatid mites (Acari, Oribatida) inhabiting termite nests in the Faan Meintjes Nature Reserve (South Africa) // Systematic and Applied Acarology. V. 24. № 9. P. 1783—1798. https://doi.org/10.11158/saa.24.9.14
- Grobler L., 1993. Species of the genus Zygoribatula Berlese, 1916 (Acari, Oribatida, Oribatulidae) from South Africa II // Navorsinge van die Nasionale Museum, Bloemfontein. V. 9. № 6. P. 181–212.
- Mahunka S., 1978. Neue und interessante milben aus dem Genfer museum XXXIV. A compendium of the oribatid (Acari) fauna of Mauritius, Reunion and the Seychelles Is. II // Revue suisse de Zoologie. V. 85. № 2. P. 307—340.
- Norton R.A., 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // Dindal D.L., ed. Biology of oribatid mites. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A., Behan-Pelletier V.M., 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX): Lubbock, Texas Tech University Press. P. 430–564.
- *Travé J., Vachon M.*, 1975. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // Acarologia. V. 17. № 1. P. 1–19.

НОВЫЕ ФАУНИСТИЧЕСКИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ ПО ПАНЦИРНЫМ КЛЕЩАМ (ACARI, ORIBATIDA), НАСЕЛЯЮЩИМ ПОЧВУ И ТЕРМИТНИКИ В ЗАПОВЕДНИКЕ FRANKLIN GAME (БЛУМФОНТЕЙН, ЮЖНАЯ АФРИКА)

С. Г. Ермилов^{1, *}, Элизабет Хьюго-Коти^{2, 3, **}, А. А. Хаустов^{1, ***}, В. А. Хаустов^{1, ***}

¹Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия
²Национальный Музей, Блумфонтейн, 9300 Южная Африка
³Университет штата Free, Блумфонтейн, 9300 Южная Африка

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: lhugo@nasmus.co.za

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

***e-mail: khaustov93@mail.ua

Исследование базируется на панцирных клещах (Acari, Oribatida), собранных в почве и в гнездах термита *Trinervitermes trinervoides* (Isoptera, Termitidae) в южноафриканском заповеднике Franklin Game в 2018. Представленный перечень идентифицированных таксонов включает 47 видов, относящихся к 34 родам и 19 семействам. Вид *Phauloppia rauschenensis*, подрод *Lanceoppia (Baioppia)* и род *Phauloppia* зарегистрированы впервые в Эфиопской области, а род *Oribatula* — в Южной Африке. Фаунистическое сравнение клещей в почве и термитниках показало более низкую численность и более высокое видовое разнообразие в почве, чем в термитниках, а также разную структуру доминирующих видов (в почве: *Zygoribatula contracta*, *Hypozetes andreii* Ermilov, Hugo-Coetzee, Khaustov et Kontschán 2019, *Licnodamaeus sacculatus*, *Tectocepheus velatus sarekensis*; в гнездах: *Ausoribula bloemfonteinensis*, *Transoribates agricola*, *Bipassalozetes bidactylus*, *Coetzeella navalensis*). Описан один новый вид; *Oribatula franklinensis* sp. п. (Oribatulidae) отличается от всех видов рода присутствием длинных нотогастральных поровых полей *Aa*. Представлен идентификационный ключ к известным видам *Oribatula* из Эфиопской области.

Ключевые слова: панцирные клещи, фауны, гнезда термитов, *Oribatula*, систематика, морфология, Эфиопская область

УДК 598.243.5(265.53-17):591.16

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ (AETHIA CRISTATELLA, ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2021 г. Е. Ю. Голубова*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия
*e-mail: elena_golubova@mail.ru
Поступила в редакцию 11.02.2020 г.
После доработки 05.05.2020 г.
Принята к публикации 08.05.2020 г.

Представлены результаты изучения в 1989—2019 гг. биологии размножения большой конюги (Aethia cristatella) на о-ве Талан, расположенном в Тауйской губе Охотского моря, где в начале 1990-х гг. гнездилось около 950 тыс. особей. В последующие годы ее численность сокращалась и в 2016—2017 гг. составила 35-70 тыс. особей. В зависимости от ледовой обстановки сроки начала откладки яиц варьировали с 18 мая по 2 июня, средняя дата за весь период исследования приходится на 22 мая. Вылупление птенцов в разные годы начиналось в период с 19 июня по 7 июля (средняя дата 26 июня). Новорожденные птенцы весили 20-40 г (в среднем 31.4). Максимальный вес птенцов во время пребывания в гнезде варьировал в среднем от 156 до 296 г. Ко времени схода в море их вес снижался в среднем до 134-289 г, при этом ежедневный его прирост составлял в разные годы в среднем от 3.5 до 7.4 г. Молодые птицы, средний возраст которых составлял 30-36 сут, покидали остров в конце июля и в течение августа. Некоторые птенцы достигали моря, успешно слетая со склона, другие же спускались по земле и значительно теряли в весе. Средний вес слетков, пойманных на пути следования к морю, варьировал в разные годы от 109 до 177 г, а вес отдельных особей — от 80 до 270 г. Среди молодых отмечали вполне летных, но, вероятно, не долетевших до водной поверхности птиц с длиной крыла от 120 мм и весом от 180 г. Их доля в благоприятные годы составляла более 60%. В числе других были депрессивные нежизнеспособные особи, зачастую покрытые пухом, с небольшим весом и коротким крылом. В неблагоприятные годы они составляли подавляющее большинство, при этом общее количество встреченных на острове молодых птиц увеличивалось в разы. Успех размножения варьировал от 0 до 90.6% (в среднем 35.6), успех инкубации — от 0 до 95% (в среднем 66.1), успех птенцового периода — от 0 до 96.7% (в среднем 44.5). Показатели успеха гнездования заметно снизились с 2007 г., а с 2014 г. стали регулярно "нулевыми". Основным фактором, определяющим успех размножения больших конюг, является доступность и обилие их кормовой базы в Тауйской губе. В последние годы ее состояние заметно ухудшилось, вследствие климатических и гидрологических изменений в северной части Охотского моря. Из наземных и пернатых хищников, причастных к гибели взрослых конюг, птенцов, кладок и слетков, на острове обитают сапсан, белоплечий орлан, ворон, тихоокеанская чайка, горностай, лисица и три вида полевок. Наиболее ощутимый ущерб популяции причиняет сапсан, в составе питания которого конюга составляет 30— 60% от всех добываемых в течение сезона птиц.

Ключевые слова: большая конюга, *Aethia cristatella*, численность, фенология, успех размножения, вес слетков, хищничество, о-в Талан, Охотское море

DOI: 10.31857/S004451342104005X

Большая конюга (Aethia cristatella (Pallas 1769)) — один из наиболее многочисленных обитателей Северной Пацифики. Общая ее численность оценивается разными авторами от 6 до 8.200 млн особей (Del Hoyo et al., 1996; Gaston, Jones, 1998; Jones, 1993; Шунтов, 1998). Из них около 3 млн особей обитает на 39 вулканических островах Берингова моря и в заливе Аляска. Самые крупные колонии расположены на островах Св. Лаврентия (более 1 млн особей), Киска (360 тыс. особей),

Булдырь (280 тыс. особей), Малый Диомид (219 тыс. особей) и Горелый (186 тыс. особей) (NPSCD, 2013).

В азиатской части ареала эти птицы гнездятся на восточном и южном побережьях Чукотского пова. На севере, согласно данным Портенко (1973), этот вид не проникал далее мыса Инчоун, где и предположительно гнездился. Есть данные (Головкин, Флинт, 1975; Велижанин, 1978) о существовании небольших колоний у мыса Сердце-

Камень. Однако более поздние сведения этого не подтверждают (Кондратьев, 1986; Konyukhov et al., 1998; Н.Б. Конюхов, С.П. Харитонов, А.А. Кочнев, личное сообщение). Птиц видели на воде, но среди них могли быть как неразмножающиеся кочующие особи, так и прилетающие с ближайших крупных колоний, расположенных в Беринговом море — о-в Ратманова (Большой Диомид) и о-в Крузенштерна (Малый Диомид). Большие конюги вместе с конюгами-крошками в большом количестве появляются в середине октября у о-ва Колючин, западнее мыса Сердце-Камень (А.А. Кочнев, личное сообщение). Одиночных птиц встречали также у мыса Шмидта, в акваториях островов Врангеля и Геральда, где они также никогда не гнездились (Портенко, 1973: Н.Б. Конюхов, личное сообщение). Далее по восточному побережью большая конюга возможно гнездилась или гнездится в окрестностях мыса Дежнева (Портенко, 1973). Одиночную птицу отмечали также в Мечигменском заливе, на мысе Халюсткина в 1984 г. (Н.Б. Конюхов, С.П. Харитонов, личное сообщение). Достаточно плотно и крупными колониями вид гнездится на южном побережье полуострова, в окрестностях бухты Провидения, в частности на мысах Ягночымло, Улахпэн, Имтук, Лысая Голова и Кекилин (Konyukhov et al., 1998).

Южнее, вдоль побережья Берингова моря и Тихого океана, колонии этого вида расположены на островах Верхотурова, Командорских (Арий Камень, Медный), а также на островах в средней части Большой Курильской гряды — Экарма, Чиринкотан, Райкоке, Матуа, Топорковый, Расшуа, Ушишир, Симушир, Черные Братья (Вяткин, 1986; 2000; 2016; Карташев, 1961; 1979; Артюхин, 1990; 1999; Артюхин и др., 2001; Кленова, Шиенок, 2012; Зеленская, 2001).

В Охотском море ее колонии расположены на островах Ямского архипелага, а также на островах Талан, Ионы, Сахалин и Тюлений (Харитонов, 1975; 1980; Нечаев, 1986; Трухин, Кузин, 1996; Трухин, 2006; 2016; Велижанин, 1975; 1978; Кондратьев и др., 1993; Зеленская, 2009). Сообщалось (Дулькейт, Шулькин, 1937; Велижанин, 1978) о предположительном гнездовании конюги на островах Шантарского архипелага и, в частности, на о-ве Меньшикова ("несколько тысяч конюг"), однако последующие исследования (Дементьев, 1951; Иванов и др., 1953; Козлова, 1957; Росляков, 1986; Росляков, Росляков, 1996) этого не подтвердили. Совсем недавно было доказано (Ю.А. Артюхин, личное сообщение) существование колоний этих птиц в Пенжинской губе, на что указывал ранее Яхонтов (1974; 1979).

Сведения о численности большой конюги в разных колониях базируются, главным образом, на данных конца 1980-х и начала 1990-х гг., и в ря-

де публикаций этого периода отмечалось ее увеличение. В эти годы возросла популяция конюг на южном побережье Чукотки, в частности на мысах Ягночымло (с 500-600 тыс. особей в 1987 г. до 1 млн. особей в 1990 г.) и Улахпэн (90-100 тыс. особей в 1985-1987 гг.), Имтук (20 тыс. особей в 1985—1987 гг.). Лысая Головка (30—40 тыс. особей). На о-ве Ратманова ее численность в 1991 г. составляла около 1 млн особей (Конюхов, 1991; Зубакин и др., 1992; Konyukhov et al., 1998; Конюхов, 1990; 1991; 2016; 2016а). На о-ве Верхотурова популяция большой конюги в 1975 г. оценивалась в 6 тыс. пар, в 1994 г. – 12 тыс. пар. Увеличение численности птиц напрямую связывается с отсутствием на острове наземных хищников (песца и горностая) в течение последних 10-15 лет (Вяткин. 1986: 2000: 2016). Практически на порядок возросло количество конюг на о-ве Арий Камень с 10 пар в 1960 г. до 100 пар в 1989 г. и 150 особей в 2000 г. (Карташев, 1979; Артюхин, 1990; 1999; Зеленская, 2001). На о-ве Медный этот вид в небольшом числе был отмечен в 1960 и 1994 гг. (20 пар), но достоверный факт ее гнездования был установлен только в 2012 г., при этом численность птиц остается по-прежнему невысокой как минимум 40 особей у северной оконечности мыса Черный (Карташев, 1961; Артюхин, 1999; 1999а; Кленова, Шиенок, 2012). На островах Курильской гряды общая численность большой конюги в 2000 г. была оценена, как минимум, в 450 тыс. особей (Артюхин и др., 2001). При этом авторы не исключали недоучеты и допускали их реальную численность в несколько миллионов. В результате последующих учетов в 2003 и 2009 гг. (Артюхин, 2003; 2016) было установлено, что на островах гнездится более 950 тыс. особей большой конюги, из которых как минимум 900 тыс. обитают на островах Чиринкотан. Матуа и Янкича. Эти данные превышают результаты учетов в 1963 г. (Велижанин, 1971) и 2000 г., но как считает автор (Артюхин, 2016), "это лишь следствие несовершенства использованных методов учета". На о-ве Сахалин гнездование большой конюги установлено на мысе Терпения, где в 1981 г. было учтено 0.8—1.0 тыс. пар птиц (Heчаев, 1986). Ha oве Тюлений гнездование большой конюги известно с 1988 г., а согласно учетам 1989 г. здесь гнездилось не менее 600 пар птиц. В дальнейшем ее численность возросла и в 1990-1994 гг. составила 1.0-1.5 тыс. пар. При этом птицы использовали для гнездования подвалы домов, что совсем несвойственно этому виду. К началу 2000-х гг. в результате их обрушения и сноса численность вида снизилась в 2 раза и составила 700-800 особей (Трухин, Кузин, 1996; Трухин, 2006; 2016). На ове Ионы численность большой конюги оценивалась в 1974 и 2009 гг. Результаты этих исследований оказались достаточно сопоставимыми – 7 и 9 тыс. особей, соответственно (Харитонов, 1975;

1980; Андреев и др., 2012). На о-ве Матыкиль учеты птиц были неоднократными: в 1974 г. ее численность составляла более 220 тыс. особей, в 1984 г. – около 350 тыс. особей, в 1988 г. – от 600 тыс. до 1 млн особей, в 2006 г. – 1760.8 тыс. особей (Велижанин, 1975; 1978; Кондратьев и др., 1993; Зеленская, 2009). На островах Атыкан и Баран в 1974 г. ее численность оценивалась в 30 тыс. и 2 тыс. особей соответственно (Велижанин. 1975: 1978). Много позднее, в 2016 г., конюг отмечали как гнездящимися здесь, но учеты не проводили (Зеленская, 2018). На о-ве Хатемалью этот вид ранее не отмечался вовсе, но по результатам исследований Зеленской (2018) здесь, вероятно, гнездится порядка 100 особей. Из-за различий в методах учета судить о динамике численности птиц на Ямских о-вах не представляется возможным.

В настоящем сообщении мы рассматриваем некоторые аспекты гнездовой биологии большой конюги, обитающей на о-ве Талан (59°18′ с.ш., 149°04′ в.д.). Этот вид является важным компонентом биологического разнообразия и индикатором морских экосистем северной части Охотского моря, численность которого в последние годы стремительно сокращается (Кондратьев и др., 1992; Андреев и др., 2010; Андреев, Голубова, 2019). Остров Талан является единственной точкой в российских дальневосточных морях, где ведется долговременный мониторинг численности, фенологии размножения и продуктивности этого вида. Ежегодные исследования различных аспектов биологии размножения большой конюги проводятся также на островах Св. Лаврентия и Алеутских (Булдырь, Киска, Касаточий) и благодаря этому мы имеем возможность сопоставлять и обобщать результаты, полученные в разных участках гнездового ареала данного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Биологию размножения большой конюги изучали в 1989—1993 гг. в период с 7 мая по 14 сентября и в 1999—2012, 2014—2019 гг. с 1 июня по 2 сентября на о-ве Талан, расположенном в Тауйской губе Охотского моря (рис. 1). Данные за 1987—1988, 1994, 1996 и 2013 гг. были получены из опубликованных источников (Kitaysky, 1996; Перемитин, 1999; 1999а; Кленова, Бахтурина, 2014) и архивных материалов лаборатории орнитологии ИБПС ДВО РАН.

Наблюдения за птицами проводились на склонах западной и северной экспозиции, где ежегодно и целенаправленно осматривались места, подходящие для гнездования этого вида. Поиск новых и осмотр известных с предыдущего года гнездовых камер осуществляли по возможности каждые 2 дня и после того, как активность взрослых птиц на склонах острова заканчивалась. Гнезда, в которых были обнаружены кладки, сно-

ва проверяли только накануне вылупления птенцов и в дальнейшем с регулярностью одного раза в 1-2 недели. В период схода молодых птиц в море гнезда проверяли как можно чаще. В результате этого были определены сроки откладки яиц, вылупления и схода птенцов, а также различные параметры продуктивности вида. Поскольку сроки заезда исследователей на остров в большинстве случаев совпадали с периодом насиживания яиц у больших конюг, дату появления в гнездах кладки рассчитывали косвенным путем, исходя из сроков вылупления птенцов и длительности инкубации, в норме равной 35 сут (Кондратьев и др., 1992). За весь период исследований под наблюдением находилось 1487 гнезда. До 2007 г. величина изученной выборки составляла 60-100 гнезд за сезон. В последующие годы она снизилась до 15-25 гнезд. После 2015 г. поиск доступных для наблюдений "поверхностных" гнезд стал затруднительным в связи с сокращением численности птиц, а многие из ранее известных гнезд не заселяются уже многие годы.

В 1999-2004, 2006-2009, 2014 и 2018 гг. для периодов откладки яиц и вылупления птенцов вычисляли медиану — это установленная дата, когда количество яиц или птенцов на участке было больше или равно 50% от общего числа отложенных. Успех размножения большой конюги оценивали по отношению числа покинувших гнезда птенцов к числу отложенных яиц; выживаемость птенцов - по отношению числа молодых птиц, доживших до схода на море, к числу вылупившихся птенцов; успех инкубации - по отношению числа вылупившихся птенцов к числу отложенных яиц. Большая конюга гнездится чаще всего плотными скоплениями и в глубоких недоступных для хищников каменных осыпях. В таких участках показатели успеха размножения птиц, как правило, достаточно высоки (Bedard, 1969; Sealy, 1968; Piatt et al., 1990). На о-ве Талан мы осматривали, в основном, наиболее доступные, "поверхностно" расположенные гнезда, кладки и птенцы в которых в первую очередь подвергаются воздействию хищников. В связи с этим, приведенные нами показатели гибели кладок и птенцов, возможно, не отражали общую ситуацию на острове, а общий успех размножения мог быть несколько занижен.

Динамику роста птенцов изучали в 1999—2006 гг. В качестве показателя использовали вес птенцов, который измеряли каждые 2 дня с момента их вылупления и до схода в море. Для получения сравнимых данных птенцов взвешивали в одинаковое время суток (Burger, 1988) и при отсутствии у них корма. Если птицы оказывались накормленными, их взвешивали позднее в этот же день или на следующий. Во время дождей гнезда не посещали, поэтому интервалы между взвешиванием в такие периоды увеличивались. Прирост веса рас-

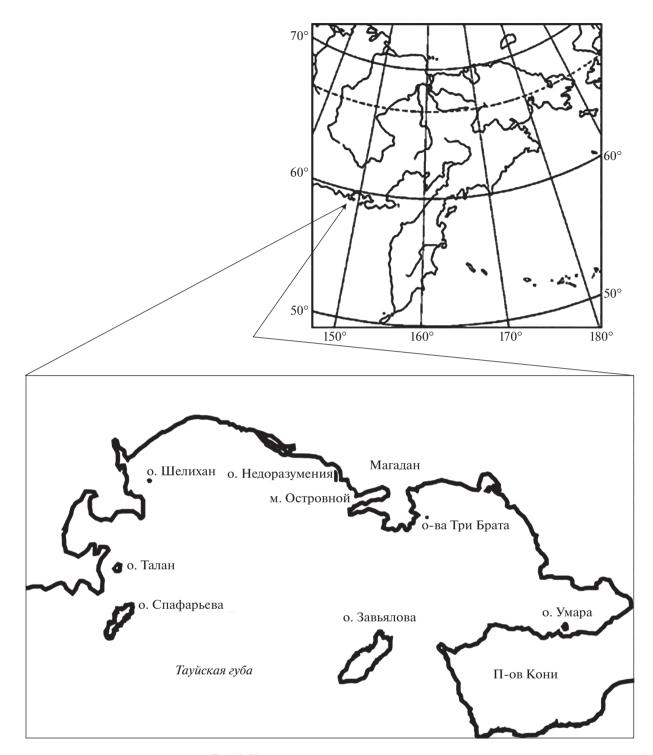


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

считывали по отношению массы тела птенца к его возрасту. В качестве показателя массы брали разницу между весом птенца накануне выхода из гнезда и в момент вылупления. Если вес новорожденного птенца известен не был, использовали средний показатель, полученный для птенцов из других гнезд. Всего под наблюдением находи-

лось 70 птенцов. Частоту кормления изучали в 1999 (19.07—7.08) и 2000 гг. (10.07—8.08) путем взвешивания птенцов каждые два часа с 6:00 до 24:00. Под наблюдением находилось 10 и 8 гнезд, соответственно.

В ходе исследований измеряли и взвешивали доступные для наблюдателя яйца конюг, случай-

но найденных живых и погибших от хищников взрослых птиц или их останки (головы, крылья), а в конце сезона размножения — живых и мертвых сходящих в море молодых птиц, обнаруженных на территории острова. Причины гибели яиц и стадии развития в них эмбрионов устанавливали по окончании сезона размножения, разбивая яйца. Причины гибели взрослых птиц определяли по характеру повреждений, выясняли по возможности пол, а также их гнездовой статус по наличию на теле наседных пятен.

В 2017—2019 гг. для оценки влияния хищников на популяцию большой конюги регулярно осматривали полосу пляжа у западного склона острова длиной около 500 м. Во время каждого маршрута учитывали погибших птиц или их останки (тушки, части тела, перья, крылья), после чего все это удаляли с пляжа во избежание повторного учета в последующие дни. В 2017 г. эти работы проводили в период с 12.07 по 4.08, в 2018 — с 8.06 по 22.08, в 2019 г. — с 9.06 по 22.08.

Линейные промеры и взвешивания яиц и птиц были выполнены с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0.1 мм и весов "Pesola" — до 1 г. В тексте и таблицах средние величины приведены как среднее \pm SE (стандартная ошибка). В табл. № 1 эти данные представлены таким же образом, как и в приведенных здесь же литературных источниках — среднее \pm SD (стандартное отклонение). Все расчеты выполнены в программе "Excel" с использованием описательной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика местообитаний и динамика численности

Остров Талан представляет собой горный останец, высота которого в разных участках варьирует от 180 до 220 м. Склоны южной и восточной экспозиций преимущественно скалистые, и круто обрываются в море. С западной стороны он менее крут и отделен от моря узким каменистым пляжем. Северный склон острова наиболее пологий и постепенно переходит в морскую террасу высотой 3—6 м над ур. м., шириной 150—200 м, окаймленную береговым каменистым валом и пляжем с нагромождениями плавника.

Большая конюга гнездится по всему периметру и высотному профилю острова, используя при этом естественные укрытия в различных биотопах. Наиболее высока плотность гнездования птиц в крупноглыбовых россыпях на северных и западных участках острова. В таких местах гнездовые камеры птиц чаще всего располагаются глубоко в камнях и практически не просматриваются. Здесь большая конюга образует совместные колонии с многочисленной ипаткой (*Fratercula*

corniculata) и относительно редким топорком (Lunda cirrhata). В меньшем количестве птицы заселяют мелкоглыбистые осыпи, а также задернованные участки по периферии осыпей и склоновые кочкарники, покрытые зарослями вейника Лангсдорфа (Calamagrostis langsdorfii), где находятся основные гнездовья старика (Synthliboramphus antiquus), белобрюшки (Aethia psittacula) и топорка. Гнезда конюг в этих участках острова располагаются неглубоко, а иногда у самой поверхности. В начале 1990-х гг., например, плотность гнездования вида в таких участках составляла 0.5, 0.125 и 0.035 гнезд/м², соответственно (Китайский, 1991). На склонах южной и восточной экспозиции некоторые птицы устраивают гнезда в расщелинах скал, но преимущественно селятся на крупноглыбовых осыпях в предвершинных участках острова и в завалах камней у подножия скал и бухт.

В соответствии с зонами высокой концентрации гнездовий большой конюги в начале 1990-х гг. на острове условно выделяли три больших "центра" воздушной активности птиц во время утреннего и вечернего роений — это западный, южный и восточный. "Западный" объединял порядка 30% островной популяции конюг, "южный" – не более 25% от численности птиц западного склона, а "восточный" - не менее чем в два раза превосходил сообщества западного склона. Хотя плотность гнездования птиц на восточном склоне была заметно ниже, площадь охватываемых роением склонов более чем в три раза превосходила таковые на западной оконечности острова. В эти годы численность большой конюги оценивалась в 950-1200 тыс. особей (Кондратьев и др., 1992а). С начала 2000-х годов численность птиц сокращалась и к моменту проведенных в 2008 г. учетов она составила 260-300 тыс. особей (Андреев и др., 2010). На фоне общего снижения численности большой конюги очаги относительно высокой концентрации птиц на южном и западном участках острова по-прежнему сохранялись, однако их количество заметно убыло в "восточном центре роения". В последующие годы численность большой конюги на о-ве Талан продолжала падать и в 2016-2017 гг. она составляла 35-70 тыс. особей (Андреев, Голубова, 2019). При этом "южный центр роения" практически полностью распался, а с восточной стороны острова осталось всего несколько тысяч птиц. В настоящее время основная масса птиц гнездится на западном и северном склонах острова.

Морфологическое описание взрослых птиц

Половой диморфизм большой конюги хорошо виден на многих морфометрических параметрах. Самцы, как правило, тяжелее и имеют большую длину крыла, длину и высоту клюва (Jones, 1993;

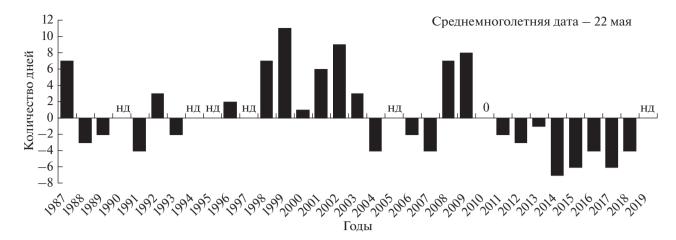


Рис. 2. Ежегодные отклонения от среднемноголетнего значения сроков начала откладки яиц у большой конюги на острове Талан (нд — нет данных).

Конюхов, 1990; 1993; Gaston, Jones, 1998). Эти различия достаточно очевидны в представленной сводной таблице данных, собранных нами и другими исследователями на о-ве Талан (табл. 1). Статистическая достоверность этих различий была показана ранее на птицах с о-ва Талан и других регионов тихоокеанского побережья (Кленова и др., 2012; Пшеничникова и др., 2014; Pshenichnikova et al., 2015). При этом наиболее значимыми оказались такие параметры, как высота клюва, вес и длина крыла. Согласно данным Кленовой с соавторами (Кленова и др., 2012) одной лишь высоты клюва оказалось достаточно, чтобы классифицировать особей по полу с 94.3% надежностью. В начале сезона размножения птицы имеют яркую украшающую орнаментацию. На клюве развиваются четыре роговые пластины оранжевого цвета, на лбу – загибающийся вперед хохол, а по бокам головы – аурикулярные косицы из удлиненных белых перышек, которые тянутся от глаза назад. Выраженность орнамента практически идентична у самцов и самок, но с возрастом длина хохла, аурикулярных косиц и риктального щитка клюва заметно увеличиваются (Jones et al., 2000; Кленова и др., 2012; Пшеничникова и др., 2014; Pshenichnikova et al., 2015). Существенных различий в длине цевки и хвоста также не обнаружено, в то же время длина хохла и косиц являются отличительными признаками полового диморфизма конюг на о-ве Св. Лаврентия (Конюхов, 1993; Jones, 1993a).

Вес большой конюги варьирует между колониями, год от года, в течение сезона и суток и в зависимости от гнездового статуса птиц (Конюхов, 1990; Jones, 1993; Gaston, Jones, 1998). На о-ве Талан вес птиц в период размножения был несколько выше в конце 1980-х и в начале 1990-х гг., чем в последующие годы (табл. 1). По сравнению с колониями Берингова моря и тихоокеанского по-

бережья, птицы здесь оказались крупнее и имели большую длину крыла и высоту клюва (Пшеничникова и др., 2014). Учитывая (Walsh et al., 2005; Pshenichnikova et al., 2015) генетическую гомогенность птиц в пределах ареала, различия морфометрических параметров могут быть связаны с возрастным составом популяции и экологическими особенностями вблизи гнездовых колоний.

Биология размножения

Фенология. Массовый прилет большой конюги на о-в Талан происходит в конце апреля в первых числах мая. В 1987 г. птицы появились 29.04, в 1998 г. -26.04, а в 2003 г. их отмечали уже 21.04 (Кондратьев и др., 1992; Утехина, 1999; наши данные). В 1988-2013 гг. сроки появления первых кладок варьировали между 18.05 в 1991 г. и 2.06. в 1999 г., а самые поздние в сезоне были отмечены в середине или в конце июня (14–28.06). В последующие годы откладка яиц заканчивалась уже в конце первой декаде июня, при этом сроки начала гнездования птиц в этот период были стабильно ранними (15–18.05) (рис. 2). В соответствии с известными датами прилета конюг в 1987, 1998 и 2003 гг. предгнездовой период (отрезок времени с момента появлением первых птиц на острове до начала откладки яиц) большой конюги составлял в эти годы 30-35 дней. Средняя дата начала яйцекладки в 1987-2019 гг. приходилась на 22 мая. В ранние по срокам размножения годы медиана периода откладки яиц варьировала между 27 и 30 мая, а в поздние сезоны она приходилась на 4-11 июня.

В кладке содержится одно яйцо. Его длина по нашим данным варьировала от 49.15 до 60.0 мм (в среднем 55.45 ± 0.29 , n = 58), ширина — от 32.2 до 39.2 мм (в среднем 37.20 ± 0.15 , n = 58). Согласно данным Перемитина (1999) размеры яйца

Таблица 1. Морфометрические параметры большой конюги с острова Талан

Показатель	Среднее	SD	n	min-max	Годы	Источник
	or again			амцы		
Dag 7	275.7	26.4	27	210—320	1997–2019	Полима оптово
Вес, г	273.7	20.4	109	210-320	2008-2019	Данные автора Кленова и др., 2012
	293		70	236–355	1987—1992	Кленова и др., 2012 Кондратьев и др., 1992
Длина крыла, мм	144.9	4.7	35	134–155	1997–2019	Данные автора
длина крыла, мм	144.9	3.6	109	134-133	2008-2019	Кленова и др., 2012
Пинио упосто ми	42	3.9	34	35-52	1997–2019	Данные автора
Длина хвоста, мм						* * * * * * * * * * * * * * * * * * * *
Длина цевки, мм	27.8 29.9	1.5 5.9	33 109	24.1-31.2	1997–2019 2008–2010	Данные автора
п				10.4.14.2		Кленова и др., 2012
Длина клюва, мм	12.3 12.4	0.9	31 109	10.4-14.3	1997–2019	Данные автора
<u> </u>		0.6		- 11 1 12 0	2008-2010	Кленова и др., 2012
Высота клюва, мм	12.3	0.8	12	11.1-13.8	1997-2019	Данные автора
	12.6	0.6	109	_	2008-2010	Кленова и др., 2012
Длина косицы, мм	39.7	5.7	109	_	2008-2010	Кленова и др., 2012
	1 .			Самки	T	T
Вес, г	268.4	31.4	26	205-340	1997-2019	Данные автора
	268	21	101	-	2008-2010	Кленова и др., 2012
	276		84	222-350	1987—1992	Кондратьев и др., 1992
Длина крыла, мм	144	5.1	30	132-154	1997-2019	Данные автора
	141.9	3.5	101	_	2008-2010	Кленова и др., 2012
Длина хвоста, мм	40.8	3.7	28	36-53	1997-2019	Данные автора
Длина цевки, мм	27.2	1.2	29	24.2-29.3	1997-2019	Данные автора
	28.6	1.1	101	_	2008-2010	Кленова и др., 2012
Длина клюва, мм	11.6	0.7	28	10.1-13.1	1997-2019	Данные автора
	11.9	0.6	101	_	2008-2010	Кленова и др., 2012
Высота клюва, мм	10.9	0.4	18	10.1-11.8	1997-2019	Данные автора
	10.7	0.6	101	_	2008-2010	Кленова и др., 2012
Длина косицы, мм	37.7	5.5	101	_	2008-2010	Кленова и др., 2012
			Самці	ы + самки		•
Вес, г	270.9	29.3	55	205-340	1997-2019	Данные автора
	276	23	221	_	2008-2011	Pshenichnikova et al., 2015
	301.3	22.2	110	238-364	1993	Архив лаборатории
	279.9	20.2	119	236-326	1988	Архив лаборатории
	283.4	26.8	77	214-356	1989	Архив лаборатории
Длина крыла, мм	144.6	4.7	71	132-155	1997-2019	Данные автора
	143.7	3.8	221	_	2008-2011	Pshenichnikova et al., 2015
	140.6	4.2	94	132-153	1993	Архив лаборатории
Длина хвоста, мм	41.5	3.8	66	35-53	1997-2019	Данные автора
Длина цевки, мм	27.5	1.4	66	24.1-31.2	1997-2019	Данные автора
	28.9	1.5	94	25.5-33.6	1993	Архив лаборатории
Длина клюва, мм	11.9	0.9	69	10.1-14.3	1997-2019	Данные автора
	12.2	0.7	221	_	2008-2011	Pshenichnikova et al., 2015
	12.6	0.9	94	10.5-15	1993	Архив лаборатории
Высота клюва, мм	11.4	1.1	39	9.8-14.4	1997-2019	Данные автора
	11.7	1.1	221	_	2008-2011	Pshenichnikova et al., 2015
	12.9	1.2	94	10.5-15.4	1993	Архив лаборатории
Длина хохла, мм	38.8	5.6	221		2008-2011	Pshenichnikova et al., 2015
Длина косицы, мм	27.5	4.1	221	_	2008-2011	Pshenichnikova et al., 2015
<u></u>	l		L	1	1	

Примечание. Прочерк — нет данных.

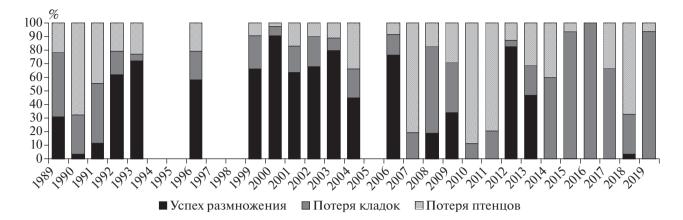


Рис. 3. Продуктивность большой конюги на острове Талан в 1989—2019 годах.

 $52.1-59.2 \times 36.2-38.1$ мм (в среднем $56.1 \pm 1.01 \times 36.8 \pm 0.29$, n=6), а масса свежеотложенного — 32.1-40.3 (в среднем 36.9 ± 1.05 , n=6). Исследования (Кондратьев и др., 1992; Кондратьев, 1993) на о-ве Талан показали, что режимы обогрева яиц у разных пар конюг сильно различаются. В некоторых случаях птицы оставляли гнезда на несколько суток, после чего насиживание возобновлялось. Поэтому продолжительность периода инкубации варьирует в широких пределах — от 35 сут в нормальных условиях до 42, в случае его прерывания.

В зависимости от сроков начала откладки яиц вылупление птенцов начиналось 19.06 в 2014 г. и 7.07 в 1999 г. В некоторые годы поздних новорожденных птенцов отмечали еще в конце июля и в начале августа. Среднемноголетняя дата начала вылупления — 26 июня. В годы с ранним гнездованием медиана периода вылупления птенцов приходилась на 29.06—4.07, в другие сезоны — в период с 9 по 16.07.

На протяжении ряда лет сход молодых птиц в море начинался обычно в конце июля или в начале августа и продолжался до конца августа. В поздние сезоны первых слетков наблюдали только в конце первой декады августа. В 1990 г. на острове сошли единичные птицы из гнезд с поздними кладками, которых стали отмечать только с 17—19 августа. В 2007, 2010—2011, 2014—2015, и в 2017, 2019 гг. сходящих молодых птиц не наблюдали вовсе, поскольку все они погибали в гнездах на разных стадиях роста, а в 2016 г. в гнездах конюг птенцов не было вовсе, поскольку все кладки были брошены до начала их вылупления.

По мере схода в море молодых птиц происходит постепенный отлет взрослых особей с острова, что в нормальные по репродуктивным показателям годы продолжалось до конца августа. При отсутствии птенцов взрослые конюги начинали покидать остров в начале июля и, как правило, к

концу второй декады июля или к началу августа их уже не отмечали.

Продуктивность. Успех размножения большой конюги варьировал от 0 до 90.6% и в среднем за весь период наблюдений составил 35.64 ± 5.96 (n = 29), успех инкубации — от 0 до 95% (в среднем 66.13 ± 5.44 , n = 26), успех птенцового периода — от 0 до 96.7% (в среднем 44.47 \pm 7.46, n = 26) (табл. 2). В конце 80-х и в течение 90-х гг. успех размножения птиц колебался в достаточно широких пределах от 4.2 до 72.2% и в среднем составил 39.56%. В 1999-2006 гг. он был стабильным и относительно высоким — в среднем 70.01% — и варьировал от 45.59 до 90.62%. В последующие годы этот показатель заметно снизился и в среднем составил 14.43%. За исключением 2012 г., когда успех размножения составил 82.5%, он варьировал от 0 до 47.4%. С 2014 г. сезоны с "нулевыми" показателями успеха размножения стали регулярными.

Брошенные птицами яйца мы отмечали практически ежегодно (рис. 3). Их количество варьировало от 5 до 100% в разные годы. Среди них встречались как насиженные яйца, так и к насиживанию которых птицы не приступали. При этом доля последних была всегда значительно ниже, по сравнению с тем количеством яиц, в которых находились погибшие на различных стадиях развития эмбрионы (табл. 2). Из общей выборки гнезд на долю неоплодотворенных яиц приходилось от 1.4 до 10.5% всех отложенных яиц, при этом "болтуны" насиживались птицами на протяжении всего инкубационного периода. В редких случаях (от 1.2 до 1.5% от всех отложенных яиц) кладка погибала при повреждении гнездовой камеры в результате обвалов осыпей. В некоторых гнездах брошенные яйца исчезали или их находили частично съеденными, что было связано с деятельностью наземных и пернатых хищников (см. раздел "Хищничество") или терялись где-то в норе.

Таблица 2. Показатели продуктивности большой конюги на контрольных площадках острова Талан в 1987—2019 годах

Показатель 87 88 9 9 0 91 92 93 94 96 96 00 01 02 03 04 06 07 08 09 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10		racinga z. Honasarezh npegyntnanern cenamen na	41.	2		3	22.1] ،		Ī	ľ	Ĭ	۱,				Ī									
Всето пчезд 55 50 60 71 100 82 79 190 19 77 64 53 59 64 68 71 70 57 38 34 53 Всето пчезд Брошены, предветания пре		Показатель		88	68	90	91	92	93	94	96	66	00	01	02	03	04	90	07	80	60	10	=======================================	12	13	14	15	16	17	18	19
Вресто потибших яни. — 1 2 3 2 3 4 1 4 1 1 1 1 4 1 4 1 1 1 1 4 1 4 1 4 1 4 1 1 1 4 4 1 Врошени. — 2 18 3 7 4 — 2 18 4 6 11 5 14 10 4 1 4 6 11 6 1		Всего гнезд		50	09	71	100	82	79		19	77	64	53	59	64	89	71	70	57	38	34	53	40	19	25	15	15	24	24	16
Брошены, насиженные		Всего погибших яиц	I	ı	28	20	44	14		-1	4	19	4	10	13	9	14	10	14	36	14	4	11	7	4	10	14	15	16	7	15
Poucherha, Same companies Same com		Причины гибели:																													
Pachachelia, Pach		Брошены, ненасиженные			3	2	6	7	0		7	-	0	0	2		0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
из них: но них: <		Брошены, насиженные	1	ı	25	18	35			ı	7	18	4	9	11	5	41	10	41	34	4	4	11	2	4	10	41	15	16	7	15
"болтун" 1 1 0 0 1 1 0 1 1 0 0 1 1 0 1 0 1 0		из них:																													
Обвалтинала — <t< td=""><td></td><td>"болтун"</td><td>_ </td><td></td><td>3</td><td>1</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>I</td><td>7</td><td>_</td><td></td><td>0</td><td></td><td>2</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>-</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td></t<>		"болтун"	_		3	1	0	0		I	7	_		0		2	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Беспокойство – 1 6 0 0 0 0 1 0 <		Обвал гнезда	ı	-	0	0	0	0		1	0	_	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Исчезии 1 16 4 0 0 1 - 1 0 0 0 1 - 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0		Беспокойство	I	1	0	0	0	0	0	-1	0	0	_	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Съедено полевками — — — — — — — — — — — — — — — — — — —		Исчезли			16	4	0	0	1	1	0	9	7	4	2	T	2	0	∞	9	7	3	0	1	0	5	5	2	∞	9	0
Becto Bellyminology		Съедено полевками	1	-	7	9	10	6	1	1	1	-	0	0	1	0	0	0	7	4	0	0	I	0	0	1	0		1	0	0
- - - - - 4 7 2 9 6 7 23 6 56 10 11 30 42 - - - 4 7 2 9 6 7 11 1 8 25 34 - - 9 9 0 7 11 0 7 1 15 6 10 6 33 7 8 25 34 - - 9 9 0 7 11 0 2 2 1 13 0 3		Всего вылупилось птенцов	1_	I	32	51	99	89		I	15	58	09	43	46	58	54	09	99	21	24	30	42	38	15	15	1	0	∞	17	-
- - 4 39 44 10 7 - 2 4 0 7 1 6 10 6 33 7 8 25 34 - - 9 9 0 7 11 - 1 0 2 2 1 13 0 3 3 3 5 8 - - 0	. ,	Всего погибших птенцов	1	I	13	48	44	17	18		4	۲	7	6	9	7	23	9	56	10	11	30	42	2	9	15	1	0	∞	16	-
- - 4 39 44 10 7 - 2 4 0 7 1 6 10 6 33 7 8 25 34 - - 9 9 0 7 11 - 1 6 2 2 1 13 0 3 3 3 3 3 8 8 8 8 9 9 9 9 0		Причины гибели:																													
- - 9 9 0 7 11 - 1 13 2 2 1 13 0 23 3 3 3 3 3 8 8 8 3 4 13 0 <td></td> <td>Голодание (погибли в гнезде)</td> <td></td> <td>I</td> <td>4</td> <td>39</td> <td>44</td> <td>10</td> <td></td> <td>1</td> <td>7</td> <td>4</td> <td>0</td> <td>7</td> <td><u> </u></td> <td>9</td> <td>10</td> <td>9</td> <td>33</td> <td>7</td> <td><u></u></td> <td>25</td> <td>34</td> <td>5</td> <td>9</td> <td>15</td> <td>1</td> <td>0</td> <td>7</td> <td>10</td> <td>-</td>		Голодание (погибли в гнезде)		I	4	39	44	10		1	7	4	0	7	<u> </u>	9	10	9	33	7	<u></u>	25	34	5	9	15	1	0	7	10	-
- - 0 0 0 0 1 0		Исчезли (ранний сход)	1_	I	6	6	0		11	ı	-	0	7	7	2		13	0	23	3	8	5	∞	0	0	0	0	0		9	0
- - 0		Убиты	I	-	0	0	0	0	0	1		3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B - 0 - 19 3 12 51 57 - 11 51 58 34 40 51 31 54 0 11 13 0 0 53.3 71.8 56 82.9 94.9 - 78.9 75.3 93.7 81.1 77.9 90.6 77.9 84.5 80 36.8 63.6 88.2 79.2 59.4 5.9 21.4 75 76 - 73.3 87.9 96.7 79.1 86.9 87.9 57.6 90 0 52.4 54.2 0 0	•	Беспокойство	- 1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
- - 53.3 71.8 56 82.9 94.9 - 78.9 75.3 93.7 81.1 77.9 90.6 79.4 84.5 80 36.8 63.6 88.2 79.2 - - 59.4 5.9 21.4 75 76 - 73.3 87.9 96.7 79.1 86.9 87.9 57.6 90 0 52.4 54.2 0 0		Всего сошло птенцов	I	ı	19	3	12	51	57	ı	Ξ	51	58	34	40	51	31	54	0	=	13	0	0	33	6	0	0	0	0	_	0
сенцового — 59.4 5.9 21.4 75 76 — 73.3 87.9 96.7 79.1 86.9 87.9 57.6 90 0 52.4 54.2 0 0		Успех инкубации, %	ı		53.3	71.8	99	82.9	94.9	I	78.9	75.3	93.7	81.1	77.9	90.6	79.4	84.5		36.8	63.6	88.2	79.2		78.9	09	6.7	0	33.3	70.8	6.2
		Успех птенцового периода, %	1	1	59.4		21.4		92	I	73.3		96.7	79.1	86.9	87.9	57.6	06		52.4	54	0		8.98	09	0	0	0	0	5.9	0
63 45 31.7 4.2 12 62.2 72.1 8 57.8 66.2 90.6 64.1 67.8 79.7 45.6 76 0 19.3 34.2 0 0 82.		Успех	63	45	31.7	4.2	12	62.2	72.1	∞	57.8		9.06	64.1	67.8	7.67	45.6	92		.3	34	0		5.	47.4	0	0	0	0	4.2	0
размножения, %	- 1	размножения, %		\exists																											

Примечания. 1987—1988, 1994 гг. — данные Китайского (Kitaysky, 1996); 1996 г. — данные Перемитина (1999); 2013 г. — данные Кленовой (Кленова, Бахтурина, 2014); в 1995, 1997—1998, 2005 гг. данные отсутствуют. Прочерк — нет данных.

Таблица 3. Весовые (г) и возрастные (сут) параметры (среднее \pm *SE* (min-max; n)) птенцов большой конюги на различных этапах гнездового периода

Год		Bec		Возраст накануне	Прирост веса,
ТОД	новорожденных	максимальный	накануне схода в море	схода в море	г/сут
1996 ¹	_	_	183 ± 16.58 $(120-246; 8)$	32.3 (29–40; <i>11</i>)	_
1999	33.83 ± 0.52 $(25-40; 3)$	296.00 ± 16.73 (236–350; <i>6</i>)	289.00 ± 18.73 (245-340; 6)	33.41 ± 0.52 (30-35; 12)	7.38 ± 0.54 (6.2–9.0; 5)
2000	29.94 ± 1.07 (24.5–33.5; 9)	271.50 ± 8.83 (240-330; <i>12</i>)	248.75 ± 9.79 (200–315; <i>12</i>)	32.82 ± 0.62 (28–39; 17)	6.64 ± 0.26 (5.3–8.1; <i>12</i>)
2001	33.66 ± 0.72 (32.5-35.3; 3)	158.42 ± 14.07 (110–215; 7)	134.90 ± 10.32 (98–195; <i>10</i>)	31.16 ± 0.99 (25–37; 12)	3.47 ± 0.39 (1.9–5.3; 7)
2002	30.33 ± 1.85 (20.0-37.8; 9)	245.62 ± 5.46 (230–270; 8)	219.00 ± 4.00 (200-240; 10)	36.52 ± 0.48 (33–40; 17)	5.14 ± 0.15 (4.4–5.8; <i>10</i>)
2003	32.18 ± 1.64 (25.5-40.8; 8)	268.33 ± 13.27 (230–320; 6)	250.00 ± 17.32 (200-290; 5)	34.72 ± 0.37 (31–37; 18)	6.25 ± 0.53 (4.8-7.4; 5)
2004	32.50 ± 2.33 (24.0-37.5; 5)	168.33 ± 4.01 (160–180; 6)	145.00 ± 20.20 $(105-170; 3)$	30.60 ± 1.16 (27–33; 5)	3.86 ± 0.88 (2.3–5.4; 3)
2006 ²	_	227.14 ± 14.26 (180–280; 7)	209.28 ± 11.04 (160–240; 7)	35.00 ± 0.54 (33–36; 5)	4.94 ± 0.35 (3.9–5.8; 5)

Примечания. 1 данные Перемитина (1999); 2 данные по весу новорожденных птенцов отсутствуют, поэтому для вычисления его прироста в течение сезона использовали усредненный показатель за предыдущий период (31.45 \pm 0.75, n = 38, 20—40). Прочерк — нет данных.

Количество погибших птенцов варьировало от 3 до 100% в разные годы (рис. 3). Случаи их гибели по вине человека или хищника (учитывалось наличие телесных повреждений) были зарегистрированы достаточно редко. Чаще всего птенцы погибали от голода, и таких мы обнаруживали непосредственно в норах или на выходе из нее. Некоторые уже подросшие птенцы покидали гнезда в достаточно раннем возрасте и не имели шансов на дальнейшее выживание. Высокая смертность птенцов сопровождалась иногда неблагоприятными погодными условиями в различные периоды сезона размножения. В 1990-х гг. массовую гибель птенцов отмечали лишь однажды, в 1990 и 1991 гг., когда большинство птенцов погибло в первые две недели после вылупления. С начала 2000-х гг. такие случаи отмечали уже почти каждый год. В 2004, 2007–2008, 2010–2011, 2014—2015, 2017 и 2019 гг. в течение короткого периода мы наблюдали гибель всех или большинства вылупившихся птенцов. В 1990, 2004 и 2008 гг. среди выживших по итогам сезона были только птенцы из поздних кладок. В 2006, 2009, 2012-2013 гг. некоторые птенцы погибали в течение сезона и в разном возрасте после кратковременных ухудшений погодных условий. В 2016 и 2018 гг.

взрослые птицы выкармливали птенцов практически в течение месяца после их вылупления, но в итоге все они погибли к началу августа.

Развитие птенцов. Изучение динамики роста птенцов большой конюги показало значительные колебания их веса, как в многолетнем аспекте, так и на различных этапах гнездового периода. Наиболее высокие показатели ежедневного прироста веса птенцов отмечали в 1999, 2000 и 2003 гг., что отразилось на их хорошей весовой кондиции в течение всего периода пребывания в гнезде (табл. 3, 4). В эти же годы вес слетков, пойманных на территории острова в период их схода в море, был также наиболее высоким. Многие молодые птицы в эти годы были полностью оперены и могли летать. Например, в 2002-2003 гг. масса летных птиц варьировала от 180 до 255 г. В 1999 и 2000 гг. количество летных птенцов составило 50 и 60% от всех отловленных, соответственно, длина крыла у которых варьировала от 120 до 140 мм. У птиц накануне схода в море она составила в среднем 120.75 \pm 1.10 (n = 4, 118-123) и 122.87 \pm 1.75 (n = 8, 117-130) соответственно. Частота кормления птенцов в эти же годы в среднем составила 3.04 ± 0.21 (n = 21, 1-4) $\mu 3.09 \pm 0.21$ (n = 22, 1-5)

Таблица 4. Весовые и морфометрические параметры (среднее \pm SE (min-max; n)) слетков больших конюг, обнаруженных на территории острова Талан в разные годы

Год	Вес, г	Длина крыла, мм	Длина цевки, мм	Длина клюва, мм	Длина хвоста, мм
1987	126.20 ± 3.04 (98–210; 60)	113.58 ± 1.99 (90–206; 61)	27.03 ± 0.15 (24–30; 52)	10.64 ± 0.07 $(9.5-12.0; 51)$	_
1988	131.00 ± 3.88 (102–183; 21)	_	_	_	_
1989	114.90 ± 4.46 (100–125; 5)	110.50 ± 0.50 $(110-111; 2)$	_	_	_
1995	134.85 ± 3.06 (89–210; <i>56</i>)	111.33 ± 1.02 (94–129; <i>56</i>)	-	_	_
1996 ¹	119.9 ± 1.04	_	_	_	_
1997	_	_	_	_	_
1998	122.57 ± 0.90 $(94-154; 191)$	108.99 ± 0.42 $(83-122; 192)$	28.22 ± 0.32 (26.4–29.2; 8)	10.95 ± 0.16 (10.2-11.4; 8)	_
1999	169.93 ± 8.61 (92–270; 33)	120.81 ± 2.25 (92–135; 32)	27.63 ± 0.28 (24.4–30.0; 26)	10.87 ± 0.18 $(9.0-13.1; 26)$	39.92 ± 1.24 (28-50; 25)
2000	177.41 ± 8.99 (113–255; <i>29</i>)	123.00 ± 1.98 (95–140; 33)	27.67 ± 0.32 $(24.3-32.2; 24)$	11.10 ± 0.18 (9.0-13.2; 24)	39.75 ± 1.58 (25–58; 24)
2001	125.12 ± 0.98 $(95-180; 218)$	111.67 ± 0.46 (90–129; <i>217</i>)	26.05 ± 0.11 (19.2–34.2; 212)	10.63 ± 0.04 (9.1–13.2; 213)	35.05 ± 0.29 (19-43; 209)
2002	160.22 ± 6.04 $(117-244; 35)$	120.91 ± 1.58 (105-137; 35)	27.26 ± 0.31 (23.2–30.1; 35)	10.64 ± 0.11 $(9.2-13.2; 35)$	37.89 ± 0.74 (30-47; 28)
2003	146.50 ± 5.80 $(110-255; 42)$	117.27 ± 1.52 (101–138; <i>37</i>)	27.60 ± 0.23 (23.6–31.0; 37)	10.29 ± 0.11 (8.5–11.5; 37)	37.86 ± 0.77 (31–49; <i>37</i>)
2004	121.27 ± 1.27 (95–155; <i>104</i>)	111.80 ± 0.57 (95–122; <i>103</i>)	25.91 ± 0.26 $(20.5-28.5; 40)$	10.20 ± 0.09 (9.1–11.6; 40)	35.71 ± 0.66 (23–43; 41)
2005	_	_	_	_	_
2006	140.67 ± 2.64 (100–200; 58)	117.48 ± 1.01 (86–131; 54)	26.40 ± 0.43 (23.6–29.9; 17)	10.58 ± 0.13 $(9.6-11.2; 15)$	38.60 ± 0.70 (30–46; 25)
2007	117.30 ± 2.42 (105-135; 13)	103.33 ± 2.67 (78–112; <i>12</i>)	-	-	_
2008	109.68 ± 2.92 (80–138; <i>22</i>)	104.07 ± 2.65 (61–117; 27)	_	_	27.54 ± 1.18 (22–35; 11)
2009	113.05 ± 2.47 (84–150; 36)	112.15 ± 0.86 $(97-124; 51)$	-	_	_
2010-2011		1	Нет слетков		
2012	138.17 ± 1.49 (105–205; 119)	114.79 ± 0.46 (101–128; 119)	-	_	_
2013	_	_	_	_	_
2014-2019			Нет слетков		

Примечания. ¹ данные Перемитина (1999). Прочерк – нет данных.

раз в сутки. Вполне понятно, что средняя масса сходивших в море птенцов в разные годы несколько занижена, поскольку в их числе не учитывались птицы, успешно слетевшие в море. В то же время этот показатель хорошо согласовывался с массой птенцов, находившихся в гнездах. Судя по числу отловленных в разные годы слетков, сходящих в море, можно предположить, что в благоприятные годы слетало до 80% молодых птиц. В такие сезоны встречаются три категории слетков. 1) Пешие – частично пуховые и ослабленные птицы, масса которых существенно ниже массы птиц, находящихся в гнезде накануне схода, вероятно из поздних выводков, их количество небольшое. 2) Нелетные - засидевшиеся в гнездах птицы, с недостаточным весом и ослабленные. но полностью оперенные. 3) Летные – хорошо оперенные птицы, в хорошей весовой кондиции, вероятно не долетевшие до водной поверхности.

В неблагоприятные годы вес птенцов был одинаково низким на всех стадиях их развития. В 2001— 2002, 2004 и 2006 гг. они развивались достаточно слабо и, находясь в гнезде, не набирали должного веса. У слетков, пойманных на пути следования к морю, в эти годы он был еще ниже. Недостаточно высокие показатели веса были отмечены у молодых птиц и в предыдушие годы. Некоторые из них начинали покидать гнезда раньше обычного и до достижения 30-ти суточного возраста. В 1996, 1998, 2001, 2004, 2012 гг. на острове наблюдался массовый сход молодых птиц. Число птиц, прошедших через территорию острова, увеличивалось в 6-7 раз по сравнению с другими годами, что хорошо видно на количестве пойманных в эти годы птиц (табл. 4). В такие сезоны за короткий период обычно сходили птенцы различных возрастных категорий и почти все из них были нелетными, слабыми и часто обильно покрытыми пухом. В 1996 г., например, количество нелетных птенцов составило 60% (Перемитин, 1999а). Задержка темпов роста хорошо отображалась на показателях веса и длины крыла птиц. Подобное явление часто провоцировалось штормовой погодой, но в основе лежит неблагоприятный ход всего гнездового периода. В такие сезоны наблюдалась высокая гибель молодых птиц, как на суше, так и в море.

Прежде чем достигнуть моря, пешие молодые птицы теряют в различные годы от 15 до 40% собственного веса, что значительно осложняет их дальнейшую жизнь. На о-ве Талан это связано с обширной площадью вейниковой террасы в северной части острова, которую птицы вынуждены преодолеть на пути к морю. Довольно часто пешие птицы погибают от истощения, так и не достигнув моря, а вполне летные падают в траву, не достигнув моря. В западной части острова конюги преодолевают пляж около 10 м шириной, и

здесь погибают чаще всего изначально ослабленные и недокормленные птицы.

Хишничество

Из наземных и пернатых хищников, причастных к гибели взрослых конюг, их птенцов и кладок на острове обитают сапсан (Falco peregrinus), белоплечий орлан (Haliaeetus pelagicus), во́рон (Corvus corax), тихоокеанская чайка (Larus schistisagus), горностай (Mustela erminea), лисица (Vulpes vulpes) и три вида полевок — красно-серая (Clethrionomys rufocanus), красная (C. rutilus) и экономка (Microtus oeconomus).

Численность сапсанов варьировала. В начале 1990-х гг. их обычно наблюдали во время весенних и осенних миграций, но на острове они не гнездились (Кондратьев и др., 1992). С начала 2000 г. на южном и восточном склонах острова нерегулярно гнездилось по одной паре птиц. Заметно увеличилось и количество соколов, прилетающих с других участков побережья. В настоящее время две пары по-прежнему придерживаются своих территорий, но никаких признаков гнездования не отмечается. При этом заметно сократилось и количество залетных птиц. Сапсан охотится на взрослых птиц во время утреннего и вечернего роения, и чаще всего в качестве жертв выбирает одиночных особей, слетающих со склона или подлетающих к нему. Наблюдались также случаи поимки конюг над водой. Как показали исследования, состав питания сапсана на о-ве Талан полностью зависит от процесса размножения большой конюги. В течение июня большая конюга и в меньшей мере старик составляют основу его рациона (табл. 5). В этот период у конюг проходит инкубация, и они регулярно посещают свои гнездовья. В случае успешного для большой конюги вылупления и выкармливания птенцов сокол продолжает активную охоту на этих птиц практически до середины августа, и только при их отсутствии переключается на другую доступную для него добычу. Например, в сезоны 2017–2019 гг., когда наблюдалась массовая гибель кладок и птенцов, взрослые конюги окончательно покинули остров 19 июля, 3 августа и 22 июля, соответственно, что достаточно наглядно отразилось на видовом составе добываемых сапсаном птиц (табл. 5).

На острове постоянно обитают три пары нерегулярно гнездящихся белоплечих орланов. Кроме того, для охоты на морских птиц сюда прилетают молодые и взрослые особи с других участков побережья. Хотя кайры и моевки являются предпочитаемой добычей гнездящихся на острове орланов, доля конюг в их питании была достаточно высокой и составляла 14.6% (Утехина, 2004). Случаи охоты орланов на конюг мы отмечали неоднократно, и обычно это происходило во время

Вид птиц		2017		2018			2019		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Большая конюга	_	3 (9%)	_	19 (59%)	49 (82%)	2 (11%)	16 (59%)	15 (27%)	0
Старик	_	10 (28%)	_	12 (38%)	7 (12%)	1 (5%)	11 (41%)	19 (34%)	0
Белобрюшка	_	30 (63%)	_	1 (3%)	4 (6%)	12 (63%)	0	22 (39%)	5 (62%)
Другие виды (тупик- носорог, моевка)	_	_	_	0	0	4 (21%)	0	0	3 (38%)

Таблица 5. Результаты учета убитых сапсаном птиц на западном пляже острова Талан

Прочерк – нет данных.

утреннего и вечернего роения. Однажды мы наблюдали охоту одновременно трех птиц. Орланы вылавливают птиц как в воздухе над морем, так и сидящих на воде. Несмотря на то, что конюги развивают большую скорость во время полета и способны заныривать в воду, попытки их поимки такими крупными и маломаневренными хищниками часто бывают успешными. Наблюдали случаи, когда орланы отбивали добычу у сапсана, преследуя его в полете и вынуждая бросить жертву.

Тихоокеанские чайки и вороны обычно подъедают остатки добычи сапсана и тушки уже погибших конюг, выслеживают и убивают подранков, ослабленных и больных птитц. Довольно часто они активно отбивали добычу у сапсана, как в полете, так и на присаде. В течение всего гнездового сезона взрослые особи конюг в их питании составляли от 3 до 9.65% (Кондратьева, 2004). Пуховые птенцы в период их пребывания в гнездах практически недоступны для чаек. Однако в конце июля и в течение августа, когда молодые конюги покидают гнезда и сходят в море, чайки активно выискивают их среди камней, а также патрулируют береговую полосу. В этот период слетки большой конюги в питании чаек достигают 15.1%. Таким же образом поступают и вороны. Однажды мы наблюдали нескольких птиц (взрослых и молодых), которые в охотничьем азарте в массе убивали молодых конюг, идущих по приливно-отливной зоне берега моря к воде. Увидев очередную жертву, они принимались тут же ловить ее, бросая ранее убитую птицу, и так повторялось многократно. Тихоокеанские чайки и вороны, вероятно, подбирают брошенные яйца из хорошо просматриваемых поверхностных гнездовых камер или яйца, случайно выкатившиеся наружу. Об этом свидетельствуют находки открыто лежащих расклеванных яиц конюг на вершинном плато или на склонах острова.

Деятельность мышевидных грызунов по отношению к кладкам большой конюги невелика, и, как в случае со ста́риком и белобрюшкой (Голубова, 2011; 2015), полевки выступают в качестве "утилизаторов" уже брошенных по разным причинам кладок. Обычно они надгрызают скорлупу яйца и полностью или частично выедают его содержимое. Количество брошенных в течение сезона кладок в разные годы варьировало от 5 до 100%, при этом доля гнезд, в которых впоследствии были съедены кладки, варьировала от 1 до 11% от всех отложенных или от 5 до 64% от всех брошенных. Большинство гнезд конюг располагаются в каменных осыпях и вполне доступны для горностая. Поэтому исчезновение яиц из некоторых из этих гнезд можно напрямую связать с деятельностью этого хищника, хотя визуальных свидетельств у нас не было. В то же время мы наблюдали молодого горностая, который достаточно легко перебегал по пляжу с пуховым птенцом конюги, который по размеру был в половину его тела. Иногда в норах были обнаружены погибшие птенцы с различными травмами на теле, которые также могли быть нанесены горностаем или взрослыми птицами других видов.

Лисы обитали на острове всегда, но их число было разным. В 1990-х гг. здесь наблюдали до 3 пар одновременно, но с начала 2000-х гг. и до настоящего времени здесь постоянно живет одна нерегулярно размножающаяся пара. К очередному летнему сезону лис из прошлогодних выводков (1–4 щенка) никогда не встречали. В зимний период, когда кормовая база лис на острове существенно сокращается, они уходят по льду на материк. Фактов разорения гнезд больших конюг лисами и их нападения на взрослых здоровых птиц не отмечали, хотя они активно охотятся на стариков (Голубова, 2011; 2018). Лисы, как и горностаи, вероятно, нападают на идущих к морю слетков, поскольку задавленных или обезглавленных молодых конюг на склонах острова находили достаточно часто, а также подбирают трупы уже погибших птиц.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно многолетним наблюдениям сроки начала гнездования большой конюги на о-ве Талан варьировали. Чаще всего к откладке яиц птицы приступали во второй половине мая и лишь в некоторые годы это происходило в конце мая или первых числах июня. Как показали предыдущие исследования (Голубова, 2007), существенное влияние на сроки размножения морских птиц, в том числе большой конюги, оказывают состояние ледового покрытия Охотского моря. В частности, это сроки освобождения Тайуской губы ото льда, и, как следствие, температура поверхностных морских вод. Наиболее позднее гнездование этого вида было отмечено в 1998-1999, 2001—2003 гг., когда ледовитость Охотского моря была самой высокой за весь период наших исследований (Устинова и др., 2002). В эти годы полное очищение Тауйской губы ото льда отмечалось в период с 27 мая по 27 июня. В некоторые относительно малоледовитые сезоны, например в 2008— 2009 и 2012—2013 гг., ледовая обстановка у берегов острова усугублялась ветрами южных румбов, которые в конце мая или в первой декаде июня удерживали льды в прибрежной зоне Тауйской губы, что также способствовало позднему гнездованию большой конюги. Однако такие условия не всегда критично сказывались на сроках размножения этого вида, поскольку птицы кормятся на значительном удалении от колоний, где льдов в этот период уже не бывает. Наличие разреженного прибрежного льда вблизи острова никоим образом не влияло и на активность птиц в море во время утреннего и вечернего роения.

Другим, достаточно важным в северных широтах и влияющим на сроки начала гнездования большой конюги на о-ве Талан фактором является состояние снежного покрова (Голубова, 2007). Птицы прилетают уже в конце апреля и посещают гнездовые колонии, когда те еще покрыты снегом. Интенсивное таяние снега начинается в середине мая, но в годы с обильными и неожиданными снегопадами он остается на склонах острова до конца мая, что также способствует задержке яйцекладки. Подобное наблюдали в 1987, 1989, 2004, 2006-2009 и 2014 гг. При этом, поскольку гнезда большой конюги на о-ве Талан в том или ином количестве располагаются практически по всему периметру острова и по всему высотному профилю, даже в самые неблагоприятные периоды существуют менее или более заснеженные участки, где птицы откладывают яйца раньше или позже других. Некоторые осыпи на северном склоне острова остаются под снегом до середины июня, соответственно и откладка яиц в этих участках происходит позднее. Влияние снежного покрова на сроки размножения большой конюги наблюдали на о-ве Св. Лаврентия, когда начало

откладки яиц у этого вида сдвинулись на две недели, и при этом некоторые пары откладывали яйца прямо на снежники (Sealy, 1975). Неожиданные снегопады вызывали задержку начала гнездования большой конюги и в южных частях ареала, в частности на о-ве Булдырь, где в нормальных условиях осыпи освобождаются от снега уже к середине мая (Knudtson, Byrd, 1982; Hipfner, Byrd, 1993). В то же время на мысе Улахпэн (Чукотка), где гнездовья конюг расположены на склонах южной экспозиции и хорошо продуваются теплыми ветрами, поздний сход снега не оказывает влияние на начало сезона их размножения (Конюхов, 1997).

При отсутствии этих лимитирующих факторов главным условием начала размножения планктоноядных чистиковых птиц, в частности большой конюги, является обилие пищи в прибрежных водах (Bedard, 1969a; Конюхов, 1997; Fraser et al., 1999). Весенний биологический сезон в северной части Охотского моря начинается в апреле-мае. когда в некоторые годы значительная часть акватории моря покрыта дрейфующими льдами, и заканчивается в конце июня. В этот период наблюдается пик развития фитопланктона и начинается нерест эвфаузиид (Thysanoessa raschii), продолжаюшийся до конца сентября. Повсеместно идет размножение различных видов копепод (Calanus glacialis, Neocalanus plumchrus и др.) (Афанасьев и др., 1994; Волков, Ефимкин, 2002). Этот планктон составляет основу питания большой конюги на о-ве Талан, и его обилие в этот период обеспечивает начало ее гнездования – самого раннего среди других обитающих на острове морских птиц (Kitaysky, 1996; Kitaysky, Golubova, 2000; Голубова, 2007).

Согласно нашим исследованиям, до начала 2000-х гг., за исключением лишь двух сезонов, общий успех размножения большой конюги определялся в относительно равной степени гибелью яиц и птенцов, что являлось нормальным ходом процесса размножения морских птиц. В последние годы, помимо сезонов с поголовной гибелью всех птенцов, участились случаи, когда взрослые птицы массово бросали кладки на последних стадиях насиживания, а вылупившихся птенцов мы не отмечали вовсе. Довольно часто это было спровоцировано неблагоприятными погодными условиями, которые временно снижали доступность пищевого ресурса большой конюги и как следствие, частоту посещения колонии и кормления птенцов. На этапе начала вылупления птенцов это приводило к гибели практически всех рожденных птиц, поскольку в этот период они наиболее уязвимы и нуждаются в постоянном присутствии одного из родителей (Sealy, 1968). Снижение интенсивности выкармливания птенцов приводило к раннему сходу уже подросших, а иногда еще пуховых птенцов, не имевших ника-

ких шансов на дальнейшее выживание. Эти же условия определяли в итоге качество покидавших колонию молодых птиц. В норме они должны быть летными, а их вес должен быть максимально приближен к весу взрослых птиц, что позволило бы им благополучно достигнуть моря и адаптироваться к самостоятельной жизни. На о-ве Талан вес слетков был достаточно высоким лишь в некоторые годы, но эти показатели, а также средние приросты веса чаще всего были ниже, чем в других колониях (Fraser et al., 1999; Piatt et al., 1990; Gaston, Jones, 1998). У нас нет регулярных данных по их весу до начала 2000-х гг., но мы можем с уверенностью говорить, что многие поколения молодых птиц в последующие годы были нежизнеспособными, поскольку масса их тела была либо близка к критической отметке в 160 г, либо ниже ее (Конюхов, 1991). При этом достаточно высокие показатели размножения птиц в эти годы не всегда указывали на успешное их гнездование в текущем сезоне, поскольку сошедшие в море молодые птицы имели очень низкую массу тела. Если сопоставить все годы по показателям успеха размножения и качеству покинувших остров слетков, то наиболее удачными для воспроизводства популяции были 3-4 сезона в 1987-1998 и столько же в 1999-2019 гг.

Общее количество обитающих на острове хищников на протяжении ряда лет остается практически неизменным, их влияние на успех размножения большой конюги и состояние численности взрослых птиц различно. Количество съеденных или вовсе исчезнувших из гнезд яиц и пуховых птенцов, по вине обитающих на острове полевок и, возможно, горностая, лисицы, ворона и тихоокеанской чайки, ежегодно варьировало, однако их доля была незначительной. Активизацию хищнической деятельности полевок в отдельные годы можно было бы объяснить более высоким количеством оставленных без присмотра гнезд в случае неблагоприятных погодных или других условий (например, в 1990 г.). Однако в последние годы, когда доля брошенных кладок была наиболее высокой, число яиц, подвергнувшихся нападению полевок, было незначительным. В большей степени, вероятно, эти случаи связаны с состоянием численности грызунов на острове, их динамикой, а также наличием поверхностных гнезд, доступных для других хищников. На островах Булдырь и Касаточий доля гнезд, где кладки и птенцы подвергались нападению мышевидных грызунов, была также невысокой (Knudtston, Byrd, 1982; Fraser et al., 1999). В то же время на о-ве Св. Лаврентия хищничество полевок, а также песцов и лис являются главными факторами, лимитирующих численность и успех размножения вида (Sealy, 1968; 1982; Searing, 1977; Piatt et al., 1990). Исследования на о-ве Св. Лаврентия показали также, что на участках, подверженных беспокойству со стороны наблюдателя, количество брошенных кладок, погибших или исчезнувших из гнезд птенцов в том числе по вине грызунов, существенно возрастает и успех размножения птиц, соответственно, снижается. Методика наблюдений в наших исследованиях была основана на минимизации беспокойства птиц, хотя полностью исключить этот фактор, вероятно, невозможно. Крупные млекопитающие, такие как песцы и лисицы, способствовали массовому истреблению этого вида на некоторых Алеутских островах. На островах Биг Коньюджи и Шумагине, например, за три месяца лисы убили около 800 больших конюг. Интродуцированная норвежская крыса десятки лет обитает на о-ве Киска, где находится крупнейшая на Алеутских островах колония большой конюги (Byrd et al., 2005). Влияние крыс на численность и успех размножения обитающих здесь мелких чистиковых птиц в разные периоды времени оценивалось неоднозначно. Тем не менее многие авторы склоняются к тому, что уничтожение крыс замедлит сокращение численности птиц в этой колонии (Major et al., 2006; 2007; 2013; Bond, Jones, 2009; Jones, 2010; Bond et al., 2010; 2013).

На о-ве Талан основная опасность для взрослых особей большой конюги исходит от хищных птиц, главным образом, сапсана. В силу своей многочисленности и доступности в дневное время суток этот вид является наиболее предпочитаемым объектом охоты сокола. В составе его питания конюга составляет 30-60% от всех добываемых в течение сезона птиц. В нормальных условиях массовое пребывание больших конюг на острове длится примерно 100 дней – с конца апреля и до середины августа, при этом в течение мая из мелких чистиковых птиц на острове наблюдаются только большие конюги. Старики и белобрюшки, которых тоже добывает сапсан, появляются только в начале июня, но уже в конце июля и в первой половине августа старики с птенцами с острова уходят. В течение августа здесь остаются немногочисленные белобрюшки и, в случае удачного гнездового сезона, большие конюги. Учитывая эти обстоятельства, а также наши данные по составу питания сапсана, полученные в разные годы, можно предположить, что один сокол может убить 70-80 конюг, если он будет охотиться регулярно и только один раз в сутки. Для нескольких сапсанов и в случае выкармливания ими птенцов эта цифра будет возрастать в разы. Известно (Knudtston, Byrd, 1982), что сапсаны и белоголовые орланы (Haliaeetus leucocephalus) активно добывают больших конюг и конюгкрошек на о-ве Булдырь. Здесь же естественными врагами мелких чистиковых птиц, как взрослых особей, так и сходящих в море птенцов, являются бургомистры. Многочисленные гнездовья большой конюги, конюги-крошки и других морских птиц на о-ве Матыкиль также привлекают пернатых хищников. В 2006 г. здесь было отмечено 6 пар сапсанов, которые имели территориальные участки, и одна пара мохноногого канюка (*Buteo lagopus*) (Зеленская, 2009). Крупная колония морских птиц расположена на о-ве Ионы, однако значительная удаленность острова от берега сказалась на полном отсутствии здесь дневных хищных птиц, за исключением нескольких десятков тихоокеанских чаек (Андреев и др., 2012). На о-ве Тюлений эти чайки отлавливают и поедают мелких чистиковых птиц, в том числе больших конюг, оказавшихся на лежбищах морского котика (Трухин, 2013).

На островах Берингова моря и тихоокеанского побережья успех размножения большой конюги был относительно высоким практически ежегодно. На о-ве Киска, например, в 2001–2010 гг. этот показатель варьировал от 42 до 85% и в среднем составил 58.5%, на о-ве Касаточий — от 0.45 до 0.77 (в среднем 0.66) в 1996—2008 гг., на о-ве Булдырь — от 0.12 до 0.90 (в среднем 0.76) в 1988— 2018 гг. (Bond et al., 2013; Buchheit, Ford, 2008; Pietrzak et al., 2018). На о-ве Талан этот показатель существенно не выбивался из этого ряда практически до 2013 г. хотя сезоны с очень низким или "нулевым" успехом размножения отмечались чаще. Начиная с 2014 г. такая ситуация сделалась нормой, что не отмечалось на других регулярно обследуемых островах. Несколько иная и тревожная ситуация сейчас наблюдается на колониях Берингова моря. На о-ве Св. Лаврентия в 2018— 2019 гг. успех размножения большой конюги был. как и на о-ве Талан, "нулевым", однако до 2017 г. он был достаточно стабильным и относительно высоким (от 0.48 до 0.84) (Piatt et al., 1988; Gall et al., 2006; Sheffield et al., 2009). Такая же обстановка наблюдалась в 2018 г. на островах Прибылова, в том числе и с конюгой-крошкой (А.С. Китайский, персон. сообщ.).

Как известно (Hunt et al., 1993; Gaston, Jones, 1998), первым и необходимым условием образования колоний большой конюги является существование в прибрежных водах зон турбуленций морских вод с хорошо выраженными течениями, апвеллингами и гидрологическими фронтами, где и происходит концентрация зоопланктона. Второе – наличие подходящих местообитаний, в частности островов с обширными каменистыми осыпями, где птицы могли бы устраивать свои гнезда. На гнездование этого океанического вида на небольшом прибрежном о-ве Талан сказались оба фактора, но в первую очередь это было связано с существованием в центральной части Тауйской губы "ядра холода" и устойчивого циклонического круговорота, которые способствуют

концентрации скоплений макропланктона (Чернявский, Радченко, 2004; Афанасьев и др., 1994). Все это обеспечивало большой конюге достаточно успешное гнездование на протяжении многих лет и поддерживало ее численность. Вне всяких сомнений, наблюдаемое здесь в последнее десятилетие катастрофически быстрое снижение численности и успеха размножения этого вида, вызвано ухудшением кормовой базы, что возможно связано с гидрологическими изменениями в акватории Тауйской губы.

Современные изменения климата привели к потеплению Охотского моря. С начала 1970-х гг. его ледовитость снижается в среднем на 3.8% за десятилетие (Јарап ..., 2014). Подобные процессы затрагивают и акватории Берингова и Чукотского морей, что проявляется в уменьшении площади поверхности ледяного покрытия и повышении температуры воды на поверхности моря в летний период. Эти изменения неблагоприятно сказываются на обилии, доступности и распределении холодноводного макропланктона (различные виды эвфаузиид и крупных копепод), составляюших основу питания больших конюг во всем гнездовом ареале, что приводит к изменению состава питания и снижению их успеха размножения (Веdard, 1969; Harrison, 1990; Sheffild et al., 2009; Bond et al., 2011; 2011a). Проведенные нами в 1988— 2004 гг. исследования на о-ве Талан также выявили тесную связь между гидрологическим режимом акватории Тауйской губы с динамикой населяющих их гидробионтов, составом питания и успехом размножения морских птиц (Kitaysky, Golubova, 2000). В сезоны с ранним разрушением ледового покрова и более теплыми поверхностными водами успешнее размножались рыбоядные птицы, в то время как сезоны с поздним разрушением льда и холодными поверхностными водами благоприятствовали размножению планктоноядных видов, в частности большой конюге, из-за обилия и лучшей доступности в такие годы эвфаузиид. В последние 30 лет даты разрушения льдов в акватории Тауйской губы варьировали между 20 апреля (1996) и 29 июня (1999), а многолетняя средняя приходилась на 20 мая. В годы, когда успех размножения большой конюги был "нулевой" (2007, 2010—2011, 2014—2019 гг.), очищение акватории Тауйской губы ото льда отмечалось в период между 28 апреля и 18 мая, что, вероятно, не способствовало формированию достаточной кормовой базы большой конюги в период выкармливания птенцов. У нас нет прямых данных по составу питания больших конюг, однако такой признак, как белый цвет их помета на "клубных" камнях (вместо обычно розового после потребления эвфаузиид), который все чаще отмечается в последние годы, указывает на изменение этого состава. Заметным образом изменилось и расположение кормовых полей этого вида (Андреев, Голубова, 2019). Наши наблюдения подтверждают отрывочные данные МагаданНИРО, согласно которым доля группы Euphausiaceae в июньской биомассе зоопланктона Тауйской губы с 50% в 1986 и 1988 гг. снизилась до 17.3, 22.8 и 8.2% к 2004, 2005 и 2009 гг., соответственно. Непосредственно биомасса Thysanoessa raschii от 233.2 в 1986 г. и 179.9 в 1988 г. сократилась до $27.2 \,\mathrm{MF/M}^3 \,\mathrm{B} \,2009 \,\mathrm{\Gamma}$. При этом отмечалось возрастание биомассы представителей группы Сорероda (до 50.4% в 2009 г.), главным образом за счет тепловодных и умеренно-холодноводных видов Metridia okhotensis, Neocalanus plumchrus и др., при этом доля холодноводного Calanus glacialis, обычного, хотя и малочисленного в питании большой конюги, значительно снизилась (Результаты ..., 2010). Содержание взрослых особей и личинок Thysanoessa raschii в июльских пробах птенцов большой конюги составляло 63.8, 64.8 и 80.4% в 1988, 1989 и 1999 гг. соответственно (Kitaysky, 1996; наши данные).

Обилие эвфаузиид существенно сокращалось в периоды опреснения Тауйской губы в результате мощного выброса после ливневых дождей паводковых вод из материковых рек, впадающих в ее акваторию (Условия формирования, 1990). За исследуемый период наиболее низкие показатели успеха размножения большой конюги были отмечены в сезоны с продолжительными циклонами, например в 1989 (31.7%), 1990 (4.2%), 2004 (45.6%), 2007 (0%), 2008 (19.3%), 2011 (0%), 2013 (47.4%), 2014-2017 (0%) гг. В дальнейшем мы намерены более обстоятельно проанализировать данные по климату и успеху размножения большой конюги и выяснить, действуют ли эти факторы раздельно или же взаимно дополняют друг друга.

В условиях дефицита эвфаузиид в Тауйской губе могла серьезно возрасти конкуренция большой конюги с тихоокеанской сельдью (*Clupea pallasii*) за единый пищевой ресурс. В последние годы биомасса сельди существенно возросла, а места ее нагула в течение лета перекрываются с кормовыми полями большой конюги в репродуктивный период (Панфилов, 2014).

Что происходит с динамикой численности и успехом размножения большой конюги в других колониях Охотского моря нам неизвестно, однако острова Ямского архипелага, по-прежнему поддерживают самую высокую численность птиц. В осенний период и в зимний малоледовитый сезон в этой части моря образуются крупные кормовые скопления морских птиц и больших конюг в том числе (Шунтов, 1998; Зеленская,

2009; Артюхин, 2019). На о-ве Ионы, который по площади в 10 раз меньше Талана, численность большой конюги и других планктоноядных птиц также высока. Эти колонии находятся в зоне высокой биологической продуктивности морских вод, при этом удаленность кормовых полей конюг, гнездящихся на островах Ямских и Ионы, была в визуальной доступности (4–10 и 1.5–2 км. соответственно), что должно благоприятствовать выкармливанию птенцов и успеху размножению в целом. В питании больших конюг на о-ве Ионы, как и на Талане преобладали эвфаузииды (*Thysa*noessa raschii, Th. longipes), встречались рачки Calanus spp. и др. Птицы с о-ва Талан кормились в разные годы на расстоянии от 35-50 или 15-25 км от своих колоний (Андреев и др., 2012; Андреев, Голубова, 2019).

Большие конюги, как и многие другие виды морских птиц, долгоживущие птицы. По разным данным и в зависимости от срока наблюдений, средняя продолжительность жизни особей этого вида составляет около 8 и 9.6 лет. (Jones, 1993; Gaston, Jones, 1998). Для о-ва Талан продолжительность жизни конюг составляла 12 лет (Леухина, 1999). Однако максимальный возраст отдельных особей может быть гораздо выше. Так, в 2008 г. на острове была отловлена птица, окольцованная взрослой в 1991 г., соответственно ее возраст составлял как минимум 20 лет (В.А. Зубакин, личное сообщение). Кроме того, для взрослых птиц этого вида характерны высокий уровень гнездового консерватизма, т.е. стремление птиц каждый сезон гнездиться на одном и том же гнездовом участке, и низкий уровень эмиграции в пределах одной колонии (Зубакин, 1990; Зубакин, Зубакина, 1991; Jones, 1993; Gaston, Jones, 1998; Jones et al., 2004). Учитывая эти обстоятельства, многие годы гнездовая популяция большой конюги может поддерживаться за счет взрослого населения птиц. По мнению некоторых авторов (Drew et al., 2018), отсутствие воспроизводства колонии в течение 2-3 лет не может повлиять на сокращение ее численности, однако некая грань, после чего ситуация может резко измениться, безусловно, существует. Первые и значительные признаки сокращения численности конюг на о-ве Талан были отмечены в 2008 г. (Андреев и др., 2010). Успех размножения птиц к этому периоду был выше среднемноголетней отметки на протяжении ряда лет, а в отдельные годы и на очень высоком уровне, что не должно было повлиять на состояние их численности. Лишь в последующие годы, когда численность конюг продолжала падать, но уже более быстрыми темпами, показатели успеха размножения вида были в большинстве случаев "нулевые". Данные обстоятельства позволяют предполагать, что показатели успеха размножения

большой конюги в конце 1990-х и в начале 2000-х гг. не могли повлиять на состояние ее численности на о-ве Талан.

На настоящий момент нет прямых доказательств существования для всей трибы конюг натальной филопатрии, т.е. стремление молодых особей вернуться на место своего рождения (Gaston, Jones, 1998). Такое поведение свойственно, как известно, толстоклювой кайре, сизой чайке и обыкновенной гаге (Bukacin'ski et al., 2000; Sonsthagen et al., 2010: Ibarguchi et al., 2011). Проведенные на о-ве Талан генетические исследования показали отсутствие явных близкородственных группировок среди больших конюг на различных участках колонии, что косвенным образом указывает на отсутствие натальной филопатрии у данного вида птиц (Пшеничникова и др., 2015). Отсутствие натальной филопатрии, а также генетической изоляции между колониями этого вида позволяют предполагать, что молодые птицы свободно расселяются по всему ареалу, присоединяются к стаям взрослых конюг и кочуют в смешанных группах в морях Северной Пацифики (Robinson. Jones. 2013: Пшеничникова и др., 2014: 2015: Pshenichnikova et al., 2015). По достижении половой зрелости они находятся далеко от родных колоний, и при выборе места гнездования важную роль играют, вероятно, доступность и обилие кормовых ресурсов вблизи колоний и лишь вторичную роль — наличие подходящих местообитаний. Если считать, что численность большой конюги на о-ве Талан в большей степени зависит от пополнения популяции молодыми птицами, рожденными в других колониях, то снижение ее численности, при достаточно стабильных и относительно высоких показателях успеха размножения этого вида в других колониях, может указывать на массовую гибель молодых птиц во время миграций. С другой стороны, в условиях отсутствия в Тауйской губе стабильной кормовой базы, остров становится, возможно, менее привлекательным для планктоноядных видов птиц, которые заселяют теперь другие колонии. В этом случае в настоящее время здесь обитают зрелые птицы, которые занимают эти колонии многие десятки лет и продолжают оставаться здесь в силу своего гнездового консерватизма. При таких обстоятельствах сокращение их численности может происходить, главным образом, в результате гибели птиц вследствие естественного физиологического старения или от хищников в сезон размножения. За время ведения мониторинга выживаемость взрослых особей большой конюги постепенно снижалась. В 1988-1991 гг. она составляла 77.6%. В 1994-1998 гг. этот показатель варьировал от 100 до 78.4% (в среднем 88.9%). В 1999 г. возврат взрослых помеченных птиц был

самым низким – 18 против 98% в 1998 г. В 2008-2015 гг. она составила 62.3% (Зубакин, Зубакина, 1991; Леухина, Нос, 1999; Леухина, Vodolazova et al., 2016). В сравнении с Таланом, на о-ве Булдырь выживаемость этого вида в 1992— 2000 гг. варьировала от 0.94 в 1993—1994 гг. до 0.76 в 1997—1998 гг. (в среднем 0.859). В 2001—2003 г. этот показатель варьировал в низких пределах от 0.672 до 0.717 и к 2007 г. поднялся до 0.852. В целом, в 1992-2007 гг. он составил 0.795 (Jones et al., 2004; Jones, 2010). На о-ве Касаточий по разным данным (Buchheit, Ford, 2008; Jones, 2010), полученным в 1996-2006 гг., средняя выживаемость большой конюги составила 0.848 и 0.775. На о-ве Киска в 2001—2009 гг. она составила в среднем 0.862 и была выше, чем на островах Булдырь и Касаточий. В 2008-2009 гг. снизилась до 0.75 и в эти годы, была ниже, чем это требуется для стабильности популяции, что в долгосрочной перспективе, как считают исследователи, будет способствовать ее сокращению (Bond et al., 2010; 2013; Jones, 2010; Drew et al., 2018).

Во время осенне-зимних миграций морские птицы, как правило, подвергаются воздействию гораздо большего количества факторов, чем в период размножения, что приводит к массовой гибели как взрослых, так и молодых птиц. В их числе разливы нефти, погодно-климатические и океанографические изменения, которые могут ухудшить состояние кормовой базы птиц. Серьезной угрозой виду являлся дрифтерный лов рыбы, который велся в Охотском и Беринговом морях японскими и российскими судами в 1989— 2015 гг. и был закрыт в России в 2016 г. Промысел лосося начинался, как правило, во второй половине мая, когда конюги активно направлялись к местам гнездования, а в некоторых колониях они уже приступали к откладке яиц. Продолжался лов рыбы до конца июля, когда период размножения птиц на колониях подходил к концу, а молодые и взрослые птицы массово откочевывали в открытое море. Среди погибших в сетях в 1993—2003 гг. морских птиц частота встречаемости этого вида варьировала от 8 до 11%, и этот показатель находился в числе самых высоких вместе с кайрами, топорками, глупышами и буревестниками (Артюхин и др., 1999; 2000; 2001а; 2010). Среди погибших конюг встречались взрослые размножавшиеся особи (до 7%) и неполовозрелые, причем последних было большинство (до 56%). В 1993–2008 гг. среднегодовая смертность конюг в различных участках промысла составляла 3.2-12.7 тыс. особей, что на наш взгляд, является подтверждением высокой гибели кочующих в море как молодых птиц, за счет которых и происходит пополнение популяций в различных колониях, так и взрослых.

Согласно существующим данным, в азиатской части ареала может обитать около 5 млн. особей большой конюги, что составляет от 60 до 80% от признанных мировых оценок ее популяции. При этом большая часть птиц этой популяции (около 3 млн особей) гнездится в Охотском море (включая о-ва Курильской гряды). Однако тенденции изменения численности вида в пределах всего ареала не известны. Рост численности больших конюг отмечали на о-ве Касаточий в 1991-2003 гг., однако извержение вулкана 7 августа 2008 г., почти полностью разрушило места обитания этого и других видов морских птиц. В настоящее время мы будем свидетелями того, по какому пути пойдет возрождение этой колонии: птицы либо расселятся на другие участки острова, либо будут искать гнездовья на близлежащем к нему о-ве Киска (Drew et al., 2018). В большинстве колоний оценки численности конюг базируются чаще всего на данных, полученных в прошлом столетии, и они бывают часто несопоставимыми из-за различий в применяемых методиках учета. Исключение составляет о-в Талан, где, как сообщалось ранее, популяция этих птиц последовательно и быстро сокращается (Андреев и др., 2010; Андреев, Голубова, 2019). Однако вполне возможно, что происходящие на острове изменения носят сугубо локальный характер и не отражают состояние численности этого вида в других колониях. Существует мнение (Maftel, Russ, 2014), что снижение численности птиц в некоторых более изученных колониях может противоречить глобальному увеличению их популяции и, что настоящие оценки численности мировой популяции большой конюги далеки от реальности. В 2013 г., например, у северо-восточного побережья Чукотки было отмечено не менее 8.5 млн особей этого вида. Их скопления находились к северу от известных в этом районе колоний, во многих из которых еще продолжался гнездовой период. Несоответствие между этими наблюдениями и популярными сведениями о численности птиц в этом регионе объясняется недооценкой размеров колоний или увеличением глобальной популяции вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю огромную благодарность А.В. Андрееву, А.В. Кондратьеву и Ю.А. Слепцову за содействие в организации полевых исследований на о-ве Талан; А.В. Кленовой за предоставление дополнительной информации по успеху размножения конюг в 2007 и 2011 гг.; А.И. Обушенковой, И.И. Хардани и А.С. Плещенко, которые принимали участие в сборе материала разные годы. Волонтерам И.А. Кудряшовой, П.В. Тимофеевой и С.А. Строеву — за всестороннюю помощь в полевые сезоны 2018 и 2019 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., Голубова Е.Ю., 2019. Многолетняя динамика численности и успеха размножения большой конюги Aethia cristatella Pallas, 1769 на острове Талан (Охотское море) // Вестник ТвГУ. Серия "Биология и экология". № 1 (53). С. 15—30.
- Андреев А.В., Голубова Е.Ю., Зубакин В.А., Харитонов С.П., 2010. Численность морских птиц на колониях о. Талан: двадцатилетний тренд // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 30—42.
- Андреев А.В., Харитонов С.П., Слепцов Ю.А., 2012. Колонии морских птиц острова Ионы (Охотское море) // Зоологический журнал. Т. 91. № 7. С. 843—855.
- Артюхин Ю.Б., 1990. Морские колониальные птицы о. Арьего Камня (Командорские острова) // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Магадан: ДВО АН СССР. С. 15—18.
- Артнохин Ю.Б., 1999. Кадастр колоний морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Диалог-МГУ. Вып. 1. С. 25–35.
- Артнохин Ю.Б., 1999а. Состояние морских колониальных птиц на острове Медном // Морские птицы Беринги. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 38—39.
- Артиохин Ю.Б., 2003. Дополнения к "Кадастру колоний морских птиц Курильских островов" // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 5. С. 10—12.
- Артиохин Ю.Б., 2016. Средние Курильские острова // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России (под ред. Ю.Б. Артюхина). М.: РОСИП. С. 110—113.
- *Артнохин Ю.Б.*, 2019. Зимнее население птиц открытых вод Охотского моря // Биология моря. Т. 45. № 1. С. 8–16.
- Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., Вяткин П.С., 1999. Случайная гибель морских птиц в дрифтерных сетях на промысле лосося японскими судами в исключительной экономической зоне России в 1993—1998 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Диалог-МГУ. Вып. 1. С. 93—111.
- Артнохин Ю.Б., Бурканов В.Н., Заочный А.Н., Никулин В.С., 2000. Смертность морских птиц в дрифтерных сетях на японском промысле лососей в российских водах Берингова моря в 1993—1999 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Россельхозакадемия. Вып. 2. С. 110—126.
- Артюхин Ю.Б., Трухин А.М., Корнев С.И., Пуртов С.Ю., 2001. Кадастр колоний морских птиц Курильских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Центр охраны дикой природы. Вып. 3. С. 3—59.
- Артюхин Ю.Б., Заочный А.Н., Корнев С.И., Никулин В.С., Тестин А.И., 2001а. Смертность морских птиц в дрифтерных сетях на японском промысле лососей в российских водах Берингова моря в 2000—2001 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Издво Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 81—85.
- *Артнохин Ю.Б., Бурканов В.Н., Никулин В.С.*, 2010. Прилов морских птиц и млекопитающих на дриф-

- терном промысле лососей в северо-западной части Тихого океана. М.: Скорость цвета. 264 с.
- Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Чевризов Б.П., Карасев А.И., 1994. Условия формирования, структура и распределение кормовой базы молоди лососевых рыб в Тауйской губе Охотского моря // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе: сб. науч. тр. МО ТИНРО. СПб. Вып. 308. С. 25—41.
- *Велижанин А.Г.*, 1971. Морские колониальные птицы Курильских островов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 28 с.
- Велижанин А.Г., 1975. Птичьи базары Ямских островов // Охота и охотничье хозяйство. № 7. С. 18—19.
- Велижанин А.Г., 1978. Размещение и состояние численности колоний морских птиц на Дальнем Востоке // Актуальные вопросы охраны природы на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 154—173.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., 2002. Современное состояние планктоноядного сообщества эпипелагиали Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 130. С. 355—407
- Вямкин П.С., 1986. Кадастр гнездовий колониальных птиц Камчатской области // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 20—36.
- Вяткин П.С., 2000. Кадастр гнездовий колониальных морских птиц Корякского нагорья и восточного побережья Камчатки // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 2. С. 7—15.
- Вямкин П.С., 2016. Остров Верхотурова // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России (под ред. Ю.Б. Артюхина). М.: РОСИП. С. 47—48.
- Головкин А.Н., Флинт М.В., 1975. Колониальные гнездовья морских птиц в районе мыса Сердце Камень (Чукотка) // Колониальные гнездовья околоводных птиц и их охрана. М.: Наука. С. 171—173.
- Голубова Е.Ю., 2007. Морские колониальные птицы северной части Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 22 с.
- Голубова Е.Ю., 2011. Мониторинг популяции ста́рика (Synthliboramphus antiquus) в северной части Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 90. № 10. С. 1216—1229.
- Голубова Е.Ю., 2015. Биология размножения белобрюшки (*Cyclorrhynchus psittacula*) на острове Талан (северная часть Охотского моря) // Зоологический журнал. Т. 94. № 7. С. 832—847.
- Голубова Е.Ю., 2018. Динамика численности ста́рика Synthliboramphus antiquus (Gmelin, 1789) на о. Талан (Охотское море, Тауйская губа) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 72–86.
- Дементьев Г.П., 1951. Отряд чистики // Птицы Советского союза. М.: Сов. наука. Т. 2. С. 169—240.
- Дулькейт Г.Д., Шулькин Л.М., 1937. Птицы Шантарских островов // Труды Биол- НИИ при Томском ун-те. Томск. С. 113–136.

- Зеленская Л.А., 2001. Распределение и численность морских колониальных птиц на Командорских островах в 1999—2000 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 64—71.
- Зеленская Л.А., 2009. Численность и распределение птиц на острове Матыкиль (Ямские острова, Охотское море) // Зоологический журнал. Т. 88. № 5. С. 546—555.
- Зеленская Л.А., 2018. Морские открытогнездящиеся птицы Ямских островов (Охотское море). Численность и распределение // Зоологический журнал. Т. 97. № 5. С. 572—581.
- Зубакин В.А., 1990. Некоторые аспекты гнездовой биологии и социального поведения большой конюги (Aethia cristatella) // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Магадан: ДВО АН СССР. С. 9—13.
- Зубакин В.А., Зубакина Е.В., 1991. Гнездовой консерватизм, выживаемость и постоянство пар у четырех чистиковых птиц Охотского моря // Материалы 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17—20 сент. 1991 г. Книга 1. Ч. 1. Мн.: Навука і тэхніка. С. 73—74.
- Зубакин В.А., Кондратьев А.Я., Конюхов Н.Б., Панов Е.Н., 1992. О численности морских птиц острова Большой Диомид // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Институт ДВО РАН. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН. С. 12—13.
- Иванов А.И., Козлова Е.В., Портенко П.А., Тугаринов А.Я., 1953. Фауна СССР. Ржанкообразные. Подотряд Чистиковые. Ч. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 343 с.
- Карташев Н.Н., 1961. Птицы Командорских островов и некоторые предложения по их рациональному использованию // Зоологический журнал. Т. 40. № 9. С. 1395—1409.
- Карташев Н.Н., 1979. Материалы к биологии чистиковых птиц Командорских островов // Орнитология. Вып. 14. С. 144—149.
- Китайский А.С., 1991. Экологические взаимоотношения чистиковых птиц на о-ве Талан (Охотское море) // Материалы 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17—20 сент. 1991 г. Книга 1. Ч. 2. Мн.: Навука і тэхніка. С. 277—278.
- Кленова А.В., Бахтурина Д.С., 2014. Особенности сезонной активности и успех размножения колониальных чистиковых птиц на о. Талан в 2013 г. (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 83–87.
- Кленова А.В., Зубакин В.А., Зубакина Е.В., Колесникова Ю.А., 2012. Проявление признаков индивидуальности и пола в криках саморекламирования родственных видов конюг (Charadriiformes, Alcidae): большой конюги (Aethia cristatella) и белобрюшки (Cyclorhynchus psittacula) // Зоологический журнал. Т. 91. № 7. С. 869—880.
- Кленова А.В., Шиенок А.Н., 2012. Встречи редких видов чистиковых птиц на о. Медном (Командорские острова) летом 2012 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы 13-й международ. научн. конф., посвященной 75-летию со дня рождения известного отечествен-

- ного специалиста в области лесоведения, ботаники и экологии д.б.н. С.А. Дыренкова. Петропавловск-Камчатский. С. 238—242.
- Козлова Е.В., 1957. Ржанкообразные: подотряд чистиковые // Фауна СССР. Птицы. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. Вып. 3. С. 114—143.
- Кондратьев А.Я., 1986. Колонии морских птиц на арктическом побережье крайнего Северо-Востока СССР // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 37—47.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Голубова Е.Ю, Кондратьева Л.Ф., Харитонов С.П. Китайский А.С., 1992. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 72—108.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Харитонов С.П., 1992а. Методы оценки численности массовых видов морских птиц // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 137—152.
- Кондратьев А.Я., 1993. Ржанкообразные Северо-Восточной Азии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. 47 с.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Харитонов С.П., Тар-хов С.В., Харитонова И.А., 1993. Изучение птичьих базаров островов Матыкиль и Коконце (Ямские острова) и полуострова Пьягина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 98. Вып. 5. С. 21–31.
- Кондратьева Л.Ф., 2004. Особенности летнего рациона тихоокеанской чайки *Larus schistisagus* Stejneger на острове Талан, Охотское море // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Центр охраны дикой природы. Вып. 6. С. 91—96.
- *Конюхов Н.Б.*, 1990. Большая конюга // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 112–121.
- Конюхов Н.Б., 1991. Некоторые особенности биологии конюг на колониях Чукотского полуострова // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Магадан: СВКНИИ ДВО АН. СССР. С. 30—32.
- Конюхов Н.Б., 1993. Сравнительная биология некоторых видов закрытогнездящихся чистиковых. Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. М. 190 с.
- Конюхов Н.Б., 1997. Влияние погодных факторов на биологию размножения чистиковых // Известия РАН. Серия биологическая. № 2. С. 228–234.
- Конюхов Н.Б., 2016. Остров Ратманова // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России (под ред. Ю.Б. Артюхина). М.: РОСИП. С. 24—25.
- Конюхов Н.Б., 2016а. Сирениковское побережье Чукотки // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России (под ред. Ю.Б. Артюхина). М.: РОСИП. С. 30—32.
- Леухина В.А., 1999. Выживаемость большой конюги (результаты 1997—1998 годов) // Морские птицы Берингии. Вып. 4. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 21.
- *Леухина В.А., Нос О.В.*, 1999. Выживаемость большой конюги на острове Талан в 1996 году // Морские

- птицы Берингии. Вып. 4. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 13–14.
- Нечаев В.А., 1986. Новые сведения о морских птицах острова Сахалин // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 71–81.
- Панфилов А.М., 2014. Динамика возрастного состава и состояние запаса охотской сельди на современном этапе // Магаданский НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Отчетная сессия (2013). Отчетная сессия ФГУП "Магадан-НИРО" по результатам научных исследований 2013 года: г. Магадан, 28—31 января 2014 г. Магадан: Типография. С. 116—120.
- Перемитин В.Г., 1999. Результаты размножения чистиковых птиц на острове Талан в 1996 году // Морские птицы Берингии. Вып. 4. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 7—11.
- Перемитин В.Г., 1999а. Анализ развития птенцов белобрюшки и большой конюги на острове Талан в 1996 году // Морские птицы Берингии. Вып. 4. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 11—13.
- Портенко Л.А., 1973. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Ч. 2. Л.: Наука. 323 с.
- Пшеничникова О.С., Сорокин П.А., Кленова А.В., 2014. Популяционная изменчивость большой конюги Aethia cristatella (Alcidae, Charadriiformes) // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 570—580.
- Пшеничникова О.С., Сорокин П.А., Кленова А.В., Зубакин В.А., 2015. Пространственно-генетическая структура колонии большой конюги (Aethia cristatella Pallas, 1769) по данным контрольного региона митохондриальной ДНК и микросателлитных локусов // Генетика. Т. 5. № 9. С. 1047—1056.
- Результаты исследований океанологических, фоновых условий, гижигинско-камчатской, тауйской, охотской сельдей, минтая, черного палтуса, ската, длинноперого шипощека и трески в северной части Охотского моря в 2009 г. Отчет о научно-исследовательской работе лаборатории морских промысловых рыб. Магадан. 2010. Инв. № 002738.
- Росляков Г.Е., 1986. Птицы морских побережий Шантарских островов // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 66—70.
- Росляков Г.Е., Росляков А.Г., 1996. К орнитофауне создаваемого национального парка "Шантарские острова" // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: ДВО РАН. С. 86—92.
- Трухин А.М., 2006. Состояние птичьего базара на острове Тюлений (Охотское море) в условиях роста численности ластоногих // Русский орнитологический журнал. Т. 15. Экспресс-вып. 328. С. 794—798.
- Трухин А.М., 2016. Остров Тюлений // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России (под ред. Ю.Б. Артюхина). М.: РОСИП. С. 107—109.
- Трухин А.М., 2013. Биоценотические связи птиц с сообществом животных на лежбищах ластоногих // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспрессвып. 928. С. 2791—2796.

- Трухин А.М., Кузин А.Е., 1996. Многолетняя динамика видового состава и численности морских птиц, гнездящихся на острове Тюлений (Охотское море) // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: ДВО РАН. С. 214—221.
- Условия формирования, структура и распределение кормовой базы молоди лососевых рыб в Тауйской губе Охотского моря в 1988—1990 гг. Заключительный отчет Магаданского отделения ТИНРО. Магадан. 1990. № гос. рег. 01823005233.
- Устинова Е.И., Сорокин Ю.Л., Хен Г.В., 2002. Межгодовая изменчивость термических условий Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 130. С. 44–51.
- Утехина И.Г., 1999. Заметки о пролете птиц на о. Талан весной 1998 г. // Морские птицы Беринги. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. Вып. 4. С. 16—19.
- Утехина И.Г., 2004. Белоплечий орлан Haliaeetus pelagicus (Pallas, 1811) на северном побережье Охотского моря: распространение, численность, экология, миграции. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Харитонов С.П., 1975. Морские колониальные птицы острова Ионы // Колониальные гнездовья околоводных птиц и их охрана. М.: Наука. С. 184—185.
- *Харитонов С.П.*, 1980. Материалы по птицам острова Ионы // Орнитология. Вып. 15. С. 10—15.
- Чернявский В.И., Радченко Я.Г., 1994. Физико-географическая характеристика Тауйской губы Охотского моря // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе. Сб. науч. трудов МО ТИНРО. СПб. Вып. 308. С. 10—24.
- *Шунтов В.П.*, 1998. Птицы дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-центр. Т. 1. 423 с.
- Яхонтов В.Д., 1974. Птичьи базары Пенжинской губы и их состояние // Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф. М.: МГУ. С. 251–252.
- Яхонтов В.Д., 1979. Птицы Пенжинского района // Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 135—162.
- Bedard J., 1969. The nesting of the Crested, Least, and Parakeets auklets on St. Lawrence Island, Alaska // Condor. V. 71. P. 386–398.
- Bedard J., 1969a. Feeding of the least, crested and parakeet auklets around St. Lawrence Island, Alaska // Canadian Journal of Zoology. V. 47. P. 1025–1050.
- Bond A.L., Jones I.L., 2009. Auklet demography and the influence of Norway rats report on results of monitoring to 2009. Homer, AK: Alaska Maritime NWR.
- Bond A.L., Jones I.L., Sydeman W.J., Major H.L., Minobe S., Williams J.C., Byrd G.V., 2011. Reproductive success of planktivorous seabirds in the North Pacific is related to ocean climate on decadal scales // Marine Ecology Progress Series. V. 424. P. 205–218.
- Bond A.L., Jones I.L., Williams J.C., Byrd G.V. 2011a. Diet of auklet chicks in the Aleutian Islands, Alaska: similarity among islands, interspecies overlap, and relationships to ocean climate // Journal of Ornithology. https://doi.org/10.1007/s10336-011-0704-3

- Bond A.L., Jones I.L., Williams J.C., Byrd G.V., 2013. Survival and reproductive success of Crested Auklets Aethia Cristatella in the presence of introduced Norway Rats Rattus norvegicus // Marine Ornithology. V. 41. P. 41—48.
- Bond A.L., Penney E.E., Jones I.L., 2010. Ten years of investigating auklet rat interactions at Kiska Island, Alaska: summary of monitoring from 2001–2010. Homer, AK: Alaska Maritime NWR.
- Buchheit R.M., Ford J.C., 2008. Biological monitoring in the central Aleutian Islands, Alaska in 2008: summary appendices. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 08/12. Homer, Alas. 141 p.
- Bukacin'ski D., Bukacin'ska M., Lubjuhn T., 2000. Adoption of chicks and the level of relatedness in common gull, Larus canus, colonies: DNA fingerprint analyses // Animal Behaviour. V. 59. P. 289–299.
- Burger J., 1988. Measurement of Growth Rates: The Effect of Sampling Time on Weight in a Seabirds // Growth, Development and Aging. V. 55. P. 109–112.
- Byrd G.V., Renner H.M., Renner M., 2005. Distribution patterns and population trends of breeding seabirds in the Aleutian Islands // Fisheries Oceanography. V. 14. P. 139–159.
- Del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., 1996. Handbook of the birds of the world. V. 3: Hoatzin to Auks. Barcelona, Spain: Lynx Editions.
- Drew G., Piatt J.F., Williams J., 2018. Biological responses of Crested and Least auklets to volcanic destruction of nesting habitat in the Aleutian Islands, Alaska // Auk. V. 135. P. 477–485.
- Fraser G., Jones I.L., Williams J.C., Hunter F.N., Schare L., Byrd G.V., 1999. Breeding biology of Crestet Auklets at Buldir and Kasatochi islands, Alaska // Auk. V. 116. № 3. P. 690–701.
- Ibarguchi G., Gaston A.J., Friesen V.L., 2011. Philopatry, morphological divergence, and kin groups: structuring in Thick-billed Murres *Uria lomvia* within a colony in Arctic Canada // Journal Avian Biology. V. 42. P. 134– 150.
- Gaston A.J., Jones I.L., 1998. The auks: Alcidae // Bird families of the world. V. 4. New York: Oxford University Press. Inc. 349 p.
- Gall A.E., Roby D.D., Irons D.D., Rose I.C., 2006. Differential response in chick survival to diet in least and crested auklets // Marine Ecology Progress Series. V. 308. P. 279–291.
- *Harrison N.M.*, 1990. Gelatinous zooplankton in the diet of the Parakeet Auklet: comparisons with other auklets // Study Avian Biology. V. 14. P. 114–124.
- Hipfner J.M., Byrd G.V., 1993. Breeding biology of the Parakeet Auklet compared to other crevice-nesting species at Buldir Island, Alaska // Colony Waterbirds. V. 16. № 2. P. 128–138.
- Hunt G.L., Harrison N.M., Piatt J.F., 1993. Foraging ecology as related to the distribution of planktivorous auklets in the Bering Sea // The status, ecology and conservation of marine birds of the North Pacific. Ottawa: Can. Wildl. Serv. Spec. Publ. P. 28–36.

- Japan Meteorological Agency, 2014. Sea ice in the Sea of Okhotsk. Downloaded from: http://www.data.jma.go.jp/ gmd/kaiyou/english/seaice okhotsk/series okhotsk e.html
- Jones I.L., 1993. Crested auklet (Aethia cristatella) // The Birds of North America. № 70; ed. by A. Poole, F. Gill. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington, D.C.: The American Ornithologists' Union.
- Jones I.L., 1993a. Sexual differences in bill shape and external measurements of crested auklets // Wilson Bulletin. V. 105. № 3. P. 525–529.
- Jones I.L., 2010. Relationships among climate variability, ocean productivity and demography of Aleutian Island, Alaska, populations of three planktivorous seabirds: Least (Aethia pusilla), Crested (A. cristatella) and Whiskered auklets (A. pygmaea) // Final Report, Project 638. Anchorage, AK: North Pacific Research Board. 121 p.
- Jones I.L., Hunter F.M., Fraser G., 2000. Patterns in variation of ornaments of crested auklets Aethia cristatella // Journal of Avian Biology. V. 31. P. 119–127.
- Jones I.L., Hunter F.M., Robertson G.J., Fraserd G., 2004. Natural variation in the sexually selected feather ornaments of crested auklets (*Aethia cristatella*) does not predict future survival // Behavioral Ecology. V. 15. № 2. P. 332–337.
- Kitaysky A.S., 1996. Behavioural, physiological and reproductive responses of alcids (Alcidae) to variation in food availability: Ph.D. Thesis. IRVIWE: University of California, USA.
- Kitaysky A.S., Golubova E.Yu., 2000. Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids // Journal of Animal Ecology. V. 69. P. 248–262.
- Knudtson E.R., Byrd G.V., 1982. Breeding biology of Crested, Least and Whiskered auklets in Buldir Island, Alaska // Condor. V. 84. P. 197–202.
- Konyukhov N.B., Bogoslovskaya L.S., Zvonov B.M., Van Pelt T.I., 1998. Seabirds of the Chukotka Peninsula, Russia // Arctic. V. 51. № 4. P. 315–329.
- Major H.L., Jones I.L., Byrd G.V., Willians J.C., 2006. Assessing the effects of introduced Norway rats (*Rattus norvegicus*) on survival and productivity of Least Auklets (*Aethia pusilla*) // Auk. V. 123. P. 681–694.
- Major H.L., Jones I.L., Charette M.R., Diamond A.W., 2007. Variations in the diet of introduced Norway rats (*Rattus norvegicus*) inferred using stable isotope analysis // Journal of Zoology. V. 271. P. 463–468.
- Major H.L., Bond A.L., Jones I.L., Eggleston C.J., 2013. Stability of a seabird population in the presence of an introduced predator // Avian Conservation and Ecology. V. 8. № 1. P. 2. https://doi.org/10.5751/ACE-00564-080102
- Maftel M., Russ R., 2014. A mass post-breeding movement of Crested Auklets Aethia cristatella in the Chukchi sea // Marine Ornithology. V. 42. P. 31–34.
- North Pacific Seabird Colony Database, 2013. World Seabird Union; Seabird Information Network 2011. North Pacific Seabird Data Portal. (http://axiom.seabirds.net/maps/north-pacific-seabirds/; accessed 10 November 2013).

- Piatt J.F., Hatch S.F., Roberts B.D., Lidster W.W., Wells J.L., Haney J.C., 1988. Populations, productivity, and feeding habits of seabirds on St. Lawrence Island, Alaska. Final Report U.S. Fish and Wildlife Service Alaska, Fish and Wildlife Research Center 1011 East Tudor Road Anchorage, Alaska 99503 Submitted to: Minerals Management Service Environmental Studies Unit 949 East 36th Avenue Anchorage, Alaska 99510.
- Piatt J.F., Roberts B.D., Lidster W.W., Wells J.L., Hatch S.A., 1990. Effects of human disturbance on breeding Least and Crested Auklets at St. Lawrence Island, Alaska // Auk. V. 107. P. 342–350.
- Pietrzak K.W., Mudge M.L., Bode B.E., Rojek N.A., 2018.
 Biological monitoring at Buldir Island, Alaska in 2018.
 U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2018/15. Homer, Alaska.
- Pshenichnikova O.S., Klenova A.V., Sorokin P.A., Zubakin V.A., Konyukhov N.B., Kharitonov S.P., Artukhin Yu.B., 2015. The Crested Auklet, Aethia cristatella (Alcidae, Charadriiformes), does not vary geographically in genetics, morphology or vocalizations // Marine Biology. V. 162. № 6. P. 1329—1342.
- Robinson J.L., Jones I.L., 2013. Year-round spatial and temporal distribution of a small, diving seabird, the Crested Auklet (*Aethia cristatella*), originating from a breeding site at Buldir Island, Aleutian Islands // Pacific Seabird Group 40th Annual Meeting. Abstracts. Portland. P. 61.
- Sealy S.G., 1968. A comparative study of breeding ecology and timing in plankton-feeding alcids (*Cyclorrhynchus* and *Aethia* spp.) on St. Lavrence Island. Alaska. M.S. thesis. Vancouver: Univ. British Colum.
- Sealy S.G., 1982. Voles as a source of egg and nestling loss among nesting auklets // Murrelet. V. 63. № 1. P. 9–14.
- Sealy S.G., 1975. Influence of snow on egg-laying in auklets // Auk. V. 92. P. 528–538.
- Searing G.F., 1977. Some aspects of the ecology of cliffnesting seabirds at Kongkok Bay, St. Lawrence Island, Alaska during 1976. U.S. Dep. Commerce, NOAA, Outer Continental Shelf Environmental Assessment Program. Annu. Rep. V. 5. P. 263–412.
- Sheffield G.L.M., Roby D.D., Gall A.E., Irons D.B., Rose I.C., 2009. The influence of diet and ocean conditions on productivity of auklets on St. Lawrence Island, Alaska // Marine Ornithology. V. 37. P. 227–236.
- Sonsthagen S.A., Talbot S.L., Lanctot R.B., McCracken K.G., 2010. Do common eiders nest in kin groups? Microgeographic genetic structure in a philopatric sea duck // Molecular Ecology. V. 19. P. 647–657.
- Walsh H.E., Jones I.L., Friesen V.L., 2005. A test of founder effect speciation using multiple loci in the auklets (*Aethia* spp.) // Genetics. V. 171. P. 1885–1894.
- Vodolazova D.S., Klenova A.V., Zubakin V.A., Zubakina E.V., 2016. Twenty years changes in survival rates of banded auks (Alcidae) on Talan island, Russia // 5th International Eurasian Ornithology congress, 10–13 May 2016, Çanakkale, Turkey. P. 53.

BREEDING BIOLOGY OF THE CRESTED AUKLET (AETHIA CRISTATELLA, ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

E. Yu. Golubova*

Institute of the Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia *e-mail: elena golubova@mail.ru

The breeding biology of the Crested auklet, Aethia cristatella, was studied in 1989–2019 on Talan Island, Tauiskaya Bay, Sea of Okhotsk. In the early 1990's, the breeding population numbered about 950 thousand individuals. In subsequent years, their numbers decreased to 35-70 thousand individuals in 2016-2017. The onset of egg laying varied from May 18 to June 2 depending on ice conditions, the long-term average being May 22nd. Hatching of chicks lasted from June 19th to July 7th, the average date being June 26th. The weight of hatchlings was 20–40 g (average 31.4). The maximum weight of chicks in the nest averaged between years from 156 to 296 g. By the time of departure to the sea, it amounted to 134–289 g, while the average chick growth rates among the nests varied from 3.5 to 7.4 g/day. Young birds left the island at the end of July to August, at an average age of 30-36 days. Some of them reached the sea, successfully flying off the slope, while the others descended to the ground and significantly lost the weight. The average weight of the chicks captured on the ground varied from 109 to 177 g, in some individuals from 80 to 270 g. There were flying birds among them, but probably those that failed to reach the sea, with a wing length of 120 mm and a weight of 180 g. Their share in favourable years exceeded 60%. Among the others, there were depressive and unhealthy individuals, often still covered with fluff, with a small weight and short wings. In unfavorable years, the vast majority were such, while the total number of the young birds encountered increased multifold. The reproductive success varied from 0 to 90.6% (on average, 35.6), the egg hatching success from 0 to 95% (on average, 66.1), the fledging success from 0 to 96.7% (on average, 44.5). The breeding success rates declined markedly since 2007, and since 2014 a zero breeding success has become regular. The main limiting factor of the reproductive success of Crested aukles was the availability and abundance of their food in the Tauiskaya Bay. Over the last few years, the food supply has noticeably worsened due to climatic and hydrological changes in the northern part of the Sea of Okhotsk. Among the land and avian predators that inhabit the Talan Island and contribute to the death rate of Crested auklet adults, chicks, egg clutches and fledgelings are the Peregrine falcon, Steller's sea eagle, the Raven, the Slate-baked gull, the Ermine, the Red fox and three species of Voles. The most noticeable damage to the population is caused by the Peregrine falcon, with Crested auklets amounting to 30–60% of its bird diet obtained on the island during the entire season.

Keywords: Aethia cristatella, population numbers, phenology, reproductive success, chick weight, predation, Talan Island, Sea of Okhotsk

УЛК 574.91

ФАКТОР НАСЛЕДСТВЕННОСТИ В ВЫБОРЕ ПУТЕЙ МИГРАЦИИ И МЕСТ ЗИМОВОК МОЛОДЫХ ОСОБЕЙ ОРЛА-МОГИЛЬНИКА (AQUILA HELIACA) ИЗ ПОВОЛЖСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© 2021 г. М. В. Корепов^{а, *}, М. М. Ерохина^{а, **}

^аУльяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова, Естественно-географический факультет, кафедра биологии и химии, Ульяновск, 432071 Россия *e-mail: korepov@list.ru

> **e-mail: erokhina.marija@yandex.ru Поступила в редакцию 22.04.2020 г. После доработки 24.08.2020 г. Принята к публикации 09.09.2020 г.

Изучены данные о сроках и путях миграций, местах зимовок девяти молодых и одной взрослой особи орла-могильника (Aquila heliaca). Среди всех помеченных в 2017—2018 гг. спутниковыми передатчиками птиц шесть особей состояли друг с другом в родственных отношениях: два птенца из одного выводка, взрослый орел (самка) и его птенец, два птенца-погодка. Начало первой и второй осенней миграции, в целом, совпало для всех птиц и пришлось на конец сентября—начало октября. Вторая миграция молодых птиц, в сравнении с первой, оказалась менее протяженной за счет спрямления отдельных участков маршрута, а также в результате того, что места зимовки некоторых птиц изменились. Птенцы из одного выводка имели разные маршруты миграции, но зиму провели рядом, в центральной части Аравийского полуострова. Взрослая птица и ее птенец приступили к миграции в разные сроки и мигрировали порознь, но места зимовок обеих птиц совпали. Птенцы-погодки имели самые протяженные маршруты, и оба достигли южной оконечности Аравийского полуострова. При этом старший из птенцов преодолел Баб-эль-Мандебский пролив и перезимовал на Африканском континенте. Младший птенец, долетев до острова, разделяющего пролив, не решился пересечь открытое водное пространство. Совпадение мест зимовок, но использование разных путей миграции родственными птицами дает основание предполагать наследственный характер информации о местоположении зимовок. При этом маршрут миграции у молодых птиц вырабатывается в ходе их первой самостоятельной миграции и сохраняется в дальнейшем.

Ключевые слова: open-могильник, Aquila heliaca, миграция, навигация молодых птиц

DOI: 10.31857/S0044513421040073

Изучение механизмов навигации и ориентации птиц, используемых при осуществлении сезонных миграций, - одна из ключевых тем современной орнитологии (Кишкинев, 2012; Чернецов, 2016). Особый интерес представляют первые миграции молодых птиц. Для объяснения этих миграций разработана гипотеза "компаса и часов", которая выдвинута на основании экспериментов с воробьинообразными птицами и которая является наиболее распространенной в настоящее время (Gwinner, Wiltschko, 1978). Она предполагает существование врожденной пространственновременной программы, отвечающей за время начала, направление и продолжительность миграции, отсутствие врожденной карты и контроля положения на трассе миграции у молодых птиц (Чернецов, 2016). Имеется достаточно убедительных экспериментов, подтверждающих, что отдельные параметры миграции (сроки, направление, длительность) передаются на генетическом уровне (Berthold et al., 1990; Helbig, 1991, 1996; Berthold et al., 1992; Berthold, Querner, 1981; Berthold, 1988; Delmore, Irwin, 2014). Для крупных парящих хищников основная роль в вопросе определения путей миграции молодых птиц из гнездового ареала к местам зимовки долгое время отводилась коммуникации со взрослыми особями (Дементьев, Гладков, 1951) по аналогии с коммуникацией у некоторых других крупных видов птиц, семейные группы у которых (например, у журавлей и белых аистов) сохраняются на протяжении первой осенней миграции и зимовки (Mueller et al., 2013; Chernetsov et al., 2004). Cnytниковое мечение позволило полнее изучить особенности миграции крупных пернатых хищников, в частности была выявлена существенная роль наследственного фактора в определении сроков и путей миграций у гибридов большого и малого подорликов (Väli et al., 2018), гибридов орла-могильника и степного орла (Horváth et al., 2018). Однако навигационные способности молодых птиц и используемые ими ориентиры остаются не изучены (Fransson et al., 2001; Kullberg et al., 2003; Thorup et al., 2011; Кишкинев, 2012; Чернецов, 2016). В связи с этим точные данные, полученные современными методами телеметрии, о путях и сроках миграций, локализации районов зимовок молодых и взрослых птиц, находящихся в родственных отношениях, представляют особый интерес.

В ареале орла-могильника (Aquila heliaca) выделяют до 16 обособленных популяций, описанных на основе географической локализации гнездовых группировок, их биотопической приуроченности и динамики численности (Белик, Галушин, 1999). Западные популяции из Центральной Европы, Балкан, Анатолии и Кавказа считаются оседлыми или частично перелетными, восточные популяции из России и Казахстана — мигрирующими (Horváth et al., 2018). Наши исследования проведены на птицах из поволжской популяции, расположенной у северной границы гнездового ареала вида – в Среднем Поволжье. Орлы-могильники из данной популяции являются дальними мигрантами, основные районы зимовок которых сосредоточены на Ближнем Востоке. Для выяснения особенностей миграции родственных птиц были рассмотрены три модельных варианта: 1) два птенца из одного выводка (самец и самка), 2) взрослый орел (самка) и птенец (самец), 3) птенцы погодки (самцы) от одной пары. В данной работе основное внимание уделено первым осенним миграциям молодых орлов-могильников. Ранее уже было показано, что первая осенняя миграция каждой особи имеет индивидуальные особенности и играет ключевую роль в формировании миграционных маршрутов, которые в общих чертах сохраняются в дальнейшем, в том числе и в весенний период (Корепов и др., 2018).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение путей миграции и мест зимовок орлов-могильников из поволжской популяции проведено в 2017—2018 гг. В этот период на территории Ульяновской обл. GPS/GSM-трекерами (фирма Aquila) помечено 10 орлов-могильников (по 5 особей в 2017 г. и 2018 г.), в том числе 1 взрослая самка и 9 молодых особей первого года жизни (3 самки и 6 самцов). Половую принадлежность определяли по размерам птиц. Трекеры крепили на спину по принципу "рюкзака" с помощью тефлоновых лент. Молодых особей (круп-

ных птенцов и слетков) оснащали трекерами в конце июля-начале августа перед вылетом из гнезда. Взрослых орлов отлавливали на охотничьем участке неподалеку от гнезда с использованием приманки (молодые кролики и голуби). Вес передатчиков 35 г, элемент питания – солнечная батарея. Координаты положения птиц, оснащенных трекерами, определялись каждый час в светлое время суток и при нахождении птицы в зоне действия мобильной связи передавались на сервер несколько раз в сутки. За указанный период (1.08.2017—31.12.2018) от 10 помеченных орлов в общей сложности получено порядка 40 тыс. локаций (от 1330 до 7023 для отдельных птиц). Анализ локаций, треков и полигонов, а также метрические расчеты проведены на портале телеметрических данных производителя GPS/GSM-трекеров Aquilasystem и в программе Google Earth Pro.

В целях изучения особенностей миграции родственных птиц помечено 6 орлов на трех гнездовых участках, описанных ниже. Два птенца из олного выводка (самка Авралька и самец Филипп) помечены 28.07.2017 в гнезде среди агроландшафтов низменного левобережья Волги (Мелекесский р-н). Для них полностью выявлены пути первой (2017 г.) и второй (2018 г.) осенних миграций, первой весенней миграции (2018 г.) и районы первой зимовки (2017-2018 гг.). Взрослая самка Свияга и ее единственный птенец (самец Гуща) помечены 27 и 28.07.2018 в гнезде среди агроландшафтов в бассейне Свияги (Кузоватовский р-н). Для них полностью выявлены пути осенней миграции (2018 г.). Птенцы-погодки (единственные в выводке самцы) помечены 30.07.2017 (Шихан) и 1.08.2018 (Шиханчик) в одном гнезде, расположенном в лесостепных борах в междуречье Сызранки и Терешки на территории Богдановского заказника (Радищевский р-н). Для старшего птенца полностью выявлены пути первой осенней (2017 г.) и первой весенней (2018 г.) миграций, а также районы первой зимовки (2017—2018 гг.), для младшего птенца полностью прослежен путь первой осенней миграции (2018 г.).

Еще 4 птенца помечены на разных гнездовых участках: 27.07.2017 самец Тимоша в гнезде среди лесостепных ландшафтов в бассейне Малой Свияги (Кузоватовский р-н); 27.07.2017 самка Искорка в гнезде среди агроландшафтов в бассейне Малой Свияги (Майнский р-н); 2.08.2018 самка Терешка в гнезде среди лесостепных ландшафтов в бассейне Терешки (Старокулаткинский р-н); 6.08.2018 самец Сура в гнезде среди степных ландшафтов в долине Суры (Карсунский р-н). Для Тимоши и Искорки полностью выявлены пути первой (2017 г.) и второй (2018 г.) осенних миграций, первой весенней миграции (2018 г.) и районы первой зимовки (2017—2018 гг.). Для Терешки

и Суры полностью прослежены пути первой осенней миграции (2018 г.).

За начало миграции принимали день направленного движения птиц из района гнездования/зимовки/летовки, за конец миграции принимали день пересечения ближайшего края области зимовки/летовки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные параметры осенних миграций орлов-могильников из поволжской популяции, полученные с помощью GPS/GSM-трекеров, приведены в табл. 1. Все молодые орлы начали свою первую осеннюю миграцию в третьей декаде сентября-первой декаде октября. Продолжительность первой осенней миграции варьировала от 23 до 53 дней, протяженность — от 3.7 тыс. до 6.9 тыс. км. Начало второй осенней миграции орлов оказалось более растянутым, но в целом укладывалось в тот же период, а вот продолжительность варьировала значительно выше — от 17 до 62 дней. В то же время протяженность осеннего миграционного пути на второй год у молодых орлов, сохранивших прежние районы зимовки (Филипп и Авралька), существенно уменьшилась (на 480 и 1360 км соответственно) за счет спрямления отдельных участков маршрута. Кроме того, у некоторых особей (Искорка и Тимоша) на второй год изменились и районы зимовок, расстояния до них сократилась соответственно на 780 и 2070 км по сравнению с первым годом. При этом новые районы зимовки сформировались на пути маршрута первой осенней миграции. Согласно результатам мечения орлов-могильников на Алтае, для молодых орлов также были характерны более дальняя первая осенняя миграция и более короткие последующие миграции с зимовкой в новом районе (Карякин, 2018).

Взрослые орлы-могильники, насколько можно судить по одной помеченной птице, начинают осеннюю миграцию позже молодых птиц первого года жизни, но при этом преодолевают весь маршрут в более сжатые сроки, без длительных остановок и существенных отклонений от основного направления миграции. Так, взрослая орлица Свияга в 2018 г. приступила к осенней миграции на неделю позже своего птенца Гущи, но достигла мест зимовки, которые у Свияги и Гущи совпали, на две недели раньше (рис. 1). Исследования, проведенные раннее на больших подорликах (Aquila clanga), также показали, что все члены одной семьи (пара взрослых орлов и птенец) начали осеннюю миграцию в разные сроки, и птенец использовал иное направление миграционного пути, нежели взрослые орлы. Однако выяснить область зимовки птенца не удалось,

вследствие его преждевременной гибели (Меуburg et al., 2005). Аналогичная картина предполагается для другого близкородственного вида малого подорлика (*Aquila pomarina*). Две взрослые птицы (гнездящаяся пара) хоть и имели сходный маршрут миграции, приступали к ней по отдельности, в разные сроки (Meyburg, Meyburg, 2009).

Сравнивая маршруты миграции помеченных орлов-могильников, можно выделить два основных миграционных направления: 1) к западу от Каспия — напрямую через Кавказ и 2) к востоку от Каспия — через плато Устюрт. Первое направление использует большинство орлов-могильников поволжской популяции (8 из 10 помеченных птиц). При этом выбор миграционного пути не определяется ни принадлежностью к той или иной гнездовой группировке, ни стереотипом гнездования, ни родственными связями птиц. В частности, в 2018 г. птенцы из одного выводка полетели разными путями (Филипп — через Кавказ, а Авралька — через Устюрт), однако районы их зимовки совпали (рис. 2).

Несмотря на различия в путях миграции, область зимовок молодых орлов-могильников, совершающих первую осеннюю миграцию, в подавляющем большинстве (6 из 9 случаев) располагалась в центральной части Аравийского п-ова. Тольки три молодых орла (Тимоша, Шихан и Шиханчик) достигли южной оконечности Аравийского п-ова, а Шихан, перелетев через Бабэль-Мандебский пролив между Красным и Аравийским морями, оказался на востоке Африки, где в Эфиопии и провел всю зиму и часть весны. Путь первой осенней миграции Шиханчика брата-погодка Шихана – представляет особый интерес для выявления роли наследственности в выборе путей миграции и мест зимовок орлов, так как у Шихана наблюдались самый протяженный маршрут миграции и наиболее удаленная область зимовок. Отслеживание первых осенних миграций Шихана в 2017 г. и Шиханчика в 2018 г. показало, что молодые орлы выбрали различные пути перелета (Шихан – через Кавказ, Шиханчик – через Устюрт), однако обе птицы стремились попасть на Африканский континент (рис. 3). Но если Шихану удалось это сделать (23.10.2017 молодой орел со второй попытки преодолел Бабэль-Мандебский пролив между Красным и Аравийским морями), то попытка Шиханчика 26.11.2018 преодолеть Баб-эль-Мандебский пролив не увенчалась успехом, и он остался зимовать в Йемене (рис. 4). В последнем случае решающую роль, вероятно, сыграло общее для всех парителей стремление избегать обширных морских акваторий.

Таблица 1. Характеристика осенней миграции орлов-могильников из поволжской популяции

T WOULD TO THE	aparseprinta	The state of the s					
Имя	Год	Начало	Конец	Продолжительность, сутки	Протяженность, км	Расстояние от гнезда до зимовки, км	Район зимовки
Тимоша	2017 (juv)	24 сентября	вд9кон 9	44	5708	4346	Йемен
	2018	26 сентября	13 ноября	49	2887	2277	Ирак
Шихан*	2017 (juv)	24 сентября	27 октября	34	6851	4970	Эфиопия
	2018	I	I	I	I	I	I
Искорка	2017 (juv)	29 сентября	в ноября	41	5088	2257	Саудовская Аравия
	2018	11 октября	11 декабря	62	3360	1477	Азербайджан
Филипп**	2017 (juv)	2 октября	26 октября	25	4180	3036	Саудовская Аравия
	2018	20 сентября	6 октября	17	3702	3028	Саудовская Аравия
Авралька**	2017 (juv)	2 октября	12 ноября	42	5580	3099	Саудовская Аравия
	2018	28сентября	23 октября	26	4221	3177	Саудовская Аравия
Гуща***	2018 (juv)	5 октября	12 ноября	39	4148	2808	Саудовская Аравия
Свияга***	2018 (ad)	11 октября	29 октября	19	3681	3022	Саудовская Аравия
Cypa	2018 (juv)	5 октября	в ноября	36	4274	2834	Саудовская Аравия
Терешка	2018 (juv)	6 октября	28 октября	23	3698	2813	Саудовская Аравия
Шиханчик*	2018 (juv)	28 сентября	19 ноября	53	5920	4174	Йемен
Примецания 3	везпопками по	казаны ролственн	ые свази птин —	, одтовом количество	вин опенедиан лепопседс	ан а волишвиолен шили	Примензина Звезпонувами покузрани вопствении в свази птин – опинарудене конинества звезпонек привелена ина птин наубланикся в прамом вопстве * прении.

Примечания. Звездочками показаны родственные связи птиц — одинаковое количество звездочек приведено для птиц, находящихся в прямом родстве: * птенцы-погодки из одного гнезда, ** птенцы из одного выводка, *** взрослая птица (самка) и ее птенец.

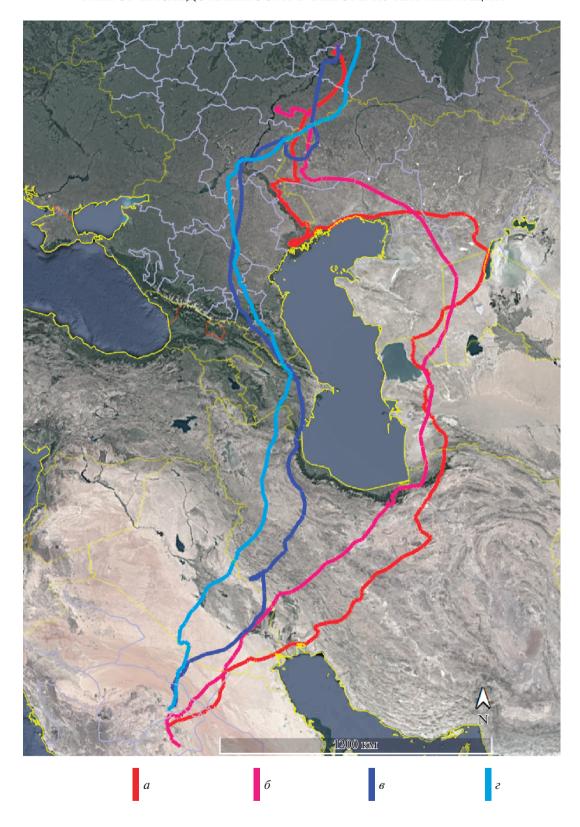


Рис. 1. Маршруты осенней миграции молодых орлов-могильников из одного выводка: Авральки в 2017 г. (a) и в 2018 г. (δ), а также Филиппа в 2017 г. (a) и в 2018 г. (c).

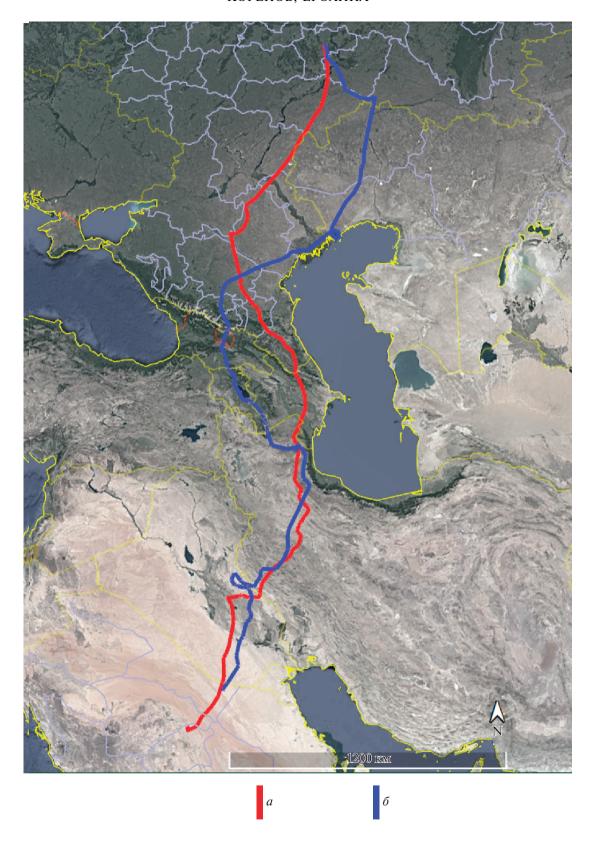


Рис. 2. Маршруты осенней миграции взрослой самки орла-могильника Свияги (a) и ее птенца Гущи (δ) в 2018 г.

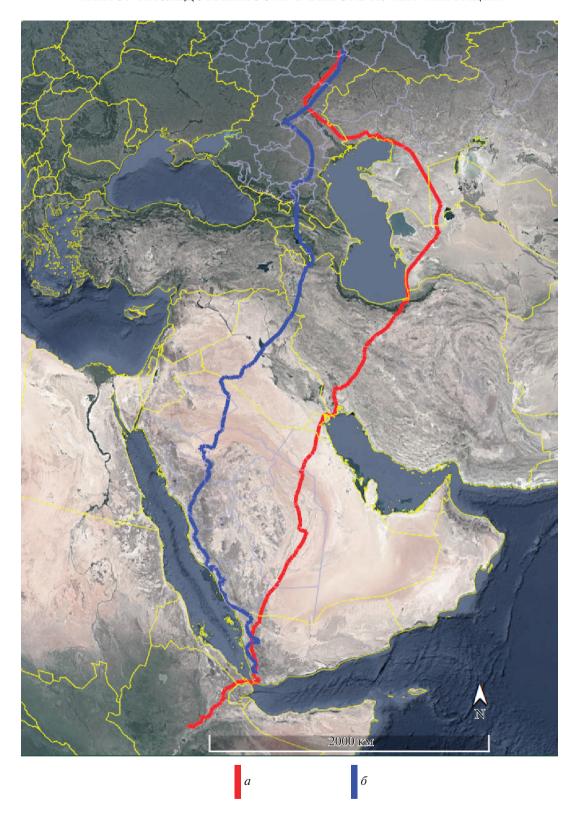


Рис. 3. Маршруты осенней миграции молодых особей-погодков орла-могильника из одного гнезда: Шихана в 2017 г. (a) и Шиханчика в 2018 г. (δ).



Рис. 4. Перемещения молодых особей-погодков орла-могильника из одного гнезда в районе Баб-эль-Мандебского пролива между Красным и Аравийским морями: Шихана в 2017 г. (*a*) и Шиханчика в 2018 г. (*б*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные наблюдения подтверждают, что свою первую миграцию молодые орлы совершают без сопровождения родителей и пользуются врожденными механизмами ориентации и навигации. Возможность использования неопытными мигрантами врожденного представления о магнитных и/или фотопериодических условиях, в которых они должны находиться при прохождении трассы осенней миграции, ранее уже предполагалась (Чернецов, 2016) на основе данных спутникового прослеживания перемещений молодых птиц, в частности чеглоков Элеоноры (Falco eleonorae) (Gschweng et al., 2008) и странствующих альбатросов (Diomedea exulans) (Åkesson, Weimerskirch, 2014).

Во всех трех экспериментах у родственных особей орлов-могильников районы зимовок совпали, при этом в двух из них маршруты первой осенней миграции у родственных птенцов отличались максимально возможным способом. Таким образом, можно предположить, что генетически (наследственно) детерминированными у орлов являются не маршруты миграции, а районы первой зимовки, к которой молодые орлы самостоятельно прокладывают свой индивидуальный маршрут миграции. Как правило, в дальнейшем

первый осенний маршрут в общих чертах повторяется в ходе последующей весенней миграции и становится основным для сезонных перемещений конкретной особи. На второй год маршрут осенней миграции в целом остается прежним, но у отдельных особей значительно сокращается, в результате чего формируются новые места зимовок, расположенные ближе к районам летовки и гнездования. Подтверждением наследственной обусловленности первой осенней миграции орлов-могильников является и то, что в оседлых западных популяциях вида небольшая часть молодых птиц по-прежнему демонстрирует в первую зиму четкую миграцию на юг (Horváth et al., 2018).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам, оказавшим содействие в работах по мечению орлов-могильников в 2017—2018 гг. на территории Ульяновской области, в частности Д.А. Кореповой, С.А. Стрюкову, С.Г. Адамову, О.В. Лукоянову, И.П. Арюлиной, Е.С. Турок, С.В. Шестопёрову, Е.И. Зюзиной, М.К. Тимошенко и Н.А. Рыженкиной.

Исследования проведены в рамках проекта Негосударственного природоохранного центра "НАБУ-Кав-каз" "Спутниковое мечение поволжской популяции солнечных орлов (*Aquila heliaca*)" на средства Союза

охраны природы и биоразнообразия (NABU, Германия), в сотрудничестве с Симбирским отделением Союза охраны птиц России, при поддержке Российской сети изучения и охраны пернатых хищников, AquilaSystems, Научно-исследовательского центра "Поволжье" и Сибирского экологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белик В.П., Галушин В.М., 1999. Популяционная структура ареала орла-могильника в Северной Евразии // Королевский орел. Распространение, состояние популяций и перспективы охраны орла-могильника. С. 129—139.
- *Деменьтев Г.П., Гладков Н.А.*, 1951. Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Советская наука. С. 275—279.
- Карякин И.В., Николенко Э.Г., Шнайдер Е.П., Хорват М., Проммер М., Юхаш Т., Паженков А.С., Зиневич Л.С., 2018. Направление, характер и сроки миграции орлов-могильников из Волго-Уральского региона и Русского Алтая (Россия) по данным GSM/GPS и Argos/GPS-телеметрии // Пернатые хищники и их охрана. Спецвып. 1. С. 140—143.
- Кишкинев Д.А., 2012. О последних достижениях в области изучения навигации у мигрирующих птиц // Бутурлинский сборник: Материалы IV Международных Бутурлинских чтений. Ульяновск: Корпорация технологий продвижений. С. 131—142.
- Корепов М.В., Ковалев В.В., Ерохина М.М., Адамов С.Г., Корепова Д.А., и др., 2018. Миграции, зимовки и летние кочёвки молодых орлов-могильников из Поволжья, Россия // Пернатые хищники и их охрана. № 38. С. 83—92.
- Чернецов Н.С., 2016. Ориентация и навигация мигрирующих птиц // Зоологический журнал. Т. 95. № 2. С. 128—146.
- Åkesson S., Weimerskirch H., 2014. Evidence for sex-segregated ocean distributions of first-winter Wandering Albatrosses at Crozet Islands // PloS ONE. V. 9. № 2. P. e86779.
- *Berthold P.*, 1988. Evolutionary aspects of migratory behavior in European warblers // Journal of Evolutionary Biology. V. 1. № 3. P. 195–209.
- Berthold P., Querner U., 1981. Genetic basis of migratory behavior in European warblers // Science. V. 212. № 4490. P. 77–79.
- Berthold P., Helbig A.J., Mohr G., Querner U., 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species // Nature. V. 360. № 6405. P. 668–670.
- Berthold P., Wiltschko W., Miltenberger H., Querner U., 1990. Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population // Experienti. V. 46. P. 107–108.
- Chernetsov N., Berthold P., Querner U., 2004. Migratory orientation of first-year white storks (Ciconia ciconia): inherited information and social interactions // Journal of Experimental Biology. V. 207. № 6. P. 937–943.

- Delmore K.E., Irwin D.E., 2014. Hybrid songbirds employ intermediate routes in a migratory divide // Ecology Letters. V. 17. № 10. P. 1211–1218.
- Gschweng M., Kalko E.K.V., Querner U., Fiedler W., Berthold P., 2008. All across Africa: highly individual migration routes of Eleonora's falcon // Proceedings of the Royal Society B. V. 275. № 1653. P. 2887—2896.
- Gwinner E., Wiltschko W., 1978. Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, Sylvia borin // Journal of Comparative Physiology A. V. 125. № 3. P. 267–273.
- Fransson T., Jakobsson S., Johansson P., Kullberg C., Lind J., Vallin A., 2001. Magnetic cues trigger extensive refuelling // Nature. V. 414. № 6859. P. 35–36.
- Helbig A.J., 1991. Inheritance of a migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*) // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 28. № 1. P. 9–12.
- Helbig A.J., 1996. Genetic basis, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in Palearctic warblers (Aves: Sylviidae) // Journal of Experimental Biology. V. 199. № 1. P. 49–55.
- Horváth M., Özcan C., Juhász T., Kovács A., Tatar B., Karyakin I., Schmidt M., Tavares J., 2018. Breeding Population Surveys of Eastern Imperial Eagles and Steppe Eagles in Central Anatolia, Turkey // Journal on raptors of the East Europe and North Asia. Suppl. 1. P. 113–114.
- Kramer G., 1953. Die Sonnenorientierung der Vögel // Verhandlungen der DeutschenZoologischen Gesellschaft, ZoologischerAnzeiger. Supplementband. 16. P. 72–84.
- Kullberg C., Lind J., Fransson T., Jakobsson S., Vallin A., 2003. Magnetic cues and time of season affect fuel deposition in migratory thrush nightingales (Luscinia luscinia) // Proceedings of the Royal Society B. V. 270. № 1513. P. 373–378.
- Mueller T., O'Hara R.B., Converse S.J., Urbanek R.P., Fagan W.F., 2013 Social learning of migratory performance // Science. V. 341. № 6149. P. 999–1002.
- Meyburg B.-U., Meyburg C., 2009. Annual cycle, timing and speed of migration of a pair of Lesser Spotted Eagles (Aquila pomarina) a study by means of satellite telemetry // Populationsökologie Greifvogel und Eulenarten. V. 6. P. 63–85.
- Meyburg B.-U., Meyburg C., Mizera T., Maciorowski G., 2005. Family break up, departure, and autumn migration in Europe of a family of Greater Spotted Eagles (Aquila clanga) as reported by satellite telemetry // Journal of Raptor Research. V. 39. № 4. P. 462–466.
- Thorup K., Ortvard T.E., Rabøl J., Holland R.A., Tøttrup A.P., Wikelski M., 2011. Juvenile songbirds compensate for displacement to oceanic islands during autumn migration. Public Library of Science One. V. 25. P. e17903
- Väli Ü., Mirski P., Selis U., Dagys M., Maciorowski G., 2018. Genetic determination of migration strategies in large soaring birds: evidence from hybrid eagles // Proceedings of the Royal Society B. V. 285. № 1884. P. 20180855.

THE HEREDITY FACTOR INFLUENCES THE LOCATION OF WINTERING SITES, BUT NOT THE MIGRATION ROUTES OF JUVENILE IMPERIAL EAGLES (AQUILA HELIACA) FROM THE VOLGA REGION POPULATION

M. V. Korepov¹, *, M. M. Erokhina¹, **

¹Ilya Ulyanov State Pedagogical University, Natural-Geographical Faculty, Biology and Chemistry Department, Ulyanovsk, 432071 Russia

*e-mail: korepov@list.ru **e-mail: erokhina.marija@yandex.ru

Data on the migration routes and wintering sites were collected from nine juveniles and one adult Imperial Eagle (*Aquila heliaca*). Six of all tagged birds were in family relationships: two siblings, one adult bird and its chick, and two birds born a year apart. The onset of the autumn migration appeared to be the same for all birds and it started at the end of September to early October. The second migration turned out to be shorter than the first one for all immature eagles. This was because they flew using more direct routes to their previous wintering sites and that some of them had ended their second migration before they arrived to the first wintering sites. Both siblings had different migration routes, but wintered in the same region. The adult bird and its chick started migrating separately, but had the same routes and wintering sites. Both birds born a year apart had the longest routes and reached the southern part of the Arabian Peninsula. The oldest eagle flew across the Bab El Mandeb Strait and spent the winter in the Ethiopian Highlands. The youngest eagle reached an island located in the strait, but then turned back. The coinciding wintering sites, albeit using different migration routes, by relative birds seems proove the wintering locations, but not the migration routes being genetically determined in the imperial eagles from the Volga region population.

Keywords: Imperial Eagle, Aquila heliaca, migration, navigation juvenile birds

УЛК 591.478

СТРОЕНИЕ, ТЕПЛОЗАЩИТНЫЕ СВОЙСТВА И ЛИНЬКА ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (SOREX ARANEUS)

© 2021 г. Э. В. Ивантер^{а, b, *}

^aПетрозаводский государственный университет, Петрозаводск, 185910 Россия ^bКарельский научный центр РАН, Петрозаводск, 185035 Россия *e-mail: Ivanter@petrsu.ru Поступила в редакцию 10.07.2020 г.

Поступила в редакцию 10.07.2020 г. После доработки 04.08.2020 г. Принята к публикации 16.08.2020 г.

На основании исследований строения волосяного покрова, его удельной теплопроводности и микроструктуры стержня волоса, выполненных на 86 шкурках обыкновенной бурозубки, выявлены приспособительные особенности ее шерсти, связанные с норно-наземным образом жизни в условиях постоянного недостатка тепла. Обитая преимущественно в лесной подстилке и ходах неглубоких нор. но нередко появляясь и на поверхности почвы, зверьки этого вида приобрели в процессе эволюции легкий, не мешающий движениям, но достаточно "теплый", с оптимальными теплоизоляционными свойствами волосяной покров, характеризующийся умеренной густотой и длиной волос, неравномерностью опушения отдельных частей тела, булавовидной конфигурацией апикального сегмента волосяного стержня, слабой извитостью основания волоса и несколько более сильным, чем у волос из других групп млекопитающих, развитием сердцевинного канала. Несмотря на обильную жировую смазку, повышенную прочность волос и отсутствие выраженного ворса (отсюда способность шерсти сгибаться и укладываться в любом направлении), волосяной покров у землероек из-за постоянного соприкосновения с почвой довольно быстро вытирается. Его своевременному восстановлению служат так называемые дополнительные линьки и, в частности, два следующих весной друг за другом процесса смены шерсти, различных по характеру, срокам, направлению и топографии вектора.

Ключевые слова: обыкновенная бурозубка, волосяной покров, дифференциация, параметры, микроструктура стержня, теплопроводность, органогенез

DOI: 10.31857/S0044513421020227

Изучение приспособительных особенностей волосяного покрова землероек представляет большой научный интерес, и прежде всего с позиций эволюционной морфологии, экологической физиологии и таксономии мелких млекопитающих. Обитание этих животных в лесной полстилке и ходах неглубоких нор в условиях постоянной нехватки тепла, а также общее несовершенство терморегуляции способствовало выработке в процессе их эволюции целого комплекса экологических и морфофизиологических приспособлений, направленных на сохранение оптимального энергетического баланса организма со средой при низких и крайне неустойчивых окружающих температурах (Ивантер и др., 1985). Отсюда важность подробного исследования таких адаптивных механизмов физической терморегуляции зверьков, как строение и теплозащитные свойства шерсти, микроструктура волос, географическая, сезонно-возрастная и популяционная изменчивость этих показателей, выявление особенностей строения шерстного покрова, связанных с обитанием в специфических температурных условиях приземного слоя воздуха и т.п. Надо учитывать также и общую слабую изученность данного вопроса, особенно применительно к мелким насекомоядным млекопитающим таежного Севера.

Имеющиеся же в отечественной и зарубежной литературе сведения о строении волосяного покрова обыкновенной бурозубки (далее — бурозубка) не только далеко не полны, но и во многом противоречивы. Если Гудкова-Аксенова (1951) выделяет у этого вида только две категории волос, Соколов и Чернова (Соколов, 1973; Соколов и Чернова, 1998; Чернова, Целикова, 2004) — четыре, а Фогель и Кёпхен (Vogel, Köpchen, 1978) и Хуттерер и Хёртер (Hutterer, Hürter, 1981) — три, то по мнению Боровского (Borowski, 1973) и Скарена (Skaren, 1973), у землероек-бурозубок волосы одного и того же типа способны принимать разный вид в зависимости от конфигурации расши-

ренной апикальной части стержня (концевой гранны). Отрицая дифференцировку волос у землероек-бурозубок на направляющие, остевые и пуховые, Боровский обращает внимание на различную степень их сегментации и в связи с этим выделяет "... следующие 3 типа волос: 1) летние волосы (S) с четырьмя сегментами, иногда с коротким кончиком (пятый короткий сегмент); 2) весенние волосы (Sp) с пятью сегментами, но иногда с шестым сегментом (около 5% волосков); 3) зимние волосы (W) – шестисегментные, иногда с дополнительным седьмым концевым сегментом..." (с. 249). В действительности же, как будет показано ниже, летняя, весенняя и зимняя шерсть землероек состоит из направляющих, остевых и пуховых волос, а волосы с "дополнительным коротким концевым сегментом" есть не что иное, как пуховые. Что же касается характерной для мелких насекомоядных млекопитающих сегментации волос, то, в отличие от Боровского, мы считаем это не примитивным атавистическим признаком, а важной адаптацией к специфическим условиям существования. Здесь вполне уместно вспомнить замечание, содержащееся в статье Башкирова и Жаркова (1934), которые, говоря о пережимах на стержнях остевых и пуховых волос, свойственных представителям семейств Talpidae и Soricidae, предполагают, что эти структурные особенности имеют большое приспособительное значение. Благодаря такой сегментации волосы могут сгибаться в разные стороны, не ломаясь и не свойлачиваясь, что позволяет зверькам легко передвигаться в норах не только головой вперед, но и пятиться назад. Кроме того, такая структура меха обусловливает удерживание в его толще так называемого "инертного воздуха", придающего волосяному покрову зверьков наилучшие теплозащитные свойства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для наших исследований послужили 86 шкурок землероек, отловленных в разные сезоны преимущественно в южных районах Карелии. Изучение расположения волос на шкурке, строения микроструктуры стержня отдельного волоса, его толщины, плотности и высоты, дифференцировки и топографии шерсти, а также сроков и последовательности линьки проводили по общепринятым методикам (Церевитинов, 1951; Кузнецов, 1952; Borowski, 1952; Соколов. 1973; Соколов и др., 1986; Чернова, Целикова, 2004). Микроструктуру волоса исследовали под оптическим микроскопом при увеличении 15×90 (иммерсионный объектив). Отпечатки кутикулярного слоя волос делали на парфюмерном лаке № 1 (Хмелевская, 1965). Определение теплоизоляционных свойств шкурок (по удельной теплопроводности) выполняли с помощью специального прибора ИТ-3, изготовленного по нашему заказу для измерения теплопроводности небольших по размеру неметаллических объектов в Киевском институте технической теплофизики АН УССР. Существенное преимущество этого прибора заключается в большой чувствительности и точности, а также в том, что все необходимые для расчета теплопроводности величины получают непосредственным измерением. Кроме того, для установления сроков и стадий линьки по состоянию мездры и меха просмотрено (в том числе в бинокулярный микроскоп) более 600 сухих коллекционных шкурок и привлечены данные о линьке, содержащиеся в картотеке лаборатории зоологии КарНЦ РАН.

При изучении хода и топографии сезонной линьки применяли метод "картирования" - зарисовки на карточках с трафаретами контура шкурки изменений окраски мезлры и расположения линных пятен. В световом микроскопе определяли функциональное состояние наружных покровов, дифференцировали зрелые волосы от растуших, различали пигментированные и непигментированные участки закладки волоса у изученных объектов кожи и волос. Необходимость световой микроскопии была вызвана тем, что только с ее помощью можно, например, безошибочно отличить растущий зимний волос от окончательно выросшего летнего той же длины. Для этого достаточно рассмотреть под бинокулярным микроскопом строение волосяной луковицы: у зрелых волос она закрытого (колбовидного) типа, а у растущих – открытого (сосочкового). Кроме того, закладка волос не везде сопровождается потемнением мездры. Поскольку волосы землероек имеют зонарную окраску и их концевые сегменты на разных участках шкурки неодинаковы по цвету (на спине – темно-коричневые, на боках — бурые, а на брюхе — белые), то на боках и спине линные пятна бывают видны сразу, а на брюхе — лишь после того, как пробыотся через кожу белые верхушки волос. Сегменты же стержня, лежащие ниже вершины, окрашены в черный цвет. Поэтому при микроскопии кожи с брюшка без видимых признаков линьки легко обнаруживаются изменения (в частности, функционирующие волосяные фолликулы), свидетельствующие о слабо заметной сезонной смене волос.

Трудности в изучении линьки землероек связаны также с разновозрастным составом популяции. Продолжительность линьки одного зверька, как известно, невелика (Borowski, 1958). Но у всей популяции этот процесс растянут, и в один и тот же период в ее составе встречаются особи, находящиеся на разных стадиях линьки. Отсюда и неизбежные сложности в определении последовательности в топографии сезонной смены шерсти.

Следует особо остановиться на правомерности или, скорее, уместности использования при описании архитектоники волос землероек терминов "сегмент" и "перетяжка". Дело в том, что хотя в световом микроскопом волосы землероек и кротов выглядят сегментированными, т.е. состоящими из более широких участков — сегментов и узких участков — перетяжек, в действительности это только кажущийся, чисто зрительный эффект. Если при изготовлении препарата волос случайно раскручивается, то хорошо видно, что он представляет собой сплошную постепенно расширяющуюся ленту, которая в нескольких местах поворачивается вдоль оси на 180°. Число таких поворотов строго определенное для каждой категории волос и изменяется посезонно. Впечатление же сегментированности создается за счет закономерно повторяющихся при поворотах расширений и сужений сердцевинного канала и неравномерности распределения в нем пигмента. Упоминание об этом мы находим и в ряде предшествующих публикаций (Keller, 1978; Hutterer, Hürter, 1981; Kapischke, Muhle, 1988; Соколов, Чернова, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика волосяного покрова

Волосяной покров землероек своеобразен. Он относительно низкий, бархатистый, мягкий, ровный и густой. Волосы тонкие, растут одиночно, перпендикулярно к поверхности кожи и благодаря сегментированному строению легко укладываются в любом направлении.

Свойственная всем представителям семейств Soricidae и Talpidae сегментация волос характерна и для бурозубок. При этом сами сегменты, как правило, хорошо выражены и представляют собой утолщенные, интенсивно пигментированные участки волоса, располагающиеся под углом приблизительно 130° по отношению друг к другу. Сегментация характерна для всех типов волос, кроме направляющих, которые не играют существенной роли в образовании волосяного покрова и, видимо, в какой-то степени выполняют лишь поддерживающую и осязательную функции. Как уже указывалось, сегментное строение волос носит у землероек приспособительный характер. В местах сужения волосы согнуты под тупым углом и способны обеспечивать меху хорошие амортизирующие свойства. Благодаря этому волосяной покров не сминается и, действуя по принципу рессоры, выполняет функцию пружинящего каркаса, позволяя зверьку передвигаться в тесной лесной подстилке и в узких ходах нор.

На спине, боках и верхней стороне хвоста землероек-бурозубок шерсть насыщенного бурого или темно-шоколадного цвета с рыжеватым от-

тенком, а на брюшке и нижней части хвоста серовато-белого с серебристостью. Пигмент в волосах распределен неравномерно. Наиболее интенсивно окрашены расширенные части стержня волоса, а переходы между сегментами более светлые. Окраска шкурки в основном зависит от концентрации пигмента в концевых граннах остевых волос, которые несколько возвышаются над уровнем пуховых и прикрывают последние. В этих апикальных граннах располагается пигмент коричневого цвета. Такой оттенок объясняется наличием черного пигмента в нижележащих сегментах остевых и пуховых волос. На брюшке апикальные гранны остевых волос пигмента не содержат, поэтому в их окрасе нет бурых тонов, и низ тела выглядит серым. При этом клетки сердцевины волос брюшка в большей степени, чем на спине и боках, заполнены воздухом (табл. 1), что в значительной степени компенсирует относительно невысокие теплозащитные свойства редкого и короткого здесь волосяного покрова. Апикальные кончики волос брюшка бесцветны. Они не содержат пигмента и выглядят прозрачными, придавая брюшку характерный серебристый отблеск. Верхушки волос первыми снашиваются, обламываются, секутся, волосы иначе отражают свет, поэтому старая шерсть выглядит тусклой, а новая — блестящей и яркой.

Дифференциация волос. Изучение структуры шерстного покрова и особенностей строения волос различных типов позволяет выделить у бурозубки 4 категории волос: направляющие, остевые I и II порядков и пуховые (рис. 1).

Наибольшей длиной, толщиной и упругостью отличаются направляющие волосы. Количество их незначительно (2—4 на 400—500 остевых и пуховых), но они заметно возвышаются над остальными и хорошо различимы даже невооруженным глазом. Стержень направляющего волоса упругий, почти прямой с веретенообразной, сильно растянутой гранной, без извитости, перетяжек и сегментов. Апикальный кончик постепенно утончается, он длиннее и тоньше кончика остевого волоса. Окрас направляющего волоса темнокоричневый, однотонный, а прикорневая часть и вершина бесцветны.

Стержень волоса состоит из трех слоев ороговевших клеток: кутикулярного, коркового и сердцевинного (рис. 2). Кутикулу направляющего волоса обыкновенной бурозубки, согласно классификации Кузнецова (1952), следует отнести к некольцевидному типу. Ороговевшие бесцветные чешуйки кутикулы на протяжении волоса закономерно меняются по конфигурации и размерам. В прикорневой части волосы покрыты удлиненными чешуйками с ровным округлым краем. По мере расширения волоса в гранну клетки кутикулы становятся короче, а в месте сужения стержня

Таблица 1. Толщина сердцевинного слоя стержня волос обыкновенной бурозубки

	Летняя шерсть			Зимняя шерсть			
Категория волос	n	Толщина сердцевины, мкм	Доля от общей толщины волоса, %	n	Толщина сердцевины, мкм	Доля от общей толщины волоса, %	
			Спина	•			
Направляющий	17	28.9 ± 0.5	57.9	16	18.7 ± 0.7	62.1	
Остевой I	25	29.0 ± 0.3	58.0	20	19.0 ± 0.7	63.4	
Остевой II	25	16.9 ± 0.3	62.4	20	17.9 ± 0.4	70.7	
Пуховой	25	7.9 ± 0.1	63.0	24	5.5 ± 0.2	77.0	
Бок					!	<u>'</u>	
Направляющий	16	27.3 ± 0.4	54.6	15	18.9 ± 0.6	63.0	
Остевой I	24	24.8 ± 0.2	49.9	16	19.6 ± 0.4	65.6	
Остевой II	25	14.6 ± 0.2	56.1	18	17.6 ± 0.3	69.9	
Пуховой	26	6.2 ± 0.1	63.1	21	5.8 ± 0.1	81.0	
'	Брюшко						
Направляющий	18	27.9 ± 0.5	56.1	17	19.8 ± 0.5	64.0	
Остевой I	25	26.7 ± 0.4	53.8	24	19.5 ± 0.5	65.2	
Остевой II	24	14.8 ± 0.3	52.9	26	17.8 ± 0.3	71.0	
Пуховой	23	6.2 ± 0.2	61.0	22	6.1 ± 0.1	83.6	

они опять сильно вытягиваются вдоль волоса, а затем сменяются очень короткими и широкими, с зазубренными краями на концевой части волоса. Чем шире гранна, тем шире и короче чешуйки и ярче выражена зазубренность края. Клетки кутикулы располагаются на поверхности волоса черепицеобразно, налегая друг на друга так, что их свободные края обращены к вершине волоса (рис. 2).

Как считает Кузнецов (1952), такое положение клеток чешуйчатого слоя (раструбом к вершине волоса) и наличие зазубрин на их апикальном свободном краю затрудняет скатывание капелек воды, попавших на волосяной покров, к коже. Кроме того, черепицеобразное расположение чешуек на корне волоса обеспечивает прочное прикрепление его к стенке волосяного влагалища, которое выстлано такими же по форме и размерам чешуйками, но края их направлены в противоположную сторону (Соколов, 1973). К этому следует добавить, что подобное расположение кутикулярных чешуй способствует правильной укладке волос, препятствуя их свойлачиванию, а также препятствует закреплению эктопаразитов.

Под кутикулой волоса располагается корковый слой, который просматривается по всей длине стержня и который образует внутренние стенки сердцевинного канала. Толщина сердцевины и толщина коркового слоя на протяжении волоса изменяются взаимосвязано, демонстрируя отрицательную корреляцию (табл. 1). По разделяемому нами мнению Кузнецова (1952), прочность во-

лоса зависит в основном от коркового слоя, а не от общей толщины стержня. Что же касается пигмента, то, по данным Соколова (1973), корковый слой окрашенных волос содержит его в диффузной или агрегированной форме и поэтому зрительно почти бесцветен, как и чешуйчатый слой.

У бурозубок окрас и толщина стержня волоса зависят от строения и мошности сердцевины размера слагающих ее клеток, наличия в них пигмента и воздухоносных полостей. Толщина сердцевины меняется по мере созревания волоса и неодинакова в различных его частях. Наибольшего развития этот слой достигает в гранне волос, где клетки сердцевины располагаются в виде разделенных воздушными полостями участков. Эти участки содержат пигментные глыбки, состоящие из зерен пигмента и "дисков" (в виде монетных столбиков или таблеток в тубе) (однорядная лестничная сердцевина). В самой широкой части гранны клетки сердцевины лежат в 2-3 ряда (двух-, трехрядная лестничная сердцевина), а в узких частях гранны — в один ряд. В тонких и изогнутых и покрытых самыми длинными чешуйками частях волоса (в местах сужения и в прикорневой части растущего волоса) сердцевина очень vзкая, нитевидная, ее клеточная структура не выражена и пигмент просвечивает в виде отдельных зерен, расположенных гораздо реже, чем в сердцевинных клетках гранны. В самой же вершине и прикорневой части зрелого волоса сердцевина вообще отсутствует и, наоборот, очень хорошо развита и богата пигментом в корне и прикорневой части растущего волоса, особенно в началь-

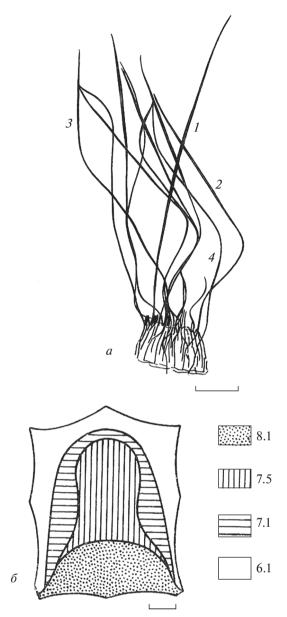


Рис. 1. Особенности строения волосяного покрова обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus*: a — дифференциация волос на категории, δ — изменение высоты волос (мм) на топографически различных участках шкурки. Волос: I — направляющий, 2 — остевой I, 3 — остевой II, 4 — пуховой. Масштаб: a — 1 мм, δ — 1 см.

ный период роста, когда волосы зарождаются еще в толще кожи. Луковицы растущего волоса сильно пигментированы, и это объясняет темный цвет мездры линяющих зверьков (рис. 4). Этим объясняется и темный цвет мездры линяющих зверьков (рис. 3). Таким образом, наличие сердцевины в корне волоса свидетельствует о его росте, а отсутствие сердцевины — о зрелости и окончании роста волос.

Остевой волос короче и тоньше направляющего, но отчетливо сегментирован. Наиболее выра-

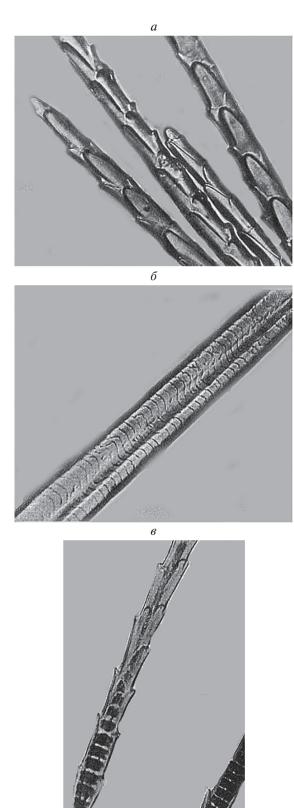
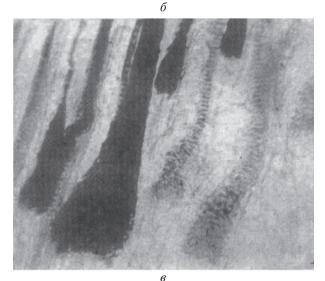


Рис. 2. Микроструктура волоса обыкновенной бурозубки (по отпечаткам на лаке): a — кутикула, δ — продольная бороздка на гранне стержня волоса, ϵ — просвечивающие сквозь кутикулу пигментированные диски сердцевины в перетяжке стержня. Микрофото. Ув. $\times 600$.



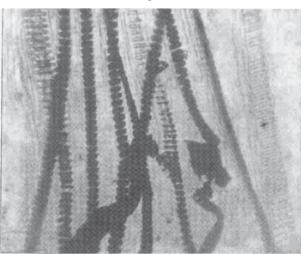


Рис. 3. Закладка и рост волос при сезонной линьке: a — появление пигмента, δ — образование луковиц новых волос, ϵ — растущие волосы в толще кожи. Микрофото. Ув. $\times 600$.

жен апикальный ланцетовидный расширенный сегмент, образующий концевую гранну стержня — он длиннее и шире остальных участков и составляет около половины или по крайней мере четверть всей длины волоса. Для данной категории волос характерны повороты стержня в местах изгиба. Именно эти повороты и обеспечивают укладку волос в любом направлении.

Остевые волосы землероек бывают двух порядков:

Ость I порядка среди сегментированных волос самая длинная и наиболее широкая в гранне, концевой сегмент ее занимает около 50% общей длины волоса. Отгибаясь и прикрывая в виде зонтика подшерсток, апикальные сегменты ости способствуют основной механической защите подпуши и формированию воздушного теплозащитного слоя. Зимой ости шестисегментные, летом — трехсегментные (имеются в виду зрелые волосы). Отличительная черта остевых волос землероек, как уже упоминалось выше, — наличие продольных бороздок по боковым сторонам апикального (концевого) сегмента (рис. 2). В кончике волоса и в местах сгибов и продольных поворотов волоса эти бороздки замкнуты. Они характеризуются разной глубиной и конфигурацией, приобретающей на поперечном срезе форму латинской буквы Н ("Н-профиль"), что имеет таксономическое и адаптивное значение (Hutterer, Hürter, 1981).

Ость II порядка несколько короче и тоньше предыдущего, на концевой сегмент его приходится 25—27% от общей длины стержня. Как зимой, так и летом эти волосы содержат на один сегмент больше: зимой они семисегментные, а летом — четырехсегментные (табл. 2 и 3).

Остевым волосам свойствен зональный поперечно-полосатый окрас — чередование светлых и темных полос, обусловленный своеобразной пигментацией полостей ороговевших клеток сердцевинного слоя, особенно хорошо развитого в расширенных участках стержня (Соколов, Чернова, 1998). Тем не менее характер окраса волос на разных участках шкурки неодинаков. На брюшке концевые гранны ости белые, а на спине и боках темно-коричневые (только самые кончики их бесцветны). Остальные сегменты остевых волос на всех частях тела окрашены в интенсивно черный цвет. При этом наибольшая концентрация меланина наблюдается в клетках сердцевины расширенных участков сегментов, а в перетяжках он распределяется диффузно, и они окрашены светлее. Крупные внутри- и межклеточные воздухоносные полости, преломляя свет, придают волосу характерный блеск и вместе с зональностью окраса и сочетанием темных и светлых сегментов определяют разнообразие оттенков меха на различных участках тела.

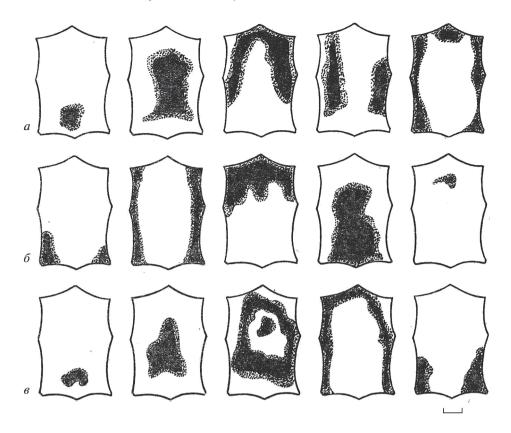


Рис. 4. Последовательность появления пигментных пятен на мездре во время сезонных линек: a — осенняя линька, δ — весенняя первая, δ — весенняя вторая. Масштаб 1 см.

Кутикула остевых волос бурозубки, как и других насекомоядных, относится к некольцевидному типу, она образована одним слоем вытянутых ороговевших бесцветных чешуек со свободным округлым краем, обращенным к вершине волоса (рис. 2). У корня волоса и в перетяжках чешуйки сильно удлинены, контур их ровный, без зазубрин. Относительно неплотно прилегая друг к другу, они не мешают волосу сгибаться в любом направлении и вместе с тем обеспечивают ему достаточную прочность. В гранне же клетки кутикулы превращаются в очень короткие чешуйки, зазубренные по краям и плотно охватывающие стержень.

Корковый слой остевого волоса, как и направляющего, представлен веретеновидными вакуолизированными клетками, образующими стенки полости сердцевинного канала. При этом в местах поворота стержня толщина коркового слоя заметно увеличивается, благодаря чему волосы, несмотря на постоянное сгибание, не ломаются и демонстрируют значительную прочность на разрыв. Сердцевина остевых однорядна. Отсутствуя в кончиках и прикорневой части зрелых волос, она достигает максимального развития в середине апикального сегмента в виде строго чередующихся воздушных полостей и заполненных пиг-

ментом ороговевших клеток. В перетяжках распределение пигмента диффузное, концентрация его слабая, четкой клеточной структуры не наблюдается.

Пуховые волосы — самые тонкие и короткие. Апикальная ланцетовидная гранна развита у них слабее, чем у нижележащих сегментов. По количеству на единицу площади пух превосходит волосы всех остальных типов (на различных участках шкурки они составляют 45—60% волос всех других типов) и выполняют в основном теплозащитную функцию. Пуховые волосы имеют одинаковое число сегментов, как правило, на один больше, чем остевые (4 летом и 7 зимой), но отличаются высотой стержня, длиной и шириной апикальной гранны.

По форме чешуек кутикулы пуховые волосы не отличаются от остевых, но корковый слой у них, как и весь волос, более тонкий (около 2 мкм) и составляет около 20% толщины стержня. Сердцевина же однорядная, лестничная и состоит из рыхло соединенных перемежающихся воздухоносными полостями пигментированных клеток. В расширенных граннах (за исключением апикальной) сердцевинный слой развит сильнее и совершенно отсутствует в кончике и прикорневой части зрелого волоса. Напротив, растущие

Таблица 2. Характеристика летней шерсти обыкновенной бурозубки

-	-	•	• • •				
Категория волос	n	Число волос на 4 мм ²	Длина волоса, мм	Толщина волоса, мкм	Число сегментов		
			Спина				
Направляющий	17	3.6 ± 0.2	5.1 ± 0.06	50.0 ± 0.3	1		
Остевой I	25	114.0 ± 4.0	4.2 ± 0.01	50.0 ± 0.4	3		
Остевой II	25	89.8 ± 5.7	4.0 ± 0.05	27.2 ± 0.4	4		
Пуховой	25	235.3 ± 7.1	3.6 ± 0.02	12.6 ± 0.1	4		
Бок							
Направляющий	16	2.3 ± 0.1	4.7 ± 0.03	49.9 ± 0.5	1		
Остевой I	24	94.6 ± 5.7	4.3 ± 0.04	49.7 ± 0.6	3		
Остевой II	25	66.3 ± 6.5	4.1 ± 0.09	26.1 ± 0.4	4		
Пуховой	26	232.4 ± 5.7	3.4 ± 0.01	9.8 ± 0.2	4		
Брюшко							
Направляющий	18	2.0 ± 0.1	4.4 ± 0.04	49.8 ± 0.6	1		
Остевой I	25	169.2 ± 6.7	4.1 ± 0.04	49.7 ± 0.4	3		
Остевой II	24	83.6 ± 4.9	3.6 ± 0.03	28.0 ± 0.3	4		
Пуховой	23	224.6 ± 7.1	3.3 ± 0.01	10.2 ± 0.1	4		

Примечания. Здесь и далее толщина (ширина) волоса измерялась в расширенной части концевой гранны, а плотность волосяного покрова (число волос на 4 мм 2) рассчитывалась из n=25.

Таблица 3. Характеристика зимней шерсти обыкновенной бурозубки

Категория волос	n	Число волос на 4 мм ²	Длина волоса, мм	Толщина волоса, мкм	Число сегментов			
	Спина							
Направляющий	16	4.1 ± 0.3	8.5 ± 0.09	30.2 ± 0.2	1			
Остевой I	20	119.2 ± 3.1	7.5 ± 0.08	30.1 ± 0.6	6			
Остевой II	20	135.6 ± 5.0	7.0 ± 0.08	25.4 ± 0.4	7			
Пуховой	24	264.2 ± 5.1	6.2 ± 0.03	7.2 ± 0.3	7			
Бок								
Направляющий	15	3.0 ± 0.1	8.5 ± 0.06	30.1 ± 0.3	1			
Остевой I	16	117.0 ± 4.2	7.1 ± 0.05	30.0 ± 0.5	6			
Остевой II	18	104.2 ± 3.6	6.9 ± 0.03	25.2 ± 0.3	7			
Пуховой	21	205.4 ± 3.9	5.9 ± 0.02	7.2 ± 0.4	7			
Брюшко								
Направляющий	17	2.3 ± 0.1	7.9 ± 0.09	31.0 ± 0.4	1			
Остевой I	24	122.3 ± 3.3	6.1 ± 0.07	30.2 ± 0.1	6			
Остевой II	26	141.7 ± 5.1	5.6 ± 0.05	25.1 ± 0.8	7			
Пуховой	22	299.1 ± 5.0	4.6 ± 0.02	7.4 ± 0.6	7			

пуховые волосы отличаются хорошо развитой, богато пигментированной сердцевиной и в прикорневой части, особенно в начальный период роста.

Таким образом, у бурозубок, как и у других мелких представителей отряда насекомоядных, волосяной покров достаточно четко дифференцирован на 4 категории волос, имеющих разное

строение и выполняющих разную функцию. Вместе с тем по сравнению с другими млекопитающими, например грызунами или хищниками, эта дифференциация выражена в наименьшей степени (отчего пуховой волос землероек некоторые авторы склонны относить к ости III порядка), что можно объяснить их более древним происхождением, а также приспособлением к норно-подземному образу жизни.

Плотность волосяного покрова. Шерсть бурозубки довольно густая (табл. 2 и 3), зимняя шерсть гуще летней, причем плотность волос изменяется по сезонам в основном за счет пуховых волос при сравнительно одинаковым количестве остевых и направляющих. Наблюдающееся на протяжении всей жизни зверька закономерное изменение густоты волос при постоянном числе волосяных фолликулов Боровский (Borowski, 1958) связывает с эффектом Денеля — изменением массы и общей поверхности тела животных по сезонам (проявление зимней депрессии). Плотность волос на различных участках шкурки неодинакова. Общее число их на брюшке больше, чем на спине и боках. Причем пуховых волос в 2— 3 раза больше, чем остевых. Направляющие волосы встречаются по всей шкурке, но их очень немного, всего 2-3 волоска на каждые 470-500 волос других категорий.

Толщина волос. Волосы разных типов значительно различаются по толщине (табл. 2, 3). При этом пуховые волосы не только гораздо тоньше остевых и направляющих, но и наиболее выражены по этому признаку. Так, если ширина ланцетовидного апикального сегмента летнего пухового волоса варьирует от 4.5 до 5.0 мкм при коэффициенте вариации (CV) 3.9%, то у остевых II порядка — от 26.0 до 28.7 мкм и CV составляет 13.6%.

В результате осенней линьки волосы всех категорий становятся гуще, тоньше и почти в 2 раза длиннее. Ширина апикальной гранны ости I не превышает зимой 29-30 мкм, ости II порядка — 24.8-26, пухового волоса — 7.2-7.4 мкм. Летом соответствующие показатели — 49.7-50.0, 26.1-28.0 и 9.8-12.6 мкм. В то же время относительная толщина сердцевины от лета к зиме заметно увеличивается: от 50-63% в бесснежный период до 62-84% зимой (табл. 1).

Длина волос. Измерение длины волос проводилось в естественном их положении, без предварительного распрямления. В соответствии с полученными данными по высоте шерсти (рис. 1Б), на шкурке бурозубки можно выделить четыре зоны. Первая зона расположена на крестце, где волосы достигают максимальной длины и густоты (остевые зимнего меха составляют в среднем 8.3 мм). Вторая зона, с длиной волос 7.5 мм, занимает почти всю шкурку. Третья зона узкой полосой охватывает вторую (длина остевых 7.1 мм), а четвертая — всю вентральную сторону тела, где длина волос наименьшая (в среднем 6.1 мм). Виды, у которых, как и у обыкновенной бурозубки, наиболее длинный волос растет в области крестца, по данным Церевитинова (1958), должны относиться к группе с сакральным типом волосяного покрова, характерным в основном для наземных млекопитающих. Однако сравнительно небольшая разница в длине волос на различных участках шкурки (зонах) позволяет отнести изучаемый вид к формам с эквальным (равномерным) типом топографии волосяного покров, чаще всего встречающимся у типичных подземных животных. На наш взгляд, эти два типа топографии опушенности тела применительно к исследуемому виду вполне можно объединить. В этом случае характер распределения волос на шкурке бурозубки, а возможно и других мелких насекомоядных, ведущих норно-подземный образ жизни, следует относить к промежуточному сакро-эквальному типу.

Волосяной покров зверьков, отловленных летом, значительно ниже, чем у зимних. Пуховые волосы, входящие в состав летнего меха, — четырехсегментные, зимнего меха — семисегментные, остевые соответственно трех- и шестисегментные. Высота остевого волоса летом достигает в среднем 4.2 мм при длине эпикального сегмента 2.6 мм. Зимой — соответственно 7.5 и 2.8 мм. Таким образом, зимняя шерсть длиннее летней в 1.8-2 раза, тогда как длина концевого сегмента изменяется незначительно. Это относится и к другим категориям волос (табл. 2, 3). Причем сезонные изменения высоты волосяного покрова связаны не только с изменением числа сегментов, но и их длины. Удлинение к зиме характерно и для направляющих волос, у которых, как уже отмечалось, отсутствует сегментация. Летом длина направляющих на спине составляет в среднем 5.1 мм, а зимой -8.5, т.е. в 1.6 раза больше, на боку: летом -4.7 мм, зимой -8.5, или в 1.8 раза длиннее.

Теплозащитные свойства покровов. О теплозашитных качествах шерсти зверьков мы судили по коэффициенту теплопроводности сухих коллекционных шкурок, измеренному, как уже говорилось выше, с помощью специального прибора ИТ-3 (табл. 4). Между тем известно, что теплозащитные свойства волосяного покрова млекопитающих зависят главным образом не от суммарной массы волос, а от слоя неподвижного (инертного) воздуха, находящегося между волосами. Количество же этого воздуха определяется их густотой, толщиной и длиной, а также структурой ("распушенностью") волосяного покрова. Чем больше распушенность (несминаемость) шерсти. чем тоньше и длиннее волосы, тем больше воздушная прослойка между волосками и, следовательно, лучше сохраняется тепло. Нельзя забывать и о той роли, которую играет в этом процессе специальная кожная мускулатура, отвечающая за сохранение волос в поднятом состоянии, а значит и за теплозащитную функцию (Соколов, 1973).

Сохранение тепла зависит, правда в гораздо меньшей степени, и от инертного воздуха, заключенного в сердцевине волос (а его тем больше, чем сильнее развита сердцевина), а также в порах кожной ткани, а значит от ее толщины и плотности. Обусловленность теплозащитных свойств

Таблица 4. Коэффициент теплопроводности (10⁻³ Вт/м K) шкурок обыкновенной бурозубки

Сезон	n	Пределы	$M \pm m$
Лето	16	38.2-50.0	47.6 ± 0.8
Зима	15	35.0-46.4	37.4 ± 0.6
Осень	12	33.1-41.2	34.7 ± 0.5

Примечания. Зверьки, добытые осенью, находились в состоянии линьки

волосяного покрова обыкновенной бурозубки определенными морфологическими характеристиками и общим состоянием наружных покровов подтверждается нашими исследованиями теплопроводности сухих коллекционных шкурок, относящихся к трем периодам: лету, зиме и периоду осенней линьки (табл. 4).

При этом обнаруженные различия в коэффициентах теплопроводности шкурок мы объясняем указанными выше особенностями кожно-волосяного покрова. Чем длиннее, тоньше и гуще волосы и чем толще кожа, тем ниже коэффициент теплопроводности и, следовательно, выше теплоизоляционные свойства покровов. При этом, как показали результаты измерений, шкурки животных в период линьки удерживают тепло не только не хуже, но даже лучше шкурок животных, находящихся в состоянии покоя. Именно линные шкурки характеризуются наименьшими коэффициентами теплопроводности, на втором месте – шкурки зимних зверьков, на третьем – летних. Более высокие теплоизоляционные качества шкурок линяющих зверьков объясняются несколькими причинами. (1) Кожа v них приблизительно в 5 раз толще, чем в период покоя: (2) Плотность шерсти на линной шкурке возрастает за счет совмещения не выпавших еще старых волос с пробивающимися новыми; (3) К объему термоизолирующего воздуха, складывающегося из неподвижного воздуха, находящегося между волосками, и инертного - в сердцевине старых и новых волос, прибавляется инертный воздух сердцевины растущих волос, а также дополнительный воздух, скапливающийся в пазухах и просто в утолщающейся и расслаивающейся в период линьки кожной ткани. Таким образом, во время линьки механизмы физической терморегуляции не только не утрачивают своего значения, а, напротив, служат важным звеном в поддержании оптимального температурного гомеостаза зверьков и снижают непроизводительные траты энергии и потери тепла в сложные для животных переходные периоды.

Линька. Согласно данных многих авторов (Огнев, 1950; Павлова, 1951; Фадеев, 1955; Марвин, 1966, 1966а, 1969, 1974; Крыльцов, 1958, 1959, 1962, и др.), у млекопитающих первыми во время

линьки развиваются обычно направляющие и остевые волосы. У бурозубки же очередность появления волос разных типов проследить затруднительно. На разных стадиях смены волос в их коже одновременно обнаруживаются крупные фолликулы будущих направляющих и остевых волос и более мелкие фолликулы — пуховых. Позднее, когда становятся заметны уже хорошо сформированные концевые сегменты волос всех категорий и они пробиваются наружу, мездра начинает постепенно светлеть и утончаться.

Как видно из приведенных в табл. 5 данных, первая линька прибылых бурозубок, покинувших гнезда, происходит только осенью — в сентябре октябре. Первые сеголетки с темными пятнами на мездре, занимающими 20-90% плошали шкурки (в среднем 46%), встречались начиная с десятых чисел сентября (11.09.1959, 12.09.1970, 14.09.1975, 11.09.2009), во второй декаде этого месяца линяло уже более 60% исследованных зверьков, а в третьей -80%, причем интенсивность линьки (здесь и далее под термином "интенсивность" понимается относительная площадь шкурки, затронутая линькой, т.е. пигментированием) составляет в среднем 63%. В октябре линька прибылых продолжается. В первой декаде этого месяца линяет 85% исследованных обыкновенных бурозубок с интенсивностью от 8 до 100, в среднем 73%, а во второй -50%, со средней интенсивностью 68% (3-100%). В третьей декаде октября линька прибылых заканчивается. Из 28 добытых в этот период зверьков линяло только 7 (25%), средняя интенсивность 18%. Последние линявшие молодые со шкурками, пигментированными на 3-5%, были пойманы 3 и 6.09.1969, 30.09.1975 и 1.09.2009. Волосы на шкурках прибылых зверьков, отловленных в начале ноября, были разными, т.е. на одной и той же шкурке можно было встретить и летние зрелые волосы с луковицами закрытого типа, и волосы на стадии роста (интенсивно пигментированная прикорневая часть стержня волоса, луковица открытого типа), и зрелые зимние волосы: шестисегментные остевые I, семисегментные остевые II и пуховые – все с закрытыми луковицами. Летние волосы постепенно выпадают, что подтверждается отсутствием их на шкурках зверьков из зимних и ранневесенних сборов, шерстный покров у таких землероек целиком состоял из зимних волос. Все это свидетельствует о полной смене волосяного покрова, происходящей в период осенней линьки.

Следует отметить и необычайную стабильность сроков осенней линьки молодняка, которые с удивительным постоянством повторяются из года в год. Отсутствуют и географические различия. В Англии, Нидерландах, Германии, Финляндии и различных областях России (в Сибири, Московской обл., в Татарии и т.д.) осенью линька сеголеток происходит в одни и те же сроки —

Таблица 5. Интенсивность линьки обыкновенных бурозубок в Карелии по месяцам

-		Самцы		Самки			
Месяц	Число исследованных зверьков, экз.	из них линяющих, %	Относительная площадь пигментированной шкурки, % от площади всей шкурки	Число исследованных зверьков	из них линяющих, %	Относительная площадь пигментирован ной шкурки, % от площади всей шкурки	
			Прибылые				
VI	15	8.8*	<1	14	21.4*	<1	
VII	310	2.2*	<1	249	5.2*	<1	
VIII	328	0.3*	<1	331	0.9*	<1	
IX	105	74.3	56	62	71.0	56	
X	31	71.0	67	52	65.4	46	
XI	18	11.1*	<1	22	4.5*	<1	
XII	17	24.6*	<1	13	38.5*	<1	
I	14	_	_	13	_	_	
II	16	12.5*	<1	1	_	_	
III	14	_	_	14	_	_	
Зимовавшие							
IV	15	6.7	20	3	33.3	30	
V	7	47.0	50	7	28.5	90	
VI	29	24.1	17	14	14.2	3	
VII	48	14.6	6	61	16.5	9	
VIII	19	31.6	2	45	9.7	22	
IX	4	50.0	28	11	_	_	
X	3	66.6	100	6	50.0	<1	

Примечания. * Случаи точечной линьки при общей площади пигментированной шкурки, не превышающей 1% от площади всей шкурки.

в сентябре—октябре (Огнев, 1928; Формозов, 1948; Dehnel, 1949; Crowcroft, 1957; Строганов, 1957; Попов, 1960; Skaren, 1964, 1973; Michielsen, 1966; Borowski, 1968).

Летней "промежуточной" линьки молодых бурозубок, о которой по наблюдениям в Германии пишет Штейн (Stein, 1954), мы не обнаружили. Из 1247 сеголеток, пойманных в июне—августе, лишь у 28 (2.2% от числа просмотренных) имелась темная "точечная" пигментация на мездре (интенсивность линьки не более 1%). Других признаков линьки, в частности роста нового волоса, у них не было, так что считать их линяющими, очевидно, нет оснований.

Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет установить приблизительный порядок смены волос на различных участках шкурки во время осенней линьки сеголеток (рис. 3). Судя по этим данным, начинается она обычно на спине у огузка и распространяется вперед к голове, переходя постепенно на бока и брюшко. Казалось бы,

и волосы соответственно должны заканчивать рост сначала на спине, а в последнюю очередь на брюшке, однако при тщательном исследовании ноябрьских шкурок зрелые зимние волосы были обнаружены одновременно и на верхней, и на нижней стороне тела (на линии середины туловища). Возможно, это объясняется тем, что волосы всех категорий, растущие на спине, обычно превосходят по длине волосы на брюшке. Поэтому волосы на спине, хотя и пробиваются раньше, окончательной зрелости достигают одновременно с волосами брюшка (более длинные волосы дольше растут). Описанный выше порядок осенней линьки не всегда бывает достаточно четким еще и потому, что картина затушевывается неодновременным вступлением зверьков в линьку, а также многочисленными индивидуальными отклонениями.

Весенняя линька у зимовавших зверьков обыкновенной бурозубки начинается в условиях Карелии во второй половине апреля и заканчива-

ется в первой декаде мая (табл. 5), т.е. проходит в те же сроки, что и в других частях ареала (Огнев, 1928; Формозов, 1948; Dehnel, 1949; Stein, 1954; Строганов, 1957; Попов, 1960; Skaren, 1964, 1973). Лишь Кроукрофт (Crowcroft, 1957) и Боровский (Borowski, 1968) указывают для бурозубок Англии и Польши более ранние даты начала весенней линьки — первую декаду марта.

В мае землеройки Карелии линяют с наибольшей интенсивностью. 35% добытых в этом месяце бурозубок имели темную мездру на большей части шкурки (средняя интенсивность 50-90%) и подрастающий летний волос. Между тем в апреле линял лишь один из 18 осмотренных зверьков (5%), а остальные находились в зимнем мехе. Сроки начала линьки варьируют по годам в зависимости от хода весны и состояния популяции. В годы с ранней и дружной весной (1959, 1979, 1981–1982, 1970, 1974, 1986, 1989, 1992, 1998–1999, 2005 и 2009—2010 гг.) первые линяющие особи ловились уже в 20-х числах апреля, а при поздней холодной и затяжной весне (1961-1962, 1966, 1974, 1978, 1987—1988, 1990, 2002—2003, 2006 гг.) не ранее начала-середины мая.

О топографии (порядке смены волос) весенней линьки можно судить по характерному расположению линных пятен на мездре и подросту новых летних волос на фоне зимних. Начинается процесс в паховой области, постепенно распространяется по животу к передней части тела, а затем идет на бока и внутреннюю сторону бедер, переходит на пояснично-крестцовую область и голову и заканчивается на спинной стороне (рис. 4). Это первый этап весенней линьки, приходящийся на конец апреля—первую декаду мая. Во второй половине мая наблюдается следующая фаза весенней линьки, для которой характерен противоположный порядок смены волос. Начинается она около крестца, идет вдоль хребта к голове, затем опускается на бока и брюшко и заканчивается в паховой области, а у самцов также вокруг боковых желез. Других различий в ходе линьки у самцов и самок не отмечено. Нет половых различий и в сроках линьки.

Рассмотренная выше картина двухэтапной весенней линьки перезимовавших зверьков по срокам и направлению соответствует первой и второй весенним линькам, описанным Боровским (Borowski, 1968, 1973). Различна лишь трактовка этого явления. По Боровскому, у каждого зимовавшего зверька бывают две следующие друг за другом, но разграниченные во времени, весенние линьки I и II, при которых смена волос идет в противоположных направлениях: сначала от живота к спине, а затем от спины к животу. Мы же считаем, что каждому зверьку свойственна лишь одна обычная весенняя линька, а не совпадение ее сроков и хода у отдельных особей объясняется

их принадлежностью к различным возрастным генерациям. Первыми начинают линьку зверьки прошлогодних весенних пометов, т.е. более старшие по возрасту. Они и образуют мнимую первую весеннюю линьку. Что же касается второго этапа весенней линьки (по Боровскому, это вторая весенняя линька), то она соответствует массовой линьке особей поздних (летних) генераций. Иначе говоря, зимовавшие бурозубки вступают в весеннюю линьку в зависимости от своего календарного возраста как бы поэтапно. Это и создает ложное впечатление о существовании у одного зверька двух весенних линек. К отрицанию их реальности приходят и некоторые другие исследователи (например, Hyvärinen et al., 1971).

Требует пояснения сравнительно небольшая доля линяющих особей в наших весенних сборах (за апрель-май – всего 21.8%). Причин здесь несколько. (1) Прежде всего, нельзя забывать о том, что сами учеты и сборы зверьков в весенний период нам удавалось проводить далеко не каждый год, так что материал за этот сезон (как и за зиму) в целом оказался немногочислен; (2) Это частично обусловлено большой индивидуальной скоростью линьки. Специальные наблюдения показали, что одна отдельно взятая землеройка может сменить весь свой волосяной покров за 2-5 дней (Wilcke, 1938; Borowski, 1964). А это вообще обусловливает достаточно низкую вероятность отлова линяющих особей; (3) Весенняя линька зверьков нередко перемежается паузами (по Боровскому, это так называемая "прерванная" линька). Мездра в этих случаях непигментированная, хотя смена волосяного покрова еще не закончилась, о чем говорит наличие зимних и летних волос на одной и той же шкурке. Такие животные тоже не попадают в категорию линяющих; (4) Относительно небольшая доля линяющих зверьков в весенних уловах может быть отнесена за счет их пониженной в этот период активности. Передвижения животных с утолщенной в результате линьки в 4—5 раз кожей, по-видимому, сравнительно более ограничены, поэтому вероятность их отлова уменьшается (Borowski, 1968).

В результате весенней линьк у бурозубок происходит замена зимних волос (шестисегментной ости I, семисегментной ости II и семисегментных пуховых) летними: трехсегментной остью I, четырехсегментной остью II и четырехсегментным пухом. Соответственно изменяется и длина волос (табл. 2, 3).

К концу мая весенняя линька у бурозубки заканчивается, и зверьки добываются уже без пигментации на мездре, с коротким летним мехом. Самая поздняя дата поимки самки с признаками начала весенней линьки 4.06.1967 г. Со второй декады июня по середину сентября мех бурозубки, по-видимому, находится в состоянии покоя, о чем свидетельствуют тонкая, светлая мездра, отсутствие линных пятен и прекращение роста волос всех категорий. На зрелость волос указывают луковицы: они закрытого типа.

Нормальной осенней линьки у зимовавших бурозубок не наблюдается, однако у них бывает так называемая старческая (сенильная – "промежуточная", или "остаточная") летне-осенняя линька, заключающаяся в росте нового короткого летнего волоса на некоторых частях тела, большей частью по его дорсальной стороне (Borowski, 1963). Длится эта линька с июня по октябрь, причем у одних особей она может проявиться сразу после завершения весенней линьки, а у других зверьков — после большого перерыва. В соответствии с этим намечается два пика интенсивности старческой линьки: в июне и в октябре, когда доля линяющих животных достигает 30-60%; в остальные месяцы она обычно не превышает 25% (табл. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненное исследование посвящено обыкновенной бурозубке – одному из наиболее типичных представителей обширной экологической группы норно-наземных млекопитающих, или, как их еще называют, полунорников, мелких зверьков, обитающих в лесной подстилке и ходах неглубоких нор, но нередко появляющихся и на поверхности почвы. Этот вид землероек имеет общие, свойственные всем представителям группы мелких насекомоядных млекопитающих признак – волосяной покров образован прямыми направляющими, "шиловидными" отчетливо сегментированными остевыми двух размерных порядков и пуховыми ("зигзаговидными"). Стержень остевого волоса имеет чередующиеся расширения и продольные повороты (на 180°), наконец, вдоль стержня остевого волоса со всех четырех сторон проходят характерные именно для землероек и имеющие таксономическое значение продольные желобки разной глубины и конфигурации. Стержень состоит из трех слоев, волосы же имеют относительно небольшую длину и толщину, окраска зональная, своеобразна сезонная изменчивость. Кроме того, в строении ее наружных покровов выявлены специфические признаки, носящие явно адаптивный характер. По образу жизни, среде обитания, а значит и по строению волос, землеройковые, к которым относится и исследуемый вид, совмещают в себе многие черты, характерные как для настоящих наземных, так и для специализированных подземных млекопитающих, и по существу представляют собой переходный адаптивный тип. Обитая в умеренной и особенно холодной климатических зонах, в условиях постоянных низких температур, эти зверьки приобрели легкий, не мешающий движениям, но достаточно "теплый", с высокими термоизоляционными свойствами волосяной покров, характеризующийся умеренной густотой и длиной волос, неравномерностью опушения отдельных частей тела, булавовидной удлиненной апикальной гранной, слабой извитостью основания волоса и несколько более сильным, чем у других групп, развитием сердцевинного канала.

Сами по себе волосы, как известно, не могут быть хорошим термоизолятором из-за относительно высокой теплопроводности их рогового вещества. Решающее значение в теплозащите, помимо "инертного" воздуха, заключенного в сердцевине волос, имеет так называемый "неподвижный" воздух, образующийся в шерстном покрове между волосами благодаря максимальному исключению конвекционных токов (Соколов, 1973). У землероек-бурозубок удержанию теплозащитного слоя воздуха способствует сама структура меха - одиночное, перпендикулярное к поверхности кожи расположение волос, их сегментация, извитость, дифференциация на категории. Разделяя пух и прикрывая его сверху, остевые и направляющие волосы не только предохраняют мех от сминания и свойлачивания, но и препятствуют выдуванию теплоизолирующего воздуха. Следовательно, обладая сравнительно слабо (в сравнении, например, с полевками) развитой сердцевиной волос, но зато гораздо большей их прочностью (за счет утолщения коркового слоя), землеройки компенсируют недостаточное количество "инертного" воздуха в сердцевине повышенным содержанием "неподвижного" воздуха в толще меха. В результате коэффициент теплопроводности их шкурок даже меньше, чем у грызунов.

Внутренняя микроструктура волос землероек также весьма своеобразна и связана со сложностью жизни в приземном слое воздуха. Сердцевина узкая или прерывистая в самых узких местах перетяжек стержня, что придает волосу особую прочность. Обширная полость стержня перегорожена равномерно распределенными относительно толстыми поперечными балками — дисками, также выполняющими важную адаптивную функцию (Соколов, Чернова, 1998).

Существенным дополнительным компонентом физической терморегуляции мелких норноназемных млекопитающих служит и неравномерность опушения отдельных участков тела. Область спины, подвергающаяся у этих животных наибольшему охлаждению, покрыта самой высокой и густой шерстью, а на более скрытой и, следовательно, лучше защищенной от холода брюшной стороне тела волосяной покров значительно реже и ниже, чем на хребте и боках.

Наконец, у мелких насекомоядных млекопитающих волосяной покров выполняет также важную функцию защиты кожи от механических по-

ИВАНТЕР

вреждений. Благодаря амортизационным свойствам он смягчает давление окружающего субстрата, которое постоянно приходится испытывать мелким зверькам при продвижении в узких ходах нор, лесной подстилке и переплетении трав. При этом функция механической защиты волосяного покрова вступает отчасти в противоречие с функцией термоизоляции (Соколов, 1973). Наибольшей прочностью обладают у землероек волосы со слабо развитой сердцевиной, однако с ее уменьшением ухудшаются их термоизоляционные свойства. Разрешается это противоречие несколькими путями. Один из них заключается в увеличении густоты таких тонкосердцевинных волос, что улучшает термозащитные качества шерсти без ушерба для его механических свойств. Второй путь – дифференциация волосяного покрова, при которой функцию механической защиты берут на себя направляющие и остевые волосы, а терморегуляционную – пуховые. Наконец, третий путь связан с различиями в строении волоса на разных участках его длины. При этом особое значение для защиты шерсти от вытирания приобретают у землероек бессердцевинные кончики волос, обладающие более высокими механическими свойствами благодаря хорошо развитому корковому слою. Большой прочностью на излом отличаются и другие зауженные участки волоса с отсутствием или слабым развитием сердцевины. В этих местах стержень, не ломаясь, легко сгибается в любую сторону, обеспечивая волосу землероек эластичность и предохраняя его от повреждений. У остевых волос полевок таких участков (их называют перетяжками) обычно два у основания и перед гранной, а у землероек больше — от 3 до 9 в зависимости от вида зверька и сезона года.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа проводилась в плане выполнения Государственного задания Федерального исследовательского центра "Карельский научный центр Российской Академии наук".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башкиров И.С., Жарков И.В., 1934. Биология и промысел крота // Ученые записки Казанского государственного университета. Т. 34. Вып. 3. С. 18—31.
- Гудкова-Аксенова Н.С., 1951. Среда обитания и ее влияние на организацию некоторых насекомоядных и грызунов // Ученые записки Горьковского государственного университета. Вып. 19. С. 135—174.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И., 1985. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука. 318 с.
- Крыльцов А.И., 1958. Материалы по линьке мышевидных грызунов. Сообщение І. Линька массовых ви-

- дов полевок северного Казахстана // Зоологический журнал. Т. 37. Вып. 2. С. 271—286.
- Крыльцов А.И., 1959. Материалы по линьке мышевидных грызунов. Сообщение II. Линька различных представителей подсемейства полевок // Зоологический журнал. Т. 38. Вып. 5. С. 745—755.
- Крыльцов А.И., 1962. Топография линьки грызунов и возможность использования ее в качестве таксономического признака // Труды Института защиты растений КазССР. Алма-Ата. Т. 7. С. 418—451.
- Кузнецов Б.А., 1952. Основы товароведения пушно-мехового сырья. М.: Заготиздат. 508 с.
- Марвин М.Я., 1966. Строение волосяного покрова полевок рода *Microtus* Среднего Урала // Ученые записки Уральского государственного университета. Сер. биол. Свердловск. Вып. 3. С. 52—57.
- Марвин М.Я., 1966а. Влияние внешней среды на строение меха млекопитающих // Ученые записки. Серия биол. Свердловск. Вып. 3. С. 137—143.
- Марвин М.Я., 1969. Строение меха Muridae // Труды Уральского отделения Московского общества испытателей природы. Свердловск. Вып. 3. С. 137—143.
- Марвин М.Я., 1974. Строение волосяного покрова грызунов Урала // Научные труды Свердловского государственного педагогического института. Сборник 235. С. 11–22.
- Огнев С.И., 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1. Насекомоядные и летучие мыши. М. 631 с.
- *Огнев С.И.*, 1950. Звери СССР и прилежащих стран. М. Т. VII. 706 с.
- Павлова Е.А., 1951. Сезонные изменения волосяного покрова зайца-беляка и прогноз сроков выходности меха // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего хозяйства. Вып. 10. С. 59–77.
- Попов В.А., 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Госиздат. 466 с.
- *Соколов В.Е.*, 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В. и др., 1986. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 279 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 1998. Новые данные об архитектонике волос землероек и кротов (Insectivora: Soricidae, Talpidae) // Доклады Академии наук. Т. 360. № 5. С. 717—720.
- *Строганов С.У.*, 1957. Звери Сибири. Насекомоядные. М. 267 с.
- Фадеев Е.В., 1955. Строение меха нутрии // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего хозяйства. М. Вып. 15. С. 93—104.
- Формозов А.Н., 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. // Материалы по грызунам. М. Вып. 3. С. 3–110.
- Хмелевская Н.В., 1965. Строение кутикулы волос грызунов, ее изменчивость и значение для систематики // Зоологический журнал. Т. 44. Вып. 7. С. 1064—1074.

- *Церевитинов Б.Ф.*, 1958. Топографические особенности волосяного покрова пушных зверей // Труды ВНИИЖП. М. Вып. 17. С. 256—307.
- *Церевитинов Б.Ф.*, 1951. Дифференцировка волосяного покрова пушных зверей // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего хозяйства. М. Вып. 10. С. 6–17.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н., 2004. Атлас волос млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 429 с.
- Borowski S., 1952. Sezonowe zmiany u wlosienia u Soricidae. Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. V. 7, 2.
- Borowski S., 1958. Variation in density of coat during the life cycle of Sorex araneus araneus L. // Acta theriol. V. 2. № 14. P. 286–289.
- Borowski S., 1963. Old-age moult in the common shrew, Sorex araneus Linnaeus, 1758 // Acta theriol. V. 7. № 19. P. 374–375.
- Borowski S., 1964. Moult of shrews (Sorex L.) under laboratory conditions // Acta theriol. V. 8. № 8. P. 125–135.
- Borowski S., 1968. On the moult in the common shrew // Acta theriol. V. 13. № 30. P. 483–498.
- *Borowski S.*, 1973. Variation in coat and colour in representatives of the genera *Sorex* L. and *Neomys* Kaup // Acta theriol. V. 18. № 14. P. 247–279.
- Crowcroft P., 1957. The life of the shrew. London. 106 p.
- Dehnel A., 1949. Studies in the genus Sorex L. // Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C. V. 4. № 2. S. 17–102.
- Hutterer R.H., Hürter T., 1981. Adaptive Haar Structuren
 bei Wasserspitzmausen (Insectivora, Soricidae) //
 Z. Säugetierk. Bd 46. S. 1–11.
- Hyvärinen H., 1969. On the seasonal changes on the skeleton of the common shrew (Sorex araneus L.) and their

- physiological background // Aquilo. Ser. Zool. V. 7. P. 1-32.
- Hyvärinen H., Pelttari A., Saure L., 1971. Seasonal changes in the histology and alkaline phosphatase distribution of the skin of the common shrew and the bank vole as a function of hair cycle // Aquilo. Ser. Zool. V. 12. P. 43–52.
- Kapischke I.J., Muhle H.-J., 1988. Zur Morphologie der Waldspitzmaus (Sorex araneus) // Staatl. Mus. Tierk Dresden. Bd. 44. № 1. S. 71–74.
- *Keller A.*, 1978. Determination des mammiferes de la Suisse par leur pelage: Talpidae et Soricidae // Revue suisse Zool. № 85. Fasc. 4. P. 758–761.
- *Michielsen N.C.*, 1966. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L., and *S. minutus* L. // Arch. Neerland. Zool. № 17. № 1. P. 73–174.
- Skaren U., 1964. Variation in two shrews, Sorex unguiculatus Dobson and S. a. araneus L. // Ann. Zool. Fenn. V. 1. № 2. P. 94–124.
- Skaren U., 1979. Variation in breeding and moulting in Sorex isodon Turov in Finland // Ann. Zool. Fenn. № 159. P. 1–30.
- Skaren U., 1973. Spring moult and onset of the breeding season of the common shrew (Sorex araneus L.) in Central Finland // Acta theriol. V. 18. № 23. P. 443–458.
- Stein G.H.W., 1954. Materialen zum Haawechsel deutscher Insectivoren // Mitt. Zool. Mus. Berlin. Bd 30. S. 12–34.
- Vogel P., Köpchen B., 1978. Besondere Haarstructuren der Soricidae (Mammalia, Insectivora) und ihre taxonomische Deutung // Zoomorphologia. Bd 89. S. 47–56.
- Wilcke G., 1938. Freilands und gefangenschaftsbeobachtungen an Sorex araneus L. // Z. Säugetierk. Bd 12. S. 332–335.

STRUCTURE, HEAT PROTECTIVE PROPERTIES AND MOLTING IN THE COMMON SHREW (SOREX ARANEUS)

E. V. Ivanter^{1, 2, *}

¹Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, 185910 Russia ²Karelian Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185035 Russia *e-mail: Ivanter@petrsu.ru

Based on studies of the hair coat, its heat conductivity, and the histological and fine structure of hair shafts, all performed using 86 skins of the Common Shrew, adaptive features of its fur associated with its land burrow lifestyle in the conditions of a constant heat deficit are revealed. Living mainly in forest litter and inside passages of shallow burrows, but often appearing also on the soil surface, in the course of evolution this species has acquired a light, but rather warm hair coat not interfering with movements, showing high heat-insulating properties, characterized by moderate hair thickness and length, an irregular pubescence of certain body parts, club-shaped apical segments of the shafts, weakly curved hair bases, and the core canals more strongly developed compared to other groups of mammals. In spite of the abundant fatty grease, the increased strength of a hair and its ability to bend and fit in any direction, the fur of the shrews, due to constantly being in contact with the soil, is wiped off quite quickly. Its timely restoration is served by the so-called additional molting, in particular two processes of changing the coat following the spring, different in nature, timing and direction in which they occur.

Keywords: fur density, topography, hair length, hair thickness, stem fine structure, heat conductivity, organogenesis

УЛК 575.21:591.471.4:599.323.43

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ И МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯЦИИ РИСУНКОВ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ m1 CEPЫХ ПОЛЕВОК (RODENTIA, ARVICOLINAE)

© 2021 г. В. Ю. Ковалева^{а, *}, А. А. Поздняков^а, Ю. Н. Литвинов^а, В. М. Ефимов^{а, b, c, d}

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

^b Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, 634050 Россия

^c Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия ^d Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, 630090 Россия *e-mail: v_kov_65@mail.ru

Поступила в редакцию 28.02.2020 г. После доработки 26.04.2020 г. Принята к публикации 10.05.2020 г.

Исследовали 5500 пар рисунков жевательной поверхности первого нижнего щечного зуба на левой и правой ветвях нижней челюсти особей, относящихся к одиннадцати видам серых полевок *Microtus* s. 1. Выявлено 57 различных морфотипов m1 и 229 их различных сочетаний. Редкие морфотипы (встретившиеся суммарно с обеих сторон менее 5 раз) исключены из дальнейшего анализа. Оставшиеся морфотипы (34 различных, 199 сочетаний, всего 5466 пар) сгруппировали в таблицу сопряженности и применили к ней кластерный анализ. Кластерный анализ симметризованной таблицы сопряженности позволяет интерпретировать визуальную классификацию морфотипов с онтогенетических, точнее, морфогенетических позиций. Выявилось пять морфотипических кластеров, которые различаются по степени сложности морфотипов и соответствуют определенным видам серых полевок. Расстояния между морфотипами внутри кластеров существенно ниже, чем межкластерные расстояния, что свидетельствует о наличии модульности в системе морфотипической изменчивости исследованных видов. Модули сформированы по онтогенетическому сходству, поскольку получены из данных по флуктуирующей асимметрии морфотипов. Морфотип, как отдельная морфологическая структура, также имеет свою собственную модульную структуру, состоящую из двух подмодулей, соответствующих морфогенетическому механизму его усложнения.

Ключевые слова: морфотипы щечных зубов полевок, таблица сопряженности, флуктуирующая асимметрия, модульная структура

DOI: 10.31857/S0044513421040085

Жевательная поверхность первого нижнего щечного зуба (m1) некорнезубых полевок представляет собой последовательность дентиноэмалевых полей, соединенных друг с другом вдоль продольной оси зуба, и ее рисунок характеризуется высокой изменчивостью. Похожие друг на друга рисунки (морфотипы) обычно, с неизбежной долей субъективности, выделяют визуально, и совокупность таких морфотипов образует ту или иную классификацию. В классификациях традиционно учитывают количество и тип замкнутых полей, а также число входящих и выступающих углов на внутренней и внешней сторонах зуба, так называемую-складчатость (Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980; Поздняков, 1995; Васильев, Васильева, 2009). Морфотипы различаются

по частоте встречаемости у разных видов, поэтому они могут иметь определенное диагностическое значение (Ангерманн, 1973; Малеева, 1976; Большаков и др., 1980; Поздняков, 1995; Васильев, Васильева, 2009; Лисовский и др., 2018).

У полевок с правой и левой стороны челюсти в большинстве случаев формируются одинаковые морфотипы m1. Однако достаточно часто встречаются и разные морфотипы, т.е. асимметричные сочетания (Ангерманн, 1973; Еремина, 1974; Смирнов, Бененсон, 1980; Малеева, 1982; Ковалева и др., 2002; Поздняков, Сенотрусова, 2006; Поздняков, 2007, 2010, 2011; Васильев, Васильева, 2009; Kovaleva et al., 2013). Поскольку наблюдаемая асимметрия морфотипов m1 может складываться из разных по своей природе асимметрий

(направленной, флуктуирующей и антисимметрии), их следует разделять и рассматривать отдельно (Захаров, 1987; Ковалева и др., 2002; Palmer, Strobek, 2003; Kovaleva et al., 2013).

Традиционно считается, что флуктуирующая асимметрия отражает в целом несбалансированность генных регуляций внутри организма, неспособность компенсировать средовые и генетические воздействия в ходе развития и напряженность отношений в системе "организм-среда" (Palmer, Strobeck, 1986; 3axapob, 1987; Parsons, 1990, 1992; Dongen, 2006; Klingenberg, 2015). Для выделения флуктуирующей асимметрии можно воспользоваться методами статистического анализа таблиц сопряженности признаков (Кульбак, 1967). В этом случае частоты парных встреч правых и левых морфотипов, представленные в виде таблицы сопряженности, усредняются относительно диагонали таблицы. Симметризованное представление изменчивости морфотипов в таблице сопряженности отражает только флуктуирующую асимметрию. Поэтому кластерный анализ симметризованной таблицы сопряженности позволяет интерпретировать визуальную классификацию морфотипов с онтогенетических, точнее, морфогенетических позиций.

Морфологами давно замечено, что признаки, связанные онтогенетически и/или функционально, коррелируют более тесно, чем любые другие (Olson, Miller, 1958). В настоящее время такие наборы интегрированных признаков называются "модулями". Ключевым свойством модульных систем является то, что они обладают сильными и разнообразными внутренними взаимодействиями и относительно автономны от других таких же модульных единиц, с которыми они связаны в меньшей степени. Поэтому они могут не только функционировать, но и эволюционировать относительно автономно (Cheverud, 1982; Wagner, Altenberg, 1996; Magwene, 2001; Winther, 2001). Bo3никновение новых модулей в эволюции может происходить путем дробления одной большой группы признаков на несколько новых, более мелких, при разрыве внутримодульных взаимодействий (Wagner, 1996; Wagner, Altenberg, 1996). Новые модули могут затем изменяться независимо друг от друга, тем самым увеличивается эволюционный потенциал системы. Периодический "развал" модулей препятствует процессам канализации развития и генетической плейотропии, усиление которых с течением времени могло бы привести к ограничению возможности систем к эволюционным изменениям (Wagner, Altenberg, 1996). С другой стороны, возникновение новых модулей в течение эволюционного времени возможно, благодаря созданию новых функциональных ассоциаций признаков (Wagner, 1996; Wagner, Altenberg, 1996). Таким образом, эволюционные эффекты модульной организации живых систем необходимо рассматривать в двух аспектах: в пределах одного модуля (интеграции) и между разными модулями (автономия) (Goswami, Polly, 2010).

В многочисленных работах сформулирован ряд актуальных вопросов, касающихся роли морфологической модульности в эволюции (Raff, Sly, 2000; Schlosser, 2002; Pigliucci, 2003; Колчанов, Суслов, 2006; Wagner et al., 2007; Klingenberg, 2008, 2014; Kuratani, 2009; Murren, 2012; Goswami et al., 2014; Rasskin-Gutman, Esteve-Altava, 2014; Ковалева и др., 2019). В их числе вопросы о широте распространения модульности среди живых организмов, методах идентификации модулей, биологических гипотезах возникновения модульности и интеграции и, наконец, о наиболее типичных примерах морфологических модулей в различных организмах и морфологических системах.

В настоящее время модульная организация выявлена в самых разных морфологических структурах. В частности, показана модульная организация нижней челюсти (Ehrich et al., 2003; Renaud et al., 2012), в составе которой молярный модуль можно рассматривать в качестве полуавтономного (Labonne et al., 2014). Следуя логике иерархической "вложенности" модулей разного уровня, в настоящей статье мы рассмотрели взаимоотношения процессов модульности и интеграции в системе морфотипической изменчивости m1 серых полевок *Microtus* s. l. на основании данных о флуктуирующей асимметрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследована морфотипическая изменчивость первого нижнего щечного зуба (m1) одиннадцати видов серых полевок "*Microtus*" s. l. (номенклату-

¹ По восточноевропейской полевке исследован материал, хранящийся только в Сибирском зоологическом музее, собранный в естественных местообитаниях в трех местах: Горный Алтай, Онгудайский р-н (1974 г.); Горный Алтай, Чемальский р-н, хр. Иолго (1974 г.); Кемеровская обл., Кемеровский р-н, Рудничный бор (1997 г.). По кариотипированным образцам распространение обыкновенной полевки в Зауралье охватывает территорию на восток до линии Томск-Новосибирск-Онгудай-Монгольский Алтай (Малыгин, 1983). По имеющимся на настоящий момент данным восточнее этой линии обитает восточноевропейская полевка (Моролдоев и др., 2017; Моролдоев, Картавцева, 2017), в том числе и в окрестностях Новосибирска (Якименко, Крюков, 1997). В Европе в зоне совместного обитания видов-двойников восточноевропейская полевка предпочитает более влажные и более закрытые местообитания (Окулова и др., 2008; Баскевич и др., 2012). В Чемальском р-не Алтая эта полевка отловлена в следующих биотопах: хвойный лес в долине реки, суходольное березовое редколесье и низинный заболоченный луг, а в Онгудайском р-не - в заболоченном лесу, в лиственном лесу, на горном лугу (Юдин и др., 1977), т.е. в биотопах, нехарактерных для обыкновенной полевки. Учитывая сказанное, есть основания полагать, что исследованный нами материал относится к восточноевропейской полевке. Поэтому материал, проанализированный ранее (Поздняков, 2011), следует идентифицировать как относящийся не к обыкновенной, а к восточноевропейской полевке.

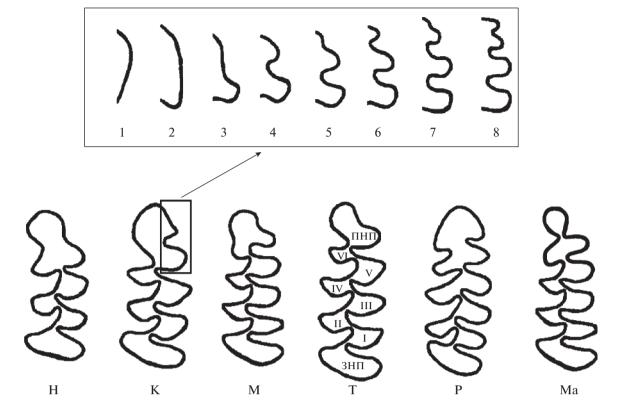


Рис. 1. Схема классификации морфотипов m1. В рамке показаны варианты строения передней непарной петли. $\Pi H \Pi$ — передняя непарная петля, $3H\Pi$ — задняя непарная петля, I-VI — замкнутые треугольники. Остальные пояснения в тексте.

ра дана по: Bannikova et al., 2010; Абрамсон, Лисовский, 2012) из: Сибирского зоологического музея ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск; Зоологического музея МГУ, Москва; Зоологического института РАН, Санкт-Петербург.

В работе использована авторская методика визуального описания изменчивости жевательной поверхности т1 (Поздняков, 1993, 2011). При выделении морфотипов использовали буквенноцифровое кодирование. На первом этапе учитывали количество и форму замкнутых дентиновых полей. В качестве критерия отчленения одного поля от другого принимали смыкание пристеночного дентина противоположных сторон зуба в перешейке между полями. На этом этапе выделено шесть групп морфотипов, обозначенных буквами. Первые четыре буквы соответствуют количеству замкнутых полей треугольной формы: H - 3, K - 4, M - 5, T - 6. В двух оставшихся группах — Р и Ма – последняя пара полей (считая от задней непарной петли (ЗНП)) не разделена. В группе Р слиты четвертый и пятый треугольники, в группе Ма слиты шестой и седьмой треугольники (рис. 1).

На втором этапе к буквенному обозначению морфотипа слева и справа приписывали числа, равные количеству изгибов лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли (ПНП),

соответственно (рис. 1). Например, кодировка 3H6 обозначает морфотип с тремя замкнутыми треугольными полями, тремя изгибами лабиальной стороны ПНП и шестью — лингвальной.

Суммарную сложность морфотипов в ряду Н-К-М-Т рассчитывали, как сумму числа замкнутых полей (с коэффициентом 3) и числа изгибов лабиальной и лингвальной стороны ПНП. Коэффициент подобрали с учетом того, что при замыкании треугольника у основания ПНП число изгибов ПНП уменьшается на 2, при этом число замкнутых полей увеличивается на 1 (рис. 1). Следовательно, разница в сложности между морфотипами, различающимися на один замкнутый треугольник, при прочих равных обстоятельствах должна характеризоваться тремя единицами. Поэтому группам морфотипов серых полевок в качестве показателя сложности поставлены в соответствие следующие числа: H - 15, K - 18, M - 21, T - 24. Согласно этому алгоритму, суммарная сложность морфотипа 3H6 равна 24 (= $3 + 5 \times 3 + 6$), а 3K6 — 27 (=3 + 6 \times 3 + 6). Для групп морфотипов Р и Ма, со слитыми четвертым и пятым, а также шестым и седьмым треугольниками, при разделении слитых полей образуются два дополнительных замкнутых треугольника и морфотипы группы Р переходят в группу М, а морфотипы Ма –

в теоретически возможную группу с показателем сложности 27, следующую за Т. Поскольку при этом количество замкнутых полей увеличивается на единицу, но не происходит никаких изменений в переднем отделе, то группе Р ставится в соответствие показатель 20 (=21-1). Аналогично, группе морфотипов Ma - 26 (=27-1).

Таким образом, в рамках данной визуальной классификации положение любого морфотипа в пространстве всех возможных морфотипов однозначно определяют три параметра: сложность лабиальной стороны, сложность замкнутых полей, сложность лингвальной стороны. Обозначим их C1ab, Ccf, Clin соответственно. Суммарная сложность морфотипа Csum = C1ab + Ccf + Clin. В случае, когда рассматриваются пары морфотипов, встретившихся у одних и тех же особей, число признаков удваивается и они получают обозначения C1abL, CcfL, ClinL, CsumL и C1abR, CcfR, ClinR, CsumR, соответственно, для левой и правой стороны челюсти.

Особи старших возрастных групп по строению моляров существенно не различаются между собой (Voyta et al., 2013). Моляры ювенильных особей характеризуются тонкой эмалью, плохо выраженным пристеночным дентином, почти не выраженным обособлением полей. Поэтому их не включали в анализ.

Исследовали 5500 пар рисунков жевательной поверхности первого нижнего щечного зуба на левой и правой ветвях нижней челюсти особей, относящихся к одиннадцати видам серых полевок *Microtus* s. 1. Выявлено 57 различных морфотипов m1 и 229 их различных сочетаний. Морфотипы, встретившиеся суммарно с обеих сторон менее 5 раз (3Н5, 3Н6, 4Н4, 6Н4, 1К7, 3К4, 4К7, 4K8, 2P3, 3P3, 4P4, 2M2, 3M6, 4M6, 1T3, 1T5, 3T3, 3T5, 1Ma1, 1Ma2, 1Ma3, 2Ma3, 3Ma3), исключены из дальнейшего анализа вместе со своей парой. После этого осталось 5466 пар рисунков (34 различных морфотипа, 199 сочетаний, из них 33 симметричных и 166 – асимметричных) (рис. 2). Тем не менее, симметричные пары вариантов встречаются значительно чаще, чем асимметричные. Общая по всем видам доля симметричных особей составила 72.1%, асимметричных, соответственно, 27.9%.

Асимметрия морфотипов и асимметрия сложности морфотипов — не одно и то же. Асимметрия морфотипов наблюдается, когда слева и справа есть различия хотя бы по одному показателю сложности. Под асимметрией сложности в рамках данной статьи мы рассматриваем только асимметрию суммарной сложности. Одной и той же суммарной сложности могут соответствовать несколько разных морфотипов, в том числе из разных групп. В частности, в нашем случае 34 анализируемым морфотипам соответствуют де-

вять градаций суммарной сложности (23, 24, ..., 31) (табл. 1).

Для каждого вида абсолютная и относительная частоты (число и доля) совместной встречаемости вариантов морфотипов m1 с правой и левой стороны челюсти у одних и тех же особей представлены нами в виде квадратных таблиц сопряженности² (Кульбак, 1967; Agresti, 2007), в которой ключами строк являются идентификаторы левых морфотипов, ключами столбцов — идентификаторы правых морфотипов. В каждой видовой таблице сопряженности сумма относительных частот равна единице.

Объемы видовых выборок сильно различаются между собой. Так, например, для A. oeconomus n=2568, для M. paradoxus n=119, для B. juldaschi n=120 (табл. 1). Если рассчитать таблицу сопряженности по всей выборке, то почти наполовину она будет состоять из таблицы сопряженности A. oeconomus. Чтобы скорректировать разницу в объемах видовых выборок, были вычислены таблицы сопряженности относительных частот по всем 11 видам полевок и средняя всех таблиц взята в качестве объединенной таблицы сопряженности. Таким образом, все видовые таблицы сопряженности вошли в объединенную таблицу с равным весом.

Относительная частота каждой пары морфотипов w_{ij} в клетке объединенной таблицы сопряженности была принята в качестве веса этой пары. Суммарный вес всех пар морфотипов, очевидно, равен 1. Между всеми восемью показателям визуальной сложности морфотипов была рассчитана матрица коэффициентов взвешенной корреляции (табл. 2) по формуле

$$r_{xy} = \frac{\sum_{i,j} w_{ij} (x_{ij} - \overline{x}) (y_{ij} - \overline{y})}{\sqrt{\sum_{i,j} w_{ij} (x_{ij} - \overline{x})^{2}} \sqrt{\sum_{i,j} w_{ij} (y_{ij} - \overline{y})^{2}}},$$

$$\overline{x} = \sum_{i,j} w_{ij} x_{ij}, \quad \overline{y} = \sum_{i,j} w_{ij} y_{ij},$$

где x и y — показатели визуальной сложности для пары морфотипов (i,j),

 \overline{x} , \overline{y} — взвешенные средние показателей x и y.

Проблема уровня значимости была решена следующим образом. Минимальный объем видовой выборки, n = 119 - y *M. paradoxus*. Считаем его нижней оценкой для всей матрицы. Учитываем общее число коэффициентов корреляции в таблице -28 - u делаем поправку Бонферрони, т.е.,

² Таблицы сопряженности для морфотипов m1 и M3 полевки-экономки приведены в работе Ковалевой с соавторами (2002), а для морфотипов m1 десяти видов серых полевок приведены в дополнительном файле к статье Ковалевой с соавторами (2019: https://journals.eco-vector.com/ecolgenet/rt/ metadata/9290/0).

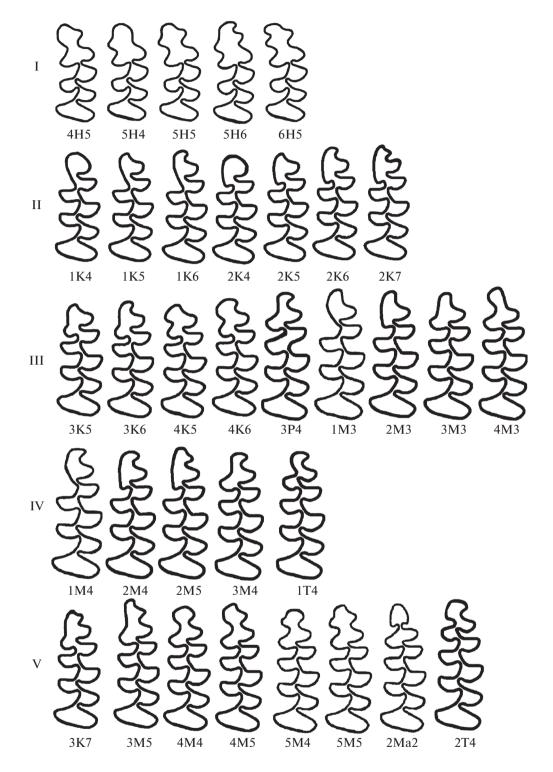


Рис. 2. Рисунки морфотипов серых полевок с обозначением морфотипического класса (схематично).

принимаем для уровня значимости p табличное значение коэффициента корреляции, рассчитанное при $p_{\rm B}=p/28$. Например, при $p_{\rm B}=0.05$ в качестве табличного значения брали 0.286, а не 0.180, при $p_{\rm B}=1$ E-10 -0.587, а не 0.549 и т.д. Для всех

коэффициентов корреляции, превышающих по модулю 0.587, принимали $p_{\rm B} < 1{\rm E}{-}10$. Понятно, что при таком упрощенном подходе значимость полученных коэффициентов корреляции сильно занижена, но для целей статьи этого вполне до-

THE PROPERTY OF THE PROPERTY O	морфотипов и их парамстры
GOT WITHINGTON ONLO	симметричных пар
ижесть аже ожето П	тастота встречаемости
1	-
9	аОлица

Таблица 1. Частота встречаемости симметричных	гаемс	CTI	и си	MM	етрі	ТЧН		арм	þdoj	пар морфотипов и их параметры	ПОВ	ИИ	ХПЗ	ıpan	мет	Iqd																	
Виды (п)	4 H	ک H 4	S H S	5 H	6 H 5	- 7 4	1 × ×	- X 9	∠ ∠ ∠ ∠ ∠ ∠ ∠ ∠ ∠ ∠ ∠ ∠ ∠	2 X v	6 K 2	2 X V	ω×ν	6 K 3	4 \(\times \cdot \times \cdot \)	4 X 0	ε 1 4	3 M	2 ∑ €	% ∑ %	4 Σ ε 	2 M M 2 4	2 X 4	ε <u>Σ</u> 4	1 H 4	ε X Γ	<i>ω</i> ∑ <i>ω</i>	4 Z 4	4 Σ α	δ <u> </u>	ν Σ ν	2 F 4	2 Ma
M. agrestis (226)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	21	0	0	0	0 80		0	0 40	20	0 5	0	4	0	0
A. fortis (489)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	144	22	0		0 123	3 64		0	0 3		2 0	0	0	0	0
L. gregalis (412)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		4		89	0	0	2 1	14 213			9 0		2 0	0	0	0	_
B. juldaschi (120)	2	3	98	7		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0		0 0		0 0	0	0	0	0
A. maximowiczii (623)	0	0		0	0	0	3	0	0	∞		0	45	~	4	2	0	0	20 1	166	3		0	4 100		0	1 10		18 2	0	0	0	0
A. middendorffii (319)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	9	7		0	0 113		0	0 16	38		0	0	0	0
A. mongolicus (215)	0	0	0	0	0	0	2	0	0	9	3	0	9	6	0	0	0	0	4	15	0			14 67			0 1		0 0	0	0	0	0
A. mujanensis (150)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	7	0	0	0	13	4		0	0 33			0 1	35	4 1	0	0	7	0
A. oeconomus (2568)		0	0	0	0	24	828	56	20 8	819	51		16	4	0	0	0	0	30	7	0		0		0		0 0		0 0	0	0	0	0
M. paradoxus (119)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0 19		0	0 0	4	4		0	0	-
M. rossiaemeridionalis (225)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0		0	0 70			0 2	108	- & l	<u> </u>	<u> </u>	0	-
All	3	3	87	2	-	24	833	99	20 8	834	55	-	70	22	4	7	3	4	207 3	374	6	0	2 15	158 768		1	1 79	286	5 16		5	2	3
Clab	4	5	5	5	9	-	1	-	7	2	7	7	3	3	4	4	3	-	2	c	4	2		2	3		3 3		4	5	5	7	2
Ccf	15	15	15	15	15	18	18	18	18	18	18	18	18	18		18	20 2	21	21	21 21		21 21		21 21	1 24	18	3 21	21	1 21	21	21	24	26
Clin	5	4	5	9	5	4	5	9	4	5	9	7	5	9	S	9	4	3	3	3	3	4		4	4	4	7 5		4 د	4	5	4	7
Csum	24	24	24 25 3	26	56	23	24	25	24	25	26	27	26	27 2	27 2	28 2	27 2	25	56	27 2	28 2	28 26		27 28	8 29	9 28	3 29	29	9 30	30	31	30	30
Кластер	Ι	Ι	Ι	Ι	I	II	Ш	II	II	II	II	П	Ш		шшшшш			I III	I III		III IV	V V		IV IV	V IV	>	\ \ \	^	Λ	Λ	Λ	>	>
Примечания. Подчеркнуты модальные морфотипы. Жирным шрифтом выделены субмодальные морфотипы	лодал	IBHB	ле м	фдо	юти	ПЫ.	Жир	ным	ıdш	ифто	M Bb	идел	ены	cy6	МОД	алъ	ные	мор	фоти	IIbi.	-				-								

3ООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 100 № 4 2021

п правоп сте	роны нижне	11 1011100111						
All Sp	ClabL	CcfL	ClinL	CsumL	ClabR	CcfR	ClinR	Csum R
ClabL	1.000	-0.290*	0.104	0.320*	0.887 *10	-0.283	0.095	0.244
CcfL	-0.290*	1.000	-0.648 *10	0.741 *10	-0.279	0.956 *10	-0.594 *10	0.726^{*10}
ClinL	0.104	-0.648^{*10}	1.000	-0.250	0.109	-0.585^{*9}	0.784 *10	-0.275
CsumL	0.320*	0.741^{*10}	-0.250	1.000	0.263	0.720 *10	-0.293*	<u>0.918</u> *10
ClabR	0.887 *10	-0.279	0.109	0.263	1.000	-0.276	0.095	0.324*
CcfR	-0.283	0.956 *10	-0.585^{*9}	0.720^{*10}	-0.276	1.000	-0.663 *10	0.749^{*10}
ClinR	0.095	-0.594^{*10}	<u>0.784</u> *10	-0.293*	0.095	-0.663 *10	1.000	-0.276
Csum R	0.244	0.726^{*10}	-0.275	0.918 *10	0.324*	0.749*10	-0.276	1.000

Таблица 2. Коэффициенты взвешенной корреляции параметров визуальной сложности морфотипов с левой и правой стороны нижней челюсти

Сѕит В 0.244 | 0.726*10 | -0.275 | 0.918*10 | 0.324* | 0.749*10 | -0.276 | 1.000 | Примечания. * $-p_B < 0.05$; *m $-p_B < 1$ E-m, m > 1; p_B — уровень значимости с коррекцией по Бонферрони. Жирным шрифтом выделены корреляции при $p_B < 1$ E-10. Подчеркнуты коэффициенты корреляции между парными билатеральными показателями сложности.

статочно. Для сокращения записи одна звездочка в показателе степени (*) означает $p_{\rm B} < 0.05;$ (*m) — $p_{\rm B} < 1{\rm E-m},$ где m = 2, 3, ..., 10.

Каждая пара различных морфотипов может появиться на левой и правой стороне челюсти в любом порядке, например, 2К4—2К5 и 2К5—2К4. Такой паре морфотипов соответствуют две клетки таблицы сопряженности, симметричные относительно диагонали таблицы. Частоты встречаемости морфотипов в этих клетках могут не совпадать друг с другом, характеризуя направленную асимметрию. Различия между сторонами в случае направленной асимметрии считаются генетически детерминированными (Захаров, 1987; Palmer, 1996). Направленную асимметрию в таблицах сопряженности обычно устраняют усреднением частот, симметричных относительно диагонали таблицы (Кульбак, 1967), по формуле

$$w'_{ii} = w'_{ii} = (w_{ii} + w_{ii})/2.$$

Флуктуирующую асимметрию характеризует суммарная доля асимметричных пар, которая не меняется после устранения направленной асимметрии. После устранения направленной асимметрии и получения симметричной матрицы каждая строка объединенной таблицы сопряженности нормировалась на сумму ее значений по формуле

$$p_{ij} = w'_{ij} / \sum_{j} w'_{ij}.$$

Сумма значений по строкам таблицы сопряженности — это частота встречаемости каждого морфотипа. После нормировки на сумму различия между морфотипами характеризуются только их относительными частотами встречаемости в парах со всеми морфотипами, независимо от собственной частоты. Для каждого морфотипа сумма таких частот равна 1.

Между наборами полученных частот вычислена матрица евклидовых расстояний Кавалли-Сфорца—Эдвардса (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Ковалева и др., 2002) по формуле

$$d_{ij}^{2} = \sum_{k} (\sqrt{p_{ik}} - \sqrt{p_{jk}})^{2}.$$

Далее к этой матрице расстояний применен кластерный анализ (Ward, 1963) (рис. 3). Для пяти полученных кластеров вычислена матрица внутри- и межкластерных средних квадратов расстояний (Миркин, 1980) (табл. 3).

Таким образом, для данного набора морфотипов получено две классификации: параметрическая, в виде сочетания трех параметров сложности каждого морфотипа (Clab, Ccf, Clin), и кластерная — на основе матрицы евклидовых
расстояний между морфотипами. Параметры и их
значения определяются систематиком на основании визуального сходства морфотипов. Визуальное восприятие достаточно субъективно. Однако
при любой визуальной классификации появле-

Таблица 3. Матрица внутри- и межкластерных средних квадратов евклидовых расстояний между морфотипами в % от максимально возможных значений

Кластер	I	II	III	IV	V
I	34	97	99	100	100
II	97	52	84	88	97
III	99	84	64	78	85
IV	100	88	78	52	80
V	100	97	85	80	69

Примечания. Жирным шрифтом выделены внутрикластерные средние евклидовых квадратов расстояний между морфотипами.

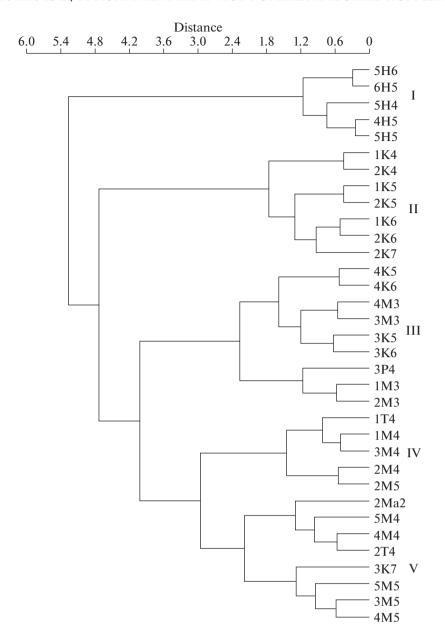


Рис. 3. Кластеризация морфотипов m1 11 видов серых полевок *Microtus* s. 1., построенная методом Уорда (Ward, 1963) по объединенной матрице относительных частот совместной встречаемости морфотипов с правой и левой стороны нижней челюсти. I—V — классы морфотипов.

ние любого морфотипа, а также их совместное появление у одной и той же особи объективно и определяется программой онтогенеза (морфогенеза) особи. Соответственно, чем чаще встречаются в паре разные морфотипы, тем ближе их морфогенетические программы. Таблица сопряженности морфотипов опирается не на их визуальное сходство (например, параметров сложности), а отражает только частоту совместной встречаемости морфотипов, иными словами, близость их морфогенезов. По таблице сопряженности рассчитывается матрица евклидовых расстояний между морфотипами, поэтому классификация,

получаемая в результате кластерного анализа, по своей природе является морфогенетической.

Визуальная (параметрическая) и кластерная (морфогенетическая) классификации абсолютно не обязаны соответствовать друг другу. Однако, если морфотипы в полученных кластерах близки и по визуальным параметрам, это фактически означает независимое объективное подтверждение субъективной классификации систематика.

Расчеты проводились с помощью пакетов PAST (Hammer et al., 2001) и Jacobi4 (Polunin et al., 2019; *jacobi4.ru*).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В большинстве исследованных нами образцов морфотипы с правой и левой стороны челюсти были симметричными (табл. 2). Однако у каждого вида от 17 до 41% особей имели различные морфотипы на разных сторонах челюсти. Кластерный анализ таблицы сопряженности, отражающей флуктуирующую асимметрию морфотипов, показал наличие пяти кластеров (рис. 3). Первый кластер характеризует изменчивость морфотипов памирской полевки (Blanfordimys juldaschi (Severtzov 1879)), в него вошли самые простые морфотипы с тремя замкнутыми треугольниками (4Н5, 5Н4, 5Н5, 5Н6, 6Н5) (табл. 1, рис. 3). Второй кластер отражает изменчивость морфотипов полевки-экономки (Alexandromys oeconomus (Pallas 1776)), в него вошли морфотипы с четырьмя замкнутыми треугольниками и сложностью лабиальной стороны ПНП не выше двух (1К4, 1К5, 1К6, 2К4, 2К5, 2К6, 2К7) (табл. 1, рис. 3). Третий кластер характеризует изменчивость морфотипов A. fortis и A. maximowiczii. В него вошли морфотипы с четырьмя замкнутыми треугольниками и сложностью изгиба лабиальной стороны ПНП выше двух (3К5, 3К6, 4К5, 4К6), кроме 3К7, морфотипы с пятью замкнутыми треугольниками и сложностью изгиба лингвальной стороны ПНП, равной трем (1M3, 2M3, 3M3, 4M3), а также 3P4 (табл. 1, рис. 3). Четвертый кластер отражает изменчивость морфотипов ряда видов — узкочерепной полевки (Lasiopodomys gregalis (Pallas 1779)), темной полевки (Microtus agrestis (Linnaeus 1761)), A. middendorffii и A. mongolicus. В него вошли морфотипы, главным образом, с пятью замкнутыми треугольниками, сложностью изгиба лингвальной стороны ПНП выше трех и сложностью изгиба лабиальной и лингвальной сторон ПНП в сумме не выше семи (1М4, 2М4, 2М5, 3М4, 1Т4) (табл. 1, рис. 3). Пятый кластер характеризует изменчивость морфотипов муйской полевки (А. mujanensis) копетдагской полевки (M. paradoxus Ognev et Heptner 1928) и восточноевропейской полевки (M. rossiaemeridionalis Ognev 1924). В него вошли морфотипы, главным образом, с пятью замкнутыми треугольниками и сложностью изгиба лабиальной и лингвальной сторон ПНП в сумме выше семи (3М5, 4М4, 4М5, 5М4, 5М5), а также 3К7, 2Т4, 2Ма2 (табл. 1, рис. 3).

В табл. 2 приведена матрица коэффициентов взвешенной корреляции восьми билатеральных показателей визуальной сложности морфотипов. Обращает на себя внимание, что 4 из 6 самых больших корреляций концентрируются по боковым диагоналям матрицы, отражая сильные статистические связи между парными билатеральными показателями сложности (ClabL - ClabR; CcfL - CcfR; ClinL - ClinR; CsumL - CsumR). Остальные корреляции отражают положитель-

ную зависимость между сложностью замкнутых полей и суммарной сложностью морфотипа как для одной стороны (только левой или только правой CcfL-CsumL; CcfR-CsumR), так и для противоположных сторон (CcfL-CsumR; CcfR-CsumL). Кроме того, сложность замкнутых полей имеет отрицательную корреляцию со сложностью лингвальной стороны моляра (CcfL-ClinL; CcfR-ClinR; CcfR-ClinR; CcfR-ClinL), также для одной и противоположных сторон.

ОБСУЖДЕНИЕ

Идея использования флуктуирующей асимметрии для исследования закономерностей морфогенеза билатеральных морфологических структур широко известна (Астауров, 1927; Van Valen, 1962; Palmer, Strobeck, 1986, 2003; 3axapob, 1987, 2001; Parsons, 1990, 1992; Graham et al., 2003; Kellner, Alford, 2003; Klingenberg, 2003; Васильев, 2005; Вершинин и др., 2007; Гилева и др., 2007; Graham et al., 2010; Ерофеева, 2014; Рахмангулов и др., 2014; Ялковская и др., 2014, 2016; Гордеева, 2016; Козлов, 2017). Щечные зубы полевок, особенно m1 и M3, ввиду широкого спектра изменчивости рисунка их жевательной поверхности предоставляют хорошую возможность для исследований в этом направлении. Известно, что разные виды полевок различаются не столько наборами вариантов жевательной поверхности моляров, сколько распределениями их частот и спецификой доминирующих морфотипов (Малеева, 1975, 1976; Васильев, 2009). Флуктуирующая асимметрия морфотипов при достаточно большом фактическом материале выявляет весь спектр их допустимых онтогенетических сочетаний.

Представление флуктуирующей асимметрии морфотипов m1 в виде таблиц сопряженности, использованное в настоящей работе, позволяет количественно оценить онтогенетические (морфогенетические) расстояния между морфотипами. Кластерный анализ матрицы евклидовых расстояний между морфотипами выявил наличие пяти кластеров, удовлетворяющих требованию фенотипической модульности (в данном случае это близкие расстояния между морфотипами внутри модуля и более далекие – между модулями) (табл. 3). Учитывая то, что исходной матрицей послужила усредненная по видам таблица сопряженности, полученная на основании флуктуирующей асимметрии (частот билатеральных встреч разных морфотипов), выделенные модули онтогенетического происхождения. Кластеризация морфотипов произошла в порядке возрастания их сложности, каждому кластеру соответствуют определенный вид или виды полевок. Иными словами, в качестве главной тенденции эволюции жевательной поверхности m1 серых полевок следует рассматривать ее усложнение.

Первый кластер морфотипов представляет памирская полевка (*Blanfordimys juldaschi*). Для этого вида характерны относительно простые морфотипы, практически отсутствующие в соседних кластерах (табл. 2). Расстояния между морфотипами внутри этого кластера существенно ниже, чем между соседними кластерами (табл. 3), что свидетельствует о наличии сильных внутримодульных связей. Палеонтологические данные свидетельствуют в пользу древности этого вида (Rabeder, 1981; Chaline et al., 1999).

На втором месте по силе внутримодульных связей находятся кластеры второй и четвертый (табл. 3). Второму кластеру морфотипов соответствует А. оесопотия. Полевка-экономка появляется как уже вполне оформившийся вид в конце раннего плейстоцена с набором морфотипов, практически не изменившимся до настоящего времени (Рековец, 1994; Громов, Ербаева, 1995). Однако этот набор сильно отличается от морфотипов остальных видов современного рода Alexandromys, присутствие в соседних кластерах (I и III) незначительно (табл. 2). Четвертый кластер морфотипов соответствует видам: M. agrestis, L. gregalis. A. middendorffii, A. mongolicus. Эти виды характеризуются более широким спектром морфотипической изменчивости. Много общих морфотипов с соседними кластерами (III и V).

Наименьшую силу внутримодульных связей имеют третий и пятый кластеры (табл. 3). Наборы морфотипов третьего кластера соответствуют видам A. fortis и A. maximowiczii. Много общих морфотипов с соседним кластером (IV) (табл. 2). Ископаемые остатки A. fortis известны из позднеплейстоценовых отложений Забайкалья и раннеплейстоценовых отложений Северного Китая (Громов, Ербаева, 1995). Ископаемые остатки, предположительно принадлежащие А. maximowiczii (идентифицируемые как A. cf. maximowiczii) известны из среднеплейстоценовых отложений Забайкалья (Агаджанян, Ербаева, 1983). Пятый кластер морфотипов соответствует видам А. тиjanensis, M. paradoxus, M. rossiaemeridionalis. Haблюдаемый спектр изменчивости говорит в пользу того, что эти виды по сравнению с другими видами характеризуются менее стабильным развитием моляров.

Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что в раннем плейстоцене у представителей рода *Allophaiomys* резко увеличился спектр морфотипической изменчивости (Агаджанян, 2009), что свидетельствует пользу дестабилизации их фенотипа. С позиции эпигенетической теории эволюции (Шишкин, 2006, 2012) при расселении в новых условиях закрепляется один из вариантов модификационного спектра (морфоз), что в нашем случае выражается в изменении частот мор-

фотипов и формировании модальных кластеров (Поздняков, 1996, 2007).

Разные морфологические структуры имеют свои собственные модели модульности и интеграции. Несмотря на то, что нижняя челюсть функционально, онтогенетически и топологически тесно связана с черепом, она часто изучается как отлельная морфологическая структура, так как она имеет свою собственную модель модульности независимо от остальной части черепа. В соответствии с онтогенетическими и генетическими критериями нижняя челюсть состоит из двух модулей: переднего альвеолярного и заднего мыщелкового регионов (Klingenberg et al., 2003). Это деление является также функциональным, поскольку альвеолярный модуль несет молярную зону, а мыщелковая ветвь, соединяясь с черепом, служит местом для прикрепления жевательных мышц. Тем не менее, в соответствии с функциональными и эволюционными критериями нижнюю челюсть можно дополнительно разделить на пять модулей: в альвеолярной области это резцовый и молярный модули, в мыщелковой — модули венечного (processus coronoideus), сочленовного (pr. condylaris) и углового отростков (pr. angularis) (Ehrich et al., 2003; Renaud et al., 2012). Кроме того, молярный модуль можно рассматривать в качестве полуавтономного, который далее можно разделить на модули моляров и модуль зубного ряда (Labonne et al., 2014).

В рамках другого, мерономического подхода считается, что морфотипы щечных зубов полевок являются композиционными структурами, состоящими из независимых компонентов - меронов (=модулей) (Васильев, Васильева, 2009). Для описания всего морфотипического разнообразия используется три мерона: складчатости жевательной поверхности внутренней (лингвальной) и наружной (лабиальной) сторон зуба и характер слияния дентиновых пространств. В этом случае по степени скоррелированности признаков можно судить, является ли морфотип случайным сочетанием вариаций признаков или жестко скоррелированной структурой и представляет собой "морфу". В ходе исследования выяснилось, что между признаками есть определенные слабые корреляции, что означает невыполнение условия полностью случайного комбинирования признаков складчатости и слияния дентиновых пространств.

В нашем исследовании при описании изменчивости m1 мы применили, в общем, близкие показатели, отличия от мерономического подхода заключаются в том, что под сложностью лингвальной и лабиальной сторон зуба понимали сложность лингвальной и лабиальной сторон передней непарной петли, кроме того, дополни-

тельно использовали один интегративный показатель — "суммарная сложность морфотипа".

Анализ корреляций восьми билатеральных показателей выявил относительную независимость сложности лабиальной стороны зуба (C1abL, C1abR) от всех остальных для левого и правого моляра. Значимые корреляции проявились только между сторонами (C1abL - C1abR, $r = 0.887^{*10}$) (табл. 2). С точки зрения блочно-модульной организации фенотипа сильные статистические связи между признаками свидетельствуют о принадлежности их к одному модулю. В данном случае параметры сложности лабиальной стороны левого и правого моляра образуют билатеральный модуль.

Сложность замкнутых полей отрицательно коррелирует со сложностью лингвальной стороны (CcfR - ClinR, $r = -0.662^{*10}$; CcfL - ClinL, r = $=-0.647^{*10}$) и положительно — с суммарной сложностью морфотипа (CcfR - CsumR, r = 0.749*10; $CcfL - CsumL, r = 0.740^{*10}$). Ckopee Bcero, эта корреляция объясняется тем, что у исследованных видов полевок, за исключением памирской полевки, с наибольшей частотой представлены морфотипы с четырьмя и пятью замкнутыми треугольниками (К и М). Соответственно, трансформация морфотипов К в М происходит путем замыкания лингвального зубца, лежащего в основании ПНП. В этом случае количество замкнутых полей увеличивается на единицу и уменьшается количество изгибов лингвальной стороны ПНП на два. Очевидно, что взаимосвязь этих признаков имеет онтогенетическую природу. Кроме того, так же, как и в случае со сложностью лабиальной стороны, сложность замкнутых полей и сложность лингвальной стороны зуба демонстрируют высокие билатеральные корреляции (*CcfR* – CcfL, $r = 0.955^{*10}$; ClinR - ClinL, $r = 0.784^{*10}$).

Следует отметить, что среди выявленных на сегодняшний день модулей млекопитающих (Esteve-Altava, 2017), билатеральных не так много. Среди них можно отметить модули дерматоглифических признаков, образованных гомологичными структурами правой и левой рук (пальцы или ладони), например, нганасан Таймырского полуострова (Galaktionov et al., 1982) или жителей Сардинии (Floris, 2015).

Результаты исследования показали, что на основании анализа средних внутрикластерных и межкластерных квадратов расстояний в спектре морфотипов m1 выделяются пять модулей, различающихся по степени сложности входящих в них морфотипов. Морфотипы, в свою очередь, также являются интегрированными структурами, состоящими из двух модулей: модуля, включающего число замкнутых дентиновых полей плюс сложность лингвальной стороны, и модуля лабиальной стороны моляра. Таким образом, морфо-

типическая изменчивость m1 одиннадцати видов серых полевок имеет иерархическую модульную организацию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время билатеральная асимметрия используется в качестве удобной природной модели для изучения эпигенетических механизмов регуляции морфогенеза (Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009; Kharlamova et al., 2010; Ерідепетіся ..., 2011). В ряде исследований проанализированы онтогенетические траектории морфологических структур среди родственных таксонов (Mitteroecker et al., 2005; Bulygina et al., 2006; Kimmel et al., 2012). Эти исследования проливают свет на процессы развития, на основе которых возникают морфологические различия между таксонами, и демонстрируют связь между онтогенетическими и эволюционными интеграциями.

Кластерный анализ матрицы евклидовых расстояний между морфотипами m1 серых полевок выявил наличие пяти кластеров. Поскольку матрица евклидовых расстояний рассчитана по таблице сопряженности, отражающей флуктуирующую асимметрию морфотипов, следовательно, выявленные кластеры по своей природе являются онтогенетическими (морфогенетическими). Одновременно кластеры морфотипов отвечают также и критерию "визуального сходства". Связи между морфотипами внутри кластеров сильнее, по сравнению со связями морфотипов между кластерами. Таким образом, система морфотипической изменчивости т1 изученных видов полевок имеет модульную структуру. Кластеризация морфотипов отражает возрастание их сложности. Кластеры морфотипов соотносятся с определенными видами серых полевок, причем некоторые кластеры соотносятся с несколькими видами, что указывает на наличие интеграции в системе.

Коэффициенты взвешенной корреляции показателей визуальной сложности отражают модульную структуру моляра. Наиболее сильными являются билатеральные модули параметров визуальной сложности левого и правого моляра, а также модуль, отражающий морфогенетическую связь между сложностью замкнутых полей, сложностью лингвальной стороны и суммарной сложностью морфотипа. Сложность лабиальной стороны зуба продемонстрировала статистическую независимость.

В целом, полученная картина соответствует модели общих и местных факторов развития (Mitteroecker, Bookstein, 2007). Местные факторы способствуют морфологической изменчивости в пределах только одного модуля, в то время как общие факторы влияют на признаки разных модулей. В модели специально подчеркивается одно-

временное наличие модульности и интеграции развития: некоторые характеристики или особенности формы независимы между разными модулями, в то время как другие — являются общими для нескольких модулей, что указывает на их интеграцию.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы сердечно благодарят неизвестного рецензента, настойчивые усилия которого способствовали приведению статьи к виду, более понятному для читателя. Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013—2020 гг., проект № VI.51.1.4. (АААА-А16-116121410119-4), в том числе материал из коллекции "Сибирский зоологический музей, Новосибирск" Института систематики и экологии животных СО РАН поддержан программой биоресурсных коллекций ФАНО России АААА-А17-117101070002-6. Статистический анализ данных (ВМЕ) поддержан грантом РФФИ (№ 19-07-00658-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А., 2012. Подсемейство / Subfamily Arvicolinae Gray, 1821 // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 220—276.
- Агаджанян А.К., 2009. Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины // Труды Палеонтологического института РАН. Т. 289. М.: Наука. 676 с.
- Агаджанян А.К., Ербаева М.А., 1983. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука. 190 с.
- Ангерманн Р., 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 104—118.
- Астауров Б.Л., 1927. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* // Журнал экспериментальной биологии. Вып. 3. № 1/2. С. 1—61.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Миронова Т.А., Сапельников С.Ф., Сапельникова И.И., Егоров С.В., Власов А.А., 2012. Новые данные о распространении видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Зоологический журнал. Т. 91. № 8. С. 994—1005.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Васильев А.Г., 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- *Васильев А.Г.*, 2009. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // Журнал общей биологии. Т. 70. № 3. С. 195—209.

- Васильев А.Г., Васильева И.А., 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 512 с.
- Вершинин В.Л., Гилева Э.А., Глотов Н.В., 2007. Флуктуирующая асимметрия мерных признаков у остромордой лягушки: методические аспекты // Экология. № 1. С. 75–77.
- Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кинясев И.А., 2007. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Матmalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журнал общей биологии. Т. 68. № 3. С. 221–230.
- Гордеева И.В., 2016. Коэффициент флуктуирующей асимметрии листовой пластинки как показатель общего экологического стресса // Успехи современной науки. Т. 9. № 12. С. 105—109.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Зоологический институт РАН. 522 с.
- Еремина И.В., 1974. Полиморфизм рисунка жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенной полевки // Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 2 (4). Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. С. 77—91.
- *Ерофеева Е.А.*, 2014. Влияние свинца на флуктуирующую асимметрию листа гороха посевного (*Pisum sativum* L.) // Вестник ННГУ. № 1. С. 162—165.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука. 216 с.
- Захаров В.М., 2001. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. №. 3. С. 164—168.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М., 2002. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоологический журнал. Т. 81. № 1. С. 111—
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Ефимов В.М., 2019. Оценка сопряженности морфогенетических и молекулярно-генетических модулей изменчивости серых полевок *Microtus* s. l. в градиентных условиях среды // Экологическая генетика. Т. 17. № 2. С. 21—34.
- Козлов М.В., 2017. Исследования флуктуирующей асимметрии растений в России: мифология и методология // Экология. № 1. С. 3—12.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В., 2006. Кодирование и эволюция сложности биологической организации // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 60—96.
- *Кульбак С.*, 1967. Теория информации и статистика. М.: Наука. 408 с.
- Лисовский А.А., Кадетова А.А., Оболенская Е.В., 2018. Морфологическое определение видов восточно-азиатских серых полевок *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. Т. 97. № 1. С. 101—113.

- Малеева А.Г., 1975. Сравнение морфотипической изменчивости зубов Arvicola terrestris L. и Lagurus lagurus Pall. // Фауна Урала и Европейского Севера. Сб. 4. Свердловск. С. 42—49.
- Малеева А.Г., 1976. Об изменчивости зубов у полевок (Microtinae) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: ЗИН АН СССР. С. 48–57.
- Малеева А.Г., 1982. Симметрия и асимметрия строения жевательной поверхности коренных зубов у полевок на примере степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) // Морфология и систематика млекопитающих. Л.: ЗИН АН СССР. С. 23—37.
- *Малыгин В.М.*, 1983. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука. 207 с.
- *Миркин Б. Г.*, 1980. Анализ качественных признаков и структур. М.: Статистика. 319 с.
- Моролдоев И.В., Картавцева И.В., 2017. Новые данные об инвазии восточноевропейской полевки (Microtus rossiaemeridionalis) на восток от г. Улан-Удэ // Вестник БГУ, биология, география. Вып. 3. С. 130—134.
- Моролдоев И.В., Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., 2017. Первая находка восточноевропейской полевки (Microtus rossiaemeridionalis) в Бурятии // Российский журнал биологических инвазий. Т. 10. № 2. С. 88—94.
- Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Баскевич М.И., Власова О.П., Майорова А.Д., Егоров С.В., Миронова Т.А., Сарычев В.П., 2008. Сравнительная экология трех форм обыкновенных полевок Microtus arvalis sensulato в Центральном Черноземье // Научные ведомости Белгородского гос. ун-та. Серия "Естественные науки". Вып. 3. № 6. С. 128—139.
- Поздняков А.А., 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы "maximowiczi" (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоологический журнал. Т. 72. № 11. С. 114—125.
- Поздняков А.А., 1995. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевок (*Microtus* s. lato, Rodentia) // Журнал общей биологии. Т. 56. № 2. С. 172—178.
- Поздняков А.А., 1996. Проблемы филогении полевок подрода *Alexandromys* Ognev (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*). Изменчивость и палеонтологические данные // Зоологический журнал. Т. 75. № 1. С. 133—140.
- Поздняков А.А., 2007. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи современной биологии. Т. 127. № 4. С. 416—424.
- Поздняков А.А., 2010. Морфологическое разнообразие: характеристика, структура, анализ // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ / Труды института систематики и экологии животных СО РАН. Вып. 46. Новосибирск, М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 133—157.

- Поздняков А.А., 2011. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) // Журнал общей биологии. Т. 72. № 2. С. 127—139.
- Поздняков А.А., Сенотрусова М.М., 2006. Анализ морфотипической изменчивости степной пеструшки // Бюллетень Московское общество испытателей природы, отд. биол. Т. 111. Вып. 3. С. 18—23.
- Рахмангулов Р.С., Ишбирдин А.Р., Салпагарова А.С., 2014. Флуктуирующая асимметрия показатель дестабилизации или поиск путей адаптивного морфогенеза? // Вестник Башкирского университета. Т. 19. № 3. С. 831—834.
- Рековец Л.И., 1994. Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы. Киев: Наукова думка. 371 с.
- Смирнов Н.Г., Бененсон И.Е., 1980. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности М₁ водяной полевки (Arvicola terrestris L.) методом канонического анализа // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: ИЭРиЖ. С. 11–17.
- Шишкин М.А., 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т. 37. № 3. С. 179—198.
- Шишкин М.А., 2012. Системная обусловленность формообразования и ее проявления в палеонтологической летописи // Палеонтологический журнал. № 4. С. 3—15.
- Юдин Б.С., Потапкина А.Ф., Галкина Л.И., Половинкина Р.А., 1977. Эколого-фаунистический анализ населения мелких млекопитающих (Micromammalia) Центрального Алтая // Фауна и систематика позвоночных Сибири / Труды биологического института. Вып. 31. Новосибирск: Наука. С. 5—31.
- Якименко Л.В., Крюков А.П., 1997. Об изменчивости кариотипа восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 76. № 3. С. 375—378.
- Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Фоминых М.А., 2014. Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полевки (Clethrionomys glareolus, Arvicolinae, Rodentia) // Журнал общей биологии. Т. 75. № 5. С. 385—393.
- Ялковская Л.Э., Фоминых М.А., Мухачёва С.В., Давыдова Ю.А., Бородин А.В., 2016. Флуктуирующая асимметрия краниальных структур грызунов в градиенте промышленного загрязнения // Экология. № 3. С. 213—220.
- Agresti A., 2007. An introduction to categorical data analysis. New Jersey, Hoboken: John Wiley & Sons Inc. 372 p.
- Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A. et al., 2010. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence // Biol. J. Linn. Soc. V. 99. № 3. P. 595–613.
- Bulygina E., Mitteroecker P., Aiello L., 2006. Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human // Am. J. Phys. Anthropol. V. 131. № 3. P. 432–443.

- Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W., 1967. Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures // Am. J. Hum. Gen. V. 19. № 3. Pt 1. P. 233–257.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Montuire S., Viriot L., Courant F., 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data // Ann. zool. Fennici. V. 36. P. 239–267.
- Cheverud J.M., 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium // Evolution. V. 36. № 3. P. 499–516.
- Dongen S.V., 2006. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future // J. Evol. Biol. V. 19. № 6. P. 1727–1743.
- Ehrich T.H., Vaughn T.T., Koreishi S.F. et al., 2003. Pleiotropic effects on mandibular morphology I. Developmental morphological integration and differential dominance // J. Exp. Zool. B: Mol. Dev. Evol. V. 296. № 1. P. 58–79.
- Epigenetics: linking genotype and phenotype in development and evolution, 2011. Eds *B. Hallgrímsson*, *B.K. Hall*. Berkeley, Los Angeles: Univ. of California Press. 457 p.
- Esteve-Altava B., 2017. In search of morphological modules: a systematic review // Biol. Rev. V. 92. № 3. P. 1332—1347.
- Floris G., 2015. Palmar intertriradial ridge counts in Sardinians // Adv. Anthropol. V. 5. № 03. P. 137–143.
- Galaktionov O.K., Efimov V.M., Lemza S.V., Goltsova T.V., 1982. Principal components method and nonmetric two dimensional scaling method for quantitative dermatoglyphic traits of the taimir aborigines // Am. J. Phys. Anthropol. V. 58. № 1. P. 21–26.
- Goswami A., Polly P.D., 2010. Methods for studying morphological integration, modularity and covariance evolution // Quantitative methods in paleobiology / Paleontological Society Papers Series. V. 16. P. 213–243.
- Goswami A., Smaers J.B., Soligo C., Polly P.D., 2014. The macroevolutionary consequences of phenotypic integration: from development to deep time // Phil. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci. V. 369. № 1649. P. 20130254.
- Graham J. H., Shimizu K., Emlen J.M., 2003. Growth models and the expected distribution of fluctuating asymmetry // Biol. J. Linn. Soc. V. 80. № 1. P. 57–65.
- Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E., 2010. Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications // Symmetry. V. 2. № 2. P. 466–540.
- Hammer Ø., Harper D.A., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. electron. V. 4. № 1. P. 9.
- Jacobi4.ru. Available at: http://www.jacobi4.ru/. Accessed July 16, 2019.
- Kharlamova A.V., Trut L.N., Chase K. et al., 2010. Directional asymmetry in the limbs, skull and pelvis of the silver fox (V. vulpes) // J. Morph. V. 271. № 12. P. 1501–1508
- Kellner J.R., Alford R.A., 2003. The ontogeny of fluctuating asymmetry // Am. Nat. V. 161. № 6. P. 931–947.
- Kimmel C.B., Hohenlohe P.A, Ullmann B. et al., 2012. Developmental dissociation in morphological evolution of the

- stickleback opercle // Evol. Dev. V. 14. № 4. P. 326–337.
- Klingenberg C.P., 2003. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration // Developmental instability: causes and consequences. Ed. M. Polak. NY: Oxford University Press. V. 427. P. 442.
- Klingenberg C.P., 2008. Morphological integration and developmental modularity // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 39. P. 115–132.
- Klingenberg C.P., 2014. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: Concepts and analysis // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 369. № 1649. P. 20130249.
- Klingenberg C.P., 2015. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications // Symmetry. V. 7. № 2. P. 843–934.
- Klingenberg C.P., Mebus K., Auffray J.-C., 2003. Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? // Evol. Dev. V. 5. № 5. P. 522–531.
- Kovaleva V.Y., Efimov V.M., Litvinov Y.N., 2013. Directional asymmetry of morphological traits during postnatal ontogeny in root vole *Microtus oeconomus* Pall. (Rodentia, Cricetidae) // J. Siberian Fed. Univ. Biol. V. 2. № 6. P. 115–129.
- *Kuratani S.*, 2009. Modularity, comparative embryology and Evo–Devo: developmental dissection of evolving body plans // Dev. Biol. V. 332. № 1. P. 61–69.
- Labonne G., Navarro N., Laffont R. et al., 2014. Developmental integration in a functional unit: deciphering processes from adult dental morphology // Evol. Dev. V. 16. № 4. P. 224–232.
- *Magwene P.M.*, 2001. New tools for studying integration and modularity // Evolution. V. 55. № 9. P. 1734–1745.
- Mitteroecker P., Bookstein F.L., 2007. The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration // Syst. Biol. V. 56. № 5. P. 818–836.
- Mitteroecker P., Gunz P., Bookstein F.L., 2005. Heterochrony and geometric morphometrics: a comparison of cranial growth in *Pan paniscus* versus *Pan troglodytes* // Evol. Dev. V. 7. № 3. P. 244–258.
- *Murren C.J.*, 2012. The integrated phenotype // Integr. Comp. Biol. V. 52. № 1. P. 64–76.
- Olson E.C., Miller R.L., 1958. Morphological Integration. Chicago: University of Chicago Press. 376 p.
- Palmer A.R., 1996. From symmetry to asymmetry: phylogenetic patterns of asymmetry variation in animals and their evolutionary significance // PNAS. V. 93. № 25. P. 14279–14286.
- Palmer A.R., Strobeck C., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 17. № 1. P. 391–421.
- Palmer A.R., Strobek C., 2003. Fluctuating asymmetry analyses revisited // Developmental instability: Causes and consequences. Oxford: Oxford University Press. P. 279—319.
- Parsons P.A., 1990. Fluctuating asymmetry as a epigenetic measure of stress // Biol. Rev. V. 65. № 2. P. 131–145.

- Parsons P.A., 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. V. 68. № 4. P. 361–364.
- *Pigliucci M.*, 2003. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes // Ecol. Lett. V. 6. № 3. P. 265–272.
- Polunin D., Shtaiger I., Efimov V., 2019. JACOBI4 software for multivariate analysis of biological data. BiOrxiv, 803684.
- Rabeder G., 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich // Beitr. Paläont. Österr. Bd. 8. S. 1–373.
- Raff R.A., Sly B.J., 2000. Modularity and dissociation in the evolution of gene expression territories in development // Evol. Dev. V. 2. № 2. P. 102–111.
- Rasskin-Gutman D., Esteve-Altava B., 2014. Connecting the dots: anatomical network analysis in morphological Evo-Devo // Biol. Theory. V. 9. № 2. P. 178–193.
- Renaud S., Alibert P., Auffray J.-C., 2012. Modularity as a source of new morphological variation in the mandible of hybrid mice // BMC Evol. Biol. V. 12. № 1. P. 141.
- Schlosser G., 2002. Modularity and the units of evolution // Theor. Biosci. V. 121. № 1. P. 1–80.

- Van Valen L.A., 1962. Study of fluctuating asymmetry // Evolution. V. 16. № 2. P. 125–142.
- Voyta L.L., Golenishchev F.N., Tiunov M.P., 2013. Analysis of shape and size variation of the first lower molar in the Far-Eastern grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics // Rus. J. Theriol. V. 12. № 1. P. 19—32.
- Wagner G.P., 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity // Am. Zool. V. 36. № 1. P. 36–43.
- Wagner G.P., Altenberg L., 1996. Complex adaptations and the evolution of evolvability // Evolution. V. 50. № 3. P. 967–976.
- Wagner G.P., Pavlicev M., Cheverud J. et al., 2007. The road to modularity // Nat. Rev. Genet. V. 8. № 12. P. 921–931.
- Ward J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function // J. Am. Stat. Ass. V. 58. № 301. P. 236–244.
- Winther R.G., 2001. Varieties of modules: kinds, levels, origins, and behaviors // J. Exper. Zool. V. 291. № 2. P. 116–129.

FLUCTUATING ASYMMETRY AND MORPHOGENETIC CORRELATIONS OF THE MASTICATORY SURFACE PATTERNS m1 IN GREY VOLES (RODENTIA, ARVICOLINAE)

V. Yu. Kovaleva^{1,*}, A. A. Pozdnyakov¹, Yu. N. Litvinov¹, V. M. Efimov^{1, 2, 3, 4}

¹Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

²Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia

³Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

⁴Novosibirsk National Research State University, Novosibirsk, 630090 Russia

*e-mail: v kov 65@mail.ru

We analyzed the relationships between the modularity and integration of the morphotypic variability of the first lower molar (m1) in grey voles, *Microtus* s. 1., based on fluctuating asymmetry data. In total, 5,500 pairs of masticatory surface contours of the left and right first lower molar m1 were investigated. Fifty-seven different morphotypes and 229 their different combinations were identified. The morphotypes were grouped in a contingency table. The frequencies of morphotypes symmetric with respect to the main diagonal in the table were averaged for identifying the fluctuating asymmetry. Rows of the table were normalized for the sum, i.e. the frequencies of the occurrence of each morphotype in pair with all morphotypes including its own were calculated. A matrix of Cavalli-Sforza-Edwards distances between rows in this table was calculated, and Ward's cluster analysis applied. Cluster analysis showed the existence of five clusters differing in the degree of morphotype complexity. Clusters of the morphotypes corresponded to the species group of grey voles. The distances between the morphotypes inside the clusters were lower than the intercluster distances, this indicating the presence of modularity in the system. The modules were formed by ontogenetic similarity because they were obtained from the data on the fluctuating asymmetry of morphotypes. The molar m1 morphological structure had its own modular structure consisting of two submodules corresponding to the morphogenetic mechanism of its complication.

Keywords: voles cheek teeth morphotype, contingency table, fluctuating asymmetry, modular structure

УЛК 591.1:591.4:591.5

ВЛИЯНИЕ СОЦИАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ НА АДАПТИВНЫЙ ГУМОРАЛЬНЫЙ ИММУНИТЕТ РЫЖЕЙ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) И КРАСНО-СЕРОЙ (*CLETHRIONOMYS RUFOCANUS*) ПОЛЕВОК: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2021 г. Л. Б. Кравченко*

Томский государственный университет, Томск, 634050 Россия
*e-mail: kravchenkolb@mail.ru
Поступила в редакцию 24.01.2020 г.
После доработки 15.10.2020 г.
Принята к публикации 16.10.2020 г.

Влияние плотности населения на адаптивный гуморальный иммунитет рыжей (Clethrionomys glareolus) и красно-серой (C. rufocanus) полевок изучали у особей, родившихся в виварии с мая по август, от самок, изъятых из природы. Содержание полевок после окончания молочного вскармливания в составе выводковых групп моделировало высокую плотность населения и невозможность расселения. Низкую плотность моделировали индивидуальным содержанием животных после отлучения. Использовали температуру и освещение, которые характерны для естественных условий обитания. Показателем гуморального иммунитета считали количество антителпродуцирующих клеток селезенки, образующихся в ответ на введение эритроцитов барана. Исследовали животных в возрасте 20, 40 и 60 дней. Вне зависимости от плотности населения гуморальный иммунитет был выше у рыжей полевки. Половые различия отсутствовали у обоих видов. Влияние плотности социальной среды на иммунитет зависело от вида и сроков рождения особи. Рыжие полевки, без учета сроков рождения, имели более высокий уровень показателя при содержании в выводковых группах. Чувствительность иммунной системы к социальным стимулам зависела от сроков рождения особи. Полевки, родившиеся в мае, вне зависимости от условий содержания имели сходный уровень иммунитета во всех возрастных группах. У особей, родившихся в июне, такие различия появлялись в возрасте 60 дней, а у родившихся в июле и августе — в возрасте 40 дней. Иммунитет красно-серой полевки зависел от плотности населения только опосредованно, через условия терморегуляции. У изолированных двухмесячных особей этого вида, родившихся в августе, низкие температуры среды вызывали иммуносупрессию. Становление иммунной системы у обоих видов полевок конкурировало с процессами роста, не затрагивая половое созревание.

Ключевые слова: лесные полевки, гуморальный иммунитет, половое созревание, социальные условия, плотность населения, *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rufocanus*

DOI: 10.31857/S0044513421040097

Взаимосвязь между плотностью населения и иммунореактивностью особей в составе популяции лежит в основе многих гипотез, объясняющих естественные колебания численности мелких грызунов. Эти гипотезы основаны на эмпирических данных о связи снижения иммунитета на пике численности с последующим ее падением. В качестве причины иммуносупрессии рассматривают генетические особенности этих особей (Mihok et al., 1985; Lochmiller, 1996), физиологические изменения, вызванные социальным стрессом (Geller, Christian, 1982), или возрастные изменения (Dilman, 1986), связанные со сдвигом демографической структуры популяции в сторону увеличения доли старых особей (Boonstra, 1994). Результатом иммуносупрессии является активация оппортунистических инфекции, связанных с условно патогенными возбудителями. Эта активация приводит к росту смертности и, соответственно, снижению численности (Hart et al., 1985; Mihok et al., 1985; Descoteaux, Mihok, 1986; Smith et al., 1993). В условиях лабораторного и полевого экспериментов показано, что высокая плотность населения имеет также отдаленные последствия, снижая показатели иммунитета и выживаемость потомков первого поколения (Götz et al., 2007; Götz, Stefanski, 2007; Bian et al., 2011; Du et al., 2016; Zhang et al., 2018). Обзоры, аккумулирующие результаты многочисленных экспериментальных исследований, описывают негативное воздействие социального стресса на значитель-

ную часть иммунологических показателей (Azpiroz, 2003; Bartolomucci, 2007).

В то же время для мелких мышевидных грызунов известен феномен плотностно-зависимого подавления полового созревания сеголеток, когда в условиях высокой плотности многие особи откладывают размножение на следующий год (Оленев, 2002; Москвитина и др., 2004; Novikov, Moshkin, 1998). С точки зрения компромиссного распределения (trade-off) ресурсов между иммунной и репродуктивной системами, хорошо документированного для животных разных таксономических групп (Лохмиллер, Мошкин, 1999; Sheldon, Verhulst, 1996; Ilmonen et al., 2000; Råberg et al., 2000; McKean, Nunney, 2001; Møller, 2001), освободившиеся при этом ресурсы организма в текущем сезоне могут быть перенаправлены на формирование иммунной системы. Соответственно, увеличение плотности населения должно сопровождаться ростом иммунологических показателей. Подобные противоречия оставляют открытым вопрос об эффектах социальной среды на иммунореактивность членов социума.

Европейская рыжая (Clethrionomys glareolus Schreber 1780) и красно-серая (*Cl. rufocanus* Sund. 1846) полевки — это широко распространенные виды, составляющие основу населения микромаммалий в лесных сообшествах на значительной части евразийского континента (Кошкина, 1966: 1967; Кравченко и др., 2002, 2007; Окулова, Катаев, 2003; Андреева, Окулова, 2009). Хорошая изученность многих аспектов экологии и физиологии этих видов (Stenseth, 1985; Kruszek, 1986; Onodera et al., 2017; Schirmer et al., 2019; Yang et al., 2019) делает их незаменимыми модельными объектами для решения теоретических вопросов. С другой стороны, активное участие рыжей и красно-серой полевок в циркуляции возбудителей многих инфекционных заболеваний (Окулова, Мясников, 1979; Балакирев и др., 2006; Ткаченко и др., 2016; Tersago et al., 2008), определяет практический интерес к любым иммунологическим исследованиям, связанным с этими видами.

Таким образом, целью данной работы была оценка влияния моделированной в условиях вивария высокой плотности населения, сопряженной с невозможностью выселения с материнского участка, на адаптивный гуморальный иммунитет рыжей и красно-серой полевок. Мы предполагаем, что плотность населения может быть положительно связана с иммунореактивностью полевок за счет подавления воспроизводства и перераспределения ресурсов в направлении усиления иммунитета. Ранее нами было показано, что у исследуемых видов существует слабая зависимость полового созревания от плотности населения (Kravchenko et al., 2016). Возможно, что в перераспределении ресурсов участвует не столько соб-

ственно половое созревание, сколько интенсивный рост.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов и содержание животных

Объектами исследования были потомки первого поколения, родившиеся в условиях вивария от самок рыжей и красно-серой полевок, изъятых из природных сообществ в последнем триместре беременности. Согласно литературным данным на иммунитет потомков первого поколения влияет материнский социальный стресс (Götz, Stefanski, 2007; Götz et al., 2007; Bian et al., 2011; Du et al., 2016; Zhang et al., 2018), поэтому отловы проводили в течение длительного периода (2002— 2018 гг.) в шести биотопах окрестностей г. Томска, различающихся по видовой структуре населения мышевидных грызунов. Это обеспечило наличие в выборке беременных самок, вынашивающих потомство на разных фазах популяционного цикла и в условиях различного биоценотического окружения. Полученные таким образом показатели иммунитета отражают его изменчивость в пределах видовой нормы реакции. Использование подобных данных, на наш взгляд. позволяет объективно оценить видовые особенности зависимости иммунитета от плотности населения. Работы проводили с мая по август. Отловленных самок размещали в виварии, где содержали индивидуально в пластиковых садках размером $25 \times 40 \times 12$ см при температуре и фотопериоде, которые характерны для естественных условий. Корм (овес, яблоки, свежую траву) и воду предоставляли без ограничений. В качестве гнездового материала использовали хлопковую вату. Дату рождения детенышей устанавливали с помощью ежедневных утренних проверок (9.00-10.00) садков с беременными самками. Различную плотность населения моделировали в условиях вивария, используя два контрастных варианта выращивания потомства. В возрасте 20 дней выводки, которые предполагалось содержать далее — 52 выводка рыжей и 47 выводков красно-серой полевки, делили на две группы, не различающиеся по количеству детенышей (тест Манна-Уитни: Z = 0.57, $n_1 = 26$, $n_2 = 26$, p = 0.57 и Z = 1.43, $n_1 = 24$, $n_2 = 23$, p = 0.15 соответственно). Потомков из первой группы пометов размещали в индивидуальные садки, имитируя низкую плотность населения (n = 120 и n = 105 соответственно рыжей и красно-серой полевок). Детенышей из второй группы пометов выращивали в составе выводков совместно с матерями, моделируя высокую плотность и невозможность расселения с материнского участка (n = 151 и n = 148). Уровень иммунитета у животных оценивали в возрасте 20 дней (n = 61 и n = 62 соответственно рыжей и красно-серой полевок), $40 \ (n=115;\ n=122)$ и $60 \ (n=156;\ n=131)$. Выбор сроков тестирования обусловлен наличием литературных данных о том, что гуморальный иммунный ответ у лабораторных грызунов (мышь линии BALB) достигает "взрослого" уровня в возрасте 6 недель (Mosier, Cohen, 1975; Burns-Guydish et al., 2005). Всего было исследовано 332 особи рыжей и 315 особей красно-серой полевки. У всех животных измеряли массу тела с точностью до $0.01\ r$, а в возрасте $40\ u$ $60\ дней$ — массу генеративных органов (семенника у самцов $(n=131\ u\ n=129\ соответственно$ для рыжей и красно-серой полевок) и матки с яичниками у самок $(n=85\ u\ n=50)$) с точностью до $0.001\ r$.

Для выявления возможных конкурентных отношений между формированием иммунитета и процессами роста и полового созревания полевок проводили дополнительный анализ. С этой целью: 1) на основе сравнения средних значений массы тела и генеративных органов между группами особей, содержащихся в контрастных условиях, оценивали роль социальной среды как стимула, вовлекающего процессы роста и/или созревания в компромиссные отношения: 2) с помошью корреляционного анализа оценивали на индивидуальном уровне взаимоотношения между иммунореактивностью и массой тела или генеративных органов особи. Так как подобные отношения могли возникать на короткое время и затем могли исчезать, рассматривали обе возрастные группы.

Оценка гуморального иммунитета

В качестве показателя силы адаптивного гуморального иммунного ответа использовали метод локального гемолиза в жидкой среде (Cunningham, 1965). В этом тесте показателем иммунореактивности считают количество антителобразующих клеток (АОК) селезенки, которые формируются в ответ на введение в организм нереплицируемого антигена. Для иммунизации животным интраперитонеально вводили 0.5 мл 2% суспензии эритроцитов барана. На 5-е сутки после иммунизации зверьков выводили из эксперимента методом цервикальной дислокации. Все процедуры с животными осуществляли в соответствии с требованиями Комиссии по биоэтике Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета, согласованными с Европейской конвенцией о зашите позвоночных животных для экспериментов или в иных научных целях (ETS N 123 от 18 марта 1986 г.). Для нивелирования различий, связанных с размерами животных, количество АОК относили к массе тела.

Статистическая обработка

Полученные значения иммунитета имели асимметричное распределение (Kolmogorov-Smirnov test, d = 0.16, p < 0.01), которое было приведено к нормальному (d = 0.05, p < 0.1) виду с помощью логарифмирования. Влияние рассматриваемых факторов на гуморальный иммунитет оценивали с помощью многофакторного дисперсионного анализа ANOVA. Сравнение средних по результатам ANOVA проводили LSD-тестом для множественных сравнений. В связи с тем, что распределение значений одного из морфологических показателей (масса матки) было асимметрично (Kolmogorov–Smirnov test, d = 0.16, p < 0.01), для оценки степени корреляции этих параметров с иммунитетом использовали ранговый коэффициент ($R_{\rm S}$) Спирмена. Парное сравнение массы тела и органов генеративной системы у животных, выращенных в социально-контрастных условиях, как и сравнение размера выводков, проводили с помощью критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney U-test).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние вида и пола особи

Оценка видовых и половых различий адаптивного гуморального иммунитета с помощью двухфакторного ANOVA обнаружила только видовые особенности ($F_{(1,643)}=38.8,\ p<0.0001$). Влияние пола особи ($F_{(1,643)}=0.6,\ p=0.42$), а также совместное воздействие этих факторов ($F_{(1,643)}=0.28,\ p=0.6$) были не значимы, в связи с чем в дальнейшем анализе пол животных не учитывали. Средние значения количества антителобразующих клеток селезенки в старших возрастных группах (40 и 60 дней) у рыжей полевки были выше по сравнению с красно-серой (рис. 1), тогда как при выходе из гнезда особи исследуемых видов имели сходный уровень иммунореактивности.

Влияние социальной среды

Анализ изменчивости уровня гуморального иммунитета в зависимости от условий содержания (изолированно или выводковыми группами) проводили отдельно для каждого вида, учитывая две возрастные группы (40 и 60 дней). Трехфакторный дисперсионный анализ (факторы: "условия содержания", "возрастная группа" и "месяц рождения") показал, что у рыжей полевки активность иммунной системы определялась изолированным действием всех рассматриваемых факторов ($F_{(1,255)} = 16.1$, p < 0.0001; $F_{(1,255)} = 7.5$, p < 0.01; $F_{(3,255)} = 6.3$, p < 0.001 соответственно). На уровне тенденции реакция на введение антигена зависе-

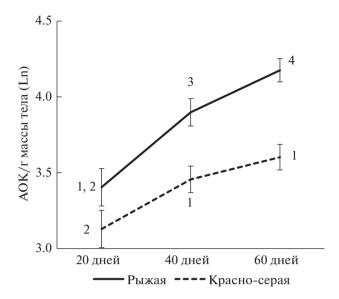


Рис. 1. Возрастная динамика количества антителобразующих клеток селезенки у рыжей и красно-серой полевок. Одинаковыми цифрами обозначены средние, не различающиеся по критерию LSD (p < 0.05).

ла от совместного влияния условий содержания и сроков рождения особи ($F_{(3,255)} = 2.4$, p = 0.07). Совместное воздействие всех трех факторов было не достоверно ($F_{(3,255)} = 1.4$, p = 0.3).

Влияние социальных условий на иммунореактивность красно-серой полевки было значимо только при рассмотрении данных с учетом возраста особей ($F_{(1,237)} = 7.6$, p < 0.01), или с учетом возраста и сроков рождения ($F_{(3,237)} = 3.4$, p < 0.02).

Более детальный анализ, проведенный с использованием LSD-теста, позволил обнаружить

видовые особенности зависимости иммунитета от условий содержания. У рыжей полевки эффекты социальной среды зависели от сроков рождения животных. Минимальное влияние на формирование иммунной системы плотность населения оказывала у особей, родившихся в мае (рис. 2). Социальные условия у них только модулировали возрастные изменения иммунитета: в условиях высокой плотности майские полевки после выхода из гнезда демонстрировали рост показателя, тогда как при низкой плотности возрастные изменения адаптивного гуморального иммунитета были не существенны. Для полевок, родившихся в июне, социальная среда была более значима: выращивание в составе выводковой группы приводило к росту иммунореактивности, однако уровня достоверности эти различия достигали только у двухмесячных особей (рис. 2). Полевки, родившиеся в июле и августе, демонстрировали высокую чувствительность иммунной системы к действию социальных факторов уже при выходе из гнезда. Содержание в составе выводка вызывало у них интенсивный рост реакции на введение антигена, определяя более высокие по сравнению с изолированными особями значения показателя уже в 40-дневном возрасте.

У красно-серой полевки условия содержания оказывали значимое влияние на количество формирующихся АОК только среди животных, родившихся в августе (рис. 3). Индивидуальное содержание этих особей вызывало резкое снижение уровня гуморального иммунитета после 40-дневного возраста, обусловливая значимые различия показателя у двухмесячных полевок, выращенных в контрастных условиях плотности.

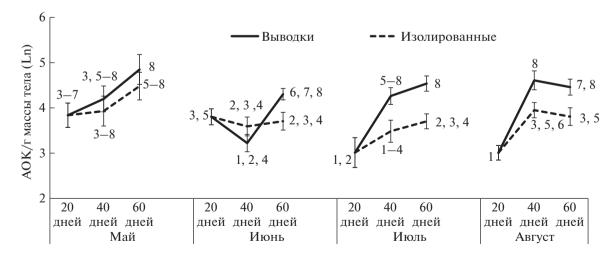


Рис. 2. Возрастные изменения адаптивного гуморального иммунитета у рыжих полевок, родившихся в разные календарные сроки при содержании в контрастных социальных условиях. Одинаковыми цифрами обозначены средние, не различающиеся по критерию LSD (p < 0.05).

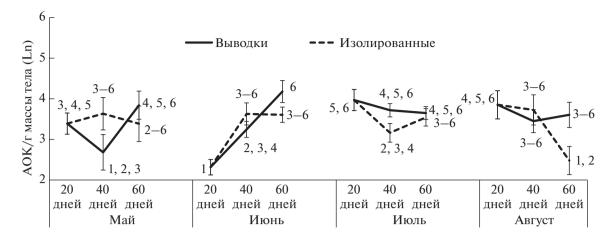


Рис. 3. Возрастные изменения адаптивного гуморального иммунитета у красно-серых полевок, родившихся в разные календарные сроки при содержании в контрастных социальных условиях. Одинаковыми цифрами обозначены средние, не различающиеся по критерию LSD (p < 0.05).

Иммунитет и процессы роста и полового созревания

Согласно полученным результатам, масса тела у рыжей полевки в возрасте 40 дней не зависела от социальных стимулов, однако в следующие 20 дней жизни изолированные особи росли быстрее, чем в выводковых группах, и в двухмесячном возрасте они были существенно крупнее (табл. 1). На массу семенника или матки условия содержания не влияли.

Масса тела у красно-серой полевки зависела от условий содержания в обеих возрастных группах. В первые 20 дней самостоятельной жизни быстрее росли изолированные животные (табл. 1), достигая дефинитивных размеров уже к 40-дневному возрасту. Полевки из выводковых групп росли медленнее, однако продолжительный период роста обеспечивал им более крупные, по сравнению с одиночными особями, размеры тела

в двухмесячном возрасте. Скорость полового созревания не зависела от социального окружения.

Корреляционный анализ не выявил у рыжей полевки наличие связи между количеством АОК и массой тела особи в возрасте 40 дней ($R_s = -0.02$, p > 0.05, n = 115). При этом, в двухмесячном возрасте слабая отрицательная связь наблюдалась $(R_S = -0.18, p < 0.05, n = 156)$. Реципрокные отношения этих показателей сохранялись и при анализе данных за отдельные месяцы, хотя значимого уровня они достигали только у особей, родившихся в августе ($R_S = -0.4$, p < 0.05, n = 38). Связь между иммунореактивностью самцов и массой семенника отсутствовала в обеих возрастных группах ($R_S = -0.18$, p > 0.05, n = 58; и $R_S = 0.02$, p > 0.05, n = 73 соответственно в 40 и 60 дней). В то же время при помесячном анализе у двухмесячных самцов, родившихся в августе, показатели

Таблица 1. Масса тела и органов генеративной системы (среднее \pm ошибка) особей исследуемых видов при содержании в различных условиях

Вид	Возраст, дни	Условия содержания	Масса тела, г $M \pm m \; (n)$	Масса семенника, мг $M \pm m (n)$	Масса матки, мг $M \pm m \ (n)$
	40	Выводки	17.7 ± 039 (60)	98.4 ± 16.61 (29)	$26.7 \pm 3.38 (10)$
Рыжая	40	Изолированные	$17.8 \pm 0.40 (55)$	101.6 ± 16.62 (29)	28.6 ± 3.09 (12)
полевка	60	Выводки	$15.3 \pm 0.34*$ (91)	93.4 ± 13.73 (43)	15.1 ± 1.67 (41)
		18.9 ± 2.28 (22)			
	40	Выводки	25.1 ± 0.59* (78)	59.9 ± 14.26 (37)	39.8 ± 4.93 (8)
Красно-серая	40	Изолированные	27.9 ± 0.78 (44)	96.8 ± 18.50 (22)	24.6 ± 3.73 (14)
полевка	60	Выводки	$30.4 \pm 0.62*(70)$	88.3 ± 13.72 (40)	17.5 ± 3.73 (14)
	00	Изолированные	25.5 ± 0.66 (61)	$95.8 \pm 15.84 (30)$	21.6 ± 3.73 (14)

^{* —} Достоверные (Mann—Whitney U-test, p < 0.05) различия по сравнению с изолированными животными этой же возрастной группы.

были связаны положительно ($R_S = 0.74$, p < 0.05, n = 15). У самок рыжей полевки достоверная связь между массой матки и иммунитетом также не выявлена ($R_S = 0.06$, p > 0.05, n = 22; и $R_S = 0.06$, p > 0.05, n = 63 соответственно 40 и 60 дней), а помесячный анализ обнаружил положительную корреляцию этих параметров у двухмесячных особей, родившихся в мае ($R_S = 0.88$, p < 0.05, n = 7).

У красно-серой полевки характер взаимосвязи иммунитета и процессов роста имел возрастные различия. В возрасте 40 дней масса тела и количество АОК находились в слабо выраженных реципрокных отношениях ($R_S = -0.22, p < 0.05, n = 122$). Отрицательный характер взаимосвязи параметров сохранялся и при помесячном анализе, хотя уровня достоверности она достигала только у полевок, родившихся в июле ($R_S = -0.35, p < 0.05,$ n = 54). Среди двухмесячных особей этого вида, напротив, была отмечена слабая положительная связь иммунитета и размеров тела ($R_s = 0.21, p < 0.21$ < 0.05, n = 131). Взаимозависимость иммунореактивности с половым созреванием у красно-серой полевки отсутствовала в возрасте 40 дней (R_S = = -0.01, p > 0.05, n = 59; $\mu R_S = -0.31$, p > 0.05, n = 22, соответственно для самцов и самок) и была положительна у двухмесячных особей ($R_S=0.38, p < 0.05, n=70$ и $R_S=0.57, p < 0.05, n=28$, самцы и самки). Помесячный анализ обнаружил отрицательные отношения между иммунитетом и массой семенника у 40-дневных самцов, родившихся B Mae $(R_S = -0.89, p < 0.05, n = 6)$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние вида и пола особи

Анализу межвидовых различий устойчивости к заболеваниям у позвоночных посвящено относительно небольшое количество работ. При обнаружении таких различий авторы чаще всего связывают их с экологическими причинами, например со степенью зараженности среды патогенами, обусловленной особенностями климата или самой среды. При этом животные, населяющие регионы с экстремальными условиями – холодными или, напротив, жаркими и сухими, характеризуются более низким иммунитетом по сравнению с видами, населяющими территории с теплым и влажным климатом (Mills et al., 1997). Снижение иммунитета у птиц, населяющих морские побережья, объясняют снижением паразитарной нагрузки, связанным с размыванием возбудителей большим количеством воды (Piersma, 1997). С физическими свойствами среды, ограничивающими возможность передачи и широкого распространения инфекции, связывают низкую иммунореактивность роющих животных (Новиков, 2005). Кроме факторов среды, межвидовые различия иммунологических показателей могут определяться морфологическими, физиологическими или этологическими особенностями особей этих видов. В частности, у ряда таксонов млекопитающих получила подтверждение гипотеза, которая позволяет предположить существование зависимости между системой спаривания и иммунореактивностью (Nunn, 2002; Anderson et al., 2004; Nunn et al., 2004). Согласно этой гипотезе, уровень промискуитета при спаривании, определяющий вероятность передачи возбудителей, является одним из факторов изменения инвестиций в иммунитет. Кроме того, в некоторых случаях прослеживается зависимость между массой тела животных и показателями иммунитета. Так, при анализе 37 видов грызунов была выявлена положительная корреляция между массой тела взрослой особи, усредненной по полу и показателями (общее число лейкоцитов, число нейтрофилов и лимфоцитов) клеток белой крови (Tian et al., 2015).

Систематическая и экологическая близость исследованных нами видов значительно затрудняет объяснение выявленных межвидовых различий уровня гуморального иммунитета. Согласно имеющимся на данный момент представлениям, для них характерны одинаковая пространственно-этологическая структура популяции и одинаковая система спаривания (Громов, 2008), а крупные размеры красно-серой полевки сочетаются с низкой иммунореактивностью, что не поддерживает последнюю из описанных выше закономерностей. Более высокий уровень гуморального иммунного ответа у рыжей полевки в целом соответствует предположению о повышенной иммунореактивности видов, населяющих регионы с теплым климатом. Однако наличие сведений о существенно более высокой, по сравнению с исследуемыми видами, иммунореактивности красной (Cl. rutilus) полевки (Кравченко, Москвитина, 2008), ареал которой простирается на север максимально среди лесных полевок, противоречит этой гипотезе. Учитывая высокие затраты энергетических и пластических ресурсов организма на пролиферативные процессы и синтез антител (Segel, Bar-Or, 1999; Buttgereit et al., 2000; Ots et al., 2001; Shudo, Iwasa, 2001), можно предположить, что уровень гуморального иммунитета зависит от характера питания вида, который во многом определяет уровень обмена веществ (Башенина, 1977), и, соответственно, размер возможных инвестиций в иммунитет. В рамках этого предположения хорошо объяснима низкая иммунореактивность красно-серой полевки наиболее зеленоядной (Кравченко, 1999) среди лесных полевок. Безусловно, причины различий показателей приобретенного иммунитета у систематически и экологически близких видов крайне интересны и для выявления их необходимы отдельные, специальные исследования.

Как правило, у большинства позвоночных самцы больше страдают от паразитарных инфекций и имеют пониженный иммунный ответ по сравнению с самками (Eidinger, Garrett, 1972; Schuurs, Verheul, 1990; Afoke et al., 1993; Daniels, Belosevic, 1994; Poulin, 1996; Klein et al., 2001). Возможные причины этого детально рассмотрены в больших обзорах (Zuk, 1990; Zuk, McKean 1996; Klein, 2000). Наиболее часто среди причин рассматривают различия в концентрациях половых гормонов. Известно, что тестостерон оказывает иммунносупрессивное действие: в частности, у самцов индийской мягкошерстной крысы (Meltada millardia) выявлена более высокая по сравнению с самками интенсивность нематодной инвазии. Эти различия исчезают после гонадэктомии (Tiuria et al., 1994). Эстрогены, напротив, обладают иммуностимулирующим эффектом (Medina et al., 2000; Bouman et al., 2005; Fish, 2008) – овариэктомированные самки крыс демонстрируют более медленное заживление ран по сравнению с интактными самками (Ashcroft et al., 1997). Другой причиной являются особенности поведения самцов, например большая подвижность, которая увеличивает вероятность встречи с патогеном (Selby et al., 1980). Кроме того, половую специфику иммунокомпетентности связывают с эволюционными факторами, такими как различия в направленности и силе отбора между полами (Zuk, Stoehr, 2002). Предполагается, что отбор на увеличение инвестиций в воспроизводство за счет снижения устойчивости к заболеваниям должен быть более выражен у самцов, чем у самок. Следовательно, у полигинных видов, у которых конкуренция между самцами максимальна, а вклад в потомство минимален, половые различия иммунокомпетентности должны быть выражены в наибольшей мере. Напротив, у моногамных видов, где вклад в потомство самцов и самок приблизительно одинаков, они могут отсутствовать. Однако проверка этой гипотезы, проведенная на видах рода Microtus (Klein, 2000), показала, что отношения между системой спаривания и иммунитетом неоднозначны и зависят от социального контекста. Не подтвердилась эта гипотеза и при изучении двух видов рода Peromyscus, различающихся системой спаривания (Klein, Nelson, 1997). В этом случае половые различия клеточного иммунитета были обнаружены у моногамных *P. cali*fornicus и отсутствовали у полигинного P. maniculatus. Таким образом, влияние пола особи, как фактора, модифицирующего характеристики иммунной системы, до сих пор остается не вполне понятным.

Для рыжей и красно-серой полевок характерна промискуитетная система спаривания (Громов, 2008), предполагающая неравный вклад самцов и самок в воспроизводство, и, согласно описанной выше гипотезе, можно было ожидать

наличие половых особенностей уровня гуморального иммунитета. Однако в ходе проведенных исследований подобные различия не были выявлены ни у одного из исследуемых видов, что опровергает высказанное предположение. Вместе с тем, наши данные хорошо согласуются с результатами, полученными ранее при изучении гуморального иммунитета рыжей и систематически близкой красной полевок (Moshkin et al., 1998).

Влияние социальной среды

Одной из первых гипотез, объясняющих возникновение циклов динамики численности у мелких мышевидных грызунов, была гипотеза Кристиана, согласно которой повышение плотности популяции приводит к увеличению числа агрессивных контактов между особями, вызывая рост стрессированности, регистрирумый по изменению активности коры надпочечников (Christian, 1950; Geller, Christian, 1982). Глюкокортикоиды регулируют различные функции организма, в том числе подавляют ряд иммунных реакций (Munck et al., 1984; Sapolsky, 2000). Ослабление иммунитета приводит к росту инфицирования животных, снижая их выживаемость. Гипотеза Кристиана получила убедительную поддержку во многих исследованиях. Так, было показано, что связанное с плотностью населения усиление функции коры надпочечников у Microtus pennsylvanicus коррелирует с распространенностью среди полевок пиелонефрита и цистицеркоза (Geller, Christian, 1982). У калифорнийской полевки (*Mi*crotus californicus) в год пика увеличивалось число эктопаразитов (Betzli, Pitelka, 1971). Наиболее яркой иллюстрацией негативного влияния социального стресса на иммунитет и выживаемость является полное вымирание взрослых самцов малой сумчатой крысы (Phascogale calura) после сезона спаривания (Bradley, 1987). В основе этого явления лежат чрезмерная агрессия, опосредованная высоким уровнем тестостерона, а также значительное снижение иммунореактивности, обусловленное повышением в крови концентрации глюкокортикоидов, вследствие подавления синтеза транскортина в печени (McDonald et al., 1986; Bradley, 1987).

Вместе с тем, эта стройная гипотеза не всегда находит подтверждение при изучении природных популяций. Далеко не всегда удается выявить положительную связь между плотностью населения и активацией гипоталамо-гипофизарно-адренокортикальной оси. В частности, особи *М. реппѕуlvanicus* не проявляли определенной и существенной реакции надпочечников на увеличение численности своей популяции (То, Татагіп, 1977). Корреляция уровня фекальных кортикостероидов с плотностью была выявлена у оленьего хомячка (*Р. maniculatus*), но отсутствовала у полевки

гаппери (Clethrionomys gapperi) (Harper, Austad, 2004). Этот же показатель повышался при снижении численности у водяной полевки Шермана (Arvicola scherman) (Charbonnel et al., 2008). Ypoвень фекального кортикостерона красной полевки снижался у особей в условиях моделированной в виварии высокой плотности населения и не зависел от социальной среды у рыжей и красносерой полевок (Kravchenko et al., 2016). Не всегда обнаруживается связь между адренокортикальной активностью и иммунитетом. В частности, такая зависимость не была выявлена при исследовании природных популяций красной и рыжей полевок (Moshkin et al., 1998). Взаимосвязь между плотностью населения и уровнем иммунитета также далеко не однозначна. У нескольких видов млекопитающих в естественных условиях обнаружилась положительная зависимость между этими параметрами. В частности, с численностью особей был положительно скоррелирован уровень гамма-глобулина в сыворотке крови у обыкновенной (Microtus arvalis) полевки (Dobrowolska, Adamczewska-Andrzejewska, 1991), количество клеток белой крови, весовые характеристики тимуса и селезенки у красной (Lazutkin et al., 2016), уровень гуморального иммунитета у самок рыжей полевки (Saino et al., 2000), а также количество лейкоцитов и нейтрофилов у домашней кошки (Naidenko et al., 2020).

Полученные нами результаты говорят о наличии видовой специфики в отношениях между плотностью и иммунореактивностью. В соответствии с нашими предположениями, рыжая полевка демонстрировала повышение реакции на введение антигена в условиях моделированной высокой плотности. Известно, что повышение плотности населения сопровождается увеличением как прямых, так и опосредованных контактов между особями. Было показано, что число самцов рыжей полевки, концентрирующихся возле рецептивной самки, в зависимости от плотности населения изменяется от 2-3 до 12 (Чистова, Осипова, 2005). Рост числа контактов (агрессивных, половых) увеличивает вероятность передачи инфекции (Barber, Dingemanse, 2010). В таких условиях рост иммунорезистентности представляется вполне оправданным, так как увеличивает шансы выживания животных. Эффект социальной среды в нашем эксперименте накапливался с возрастом и усиливался во второй половине репродуктивного сезона, проявляясь в более раннем возрасте. Адаптивность сезонного повышения чувствительности к социальным стимулам, вероятно, определяется тем, что успешная зимовка в условиях большой плотности населения, характерной для осенней популяции рыжей полевки (Moshkin et al., 1998; Huitu et al., 2004), возможна лишь при высокой иммунореактивности особей.

У красно-серой полевки зависимость уровня гуморального иммунитета от условий содержания была минимальна, обнаруживаясь только у двухмесячных особей, родившихся в августе (рис. 3). Изолированное содержание вызывало у этих животных значимое снижение иммунитета. Такая иммуносупрессия, на наш взгляд, обусловлена спецификой вида. Ранее японскими исследователями было показано, что индивидуальное содержание красно-серой полевки при +5°C, несмотря на избыточное кормление и фиксируемый рост уровня метаболизма, приводило к потере массы тела и лимфоидных органов, снижению иммунитета (Kusumoto, Saitoh, 2008). Авторы предположили, что это обусловлено дефицитом энергии в связи с ее конкурентным перераспределением на терморегуляцию. С подобным дефицитом, несомненно, столкнулись изолированные особи красно-серой полевки в ходе нашего эксперимента. Возраста двух месяцев они достигали в октябре, когда среднемесячная температура, усредненная за период исследований, составляла 2.5 ± 0.5 °C. Несовершенство механизмов получения энергии у этого зеленоядного вида компенсируется наличием адаптаций поведенческого уровня, позволяющих ему заселять холодные регионы континента. В частности показано, что, за исключением единичных случаев, красно-серая полевка переживает зиму в составе выводковых, родственных, или, при отсутствии родственников, в составе неродственных внутривидовых групп (Ishibashi et al., 1998).

Иммунитет и процессы роста и полового созревания

В целом, выявленная нами положительная зависимость между иммунитетом и плотностью населения соответствует представлениям о реципрокных отношениях между репродуктивной и иммунной системами (Лохмиллер, Мошкин, 1999; Martin et al., 2008). Наличие конкурентных отношений и компромиссного перераспределения ресурсов между иммунной и генеративной системами неоднократно отмечалось при исследовании различных групп позвоночных (Deerenberg et al., 1997; Nordling et al., 1998; Moreno et al., 1999; Lochmiller, Deerenberg, 2000). Однако проверка наших результатов с помощью корреляционного анализа не подтвердила наличия подобных отношений у рыжей полевки. При рассмотрении совокупных данных корреляция между массой органов генеративной системы и иммунореактивностью отсутствовала, а все обнаруженные существенные связи при анализе данных за отдельные месяцы были положительными. Кроме того, животные, выращенные в социально контрастных условиях, не различались по средним значениям массы генеративных органов. Все эти факты позволяют предполагать, что у рыжей полевки процесс полового созревания "защищен" от воздействия социальных стимулов и при конкурентном распределении ресурсов имеет определенные преимущества. Подтверждением такому предположению могут служить результаты полевых и лабораторных исследований, говорящие о слабом участии репродуктивных показателей (доля половозрелых, плодовитость) в механизмах регуляции численности этого вида в Томском Приобье (Кравченко, 1999; Kravchenko et al., 2016). Возможно, что эта особенность носит региональный характер и связана с обитанием на периферии ареала.

В то же время наличие у рыжей полевки слабой, но достоверной отрицательной корреляции между уровнем иммунореактивности и массой тела не позволяет исключить существование конкурентных отношений между становлением иммунной системы и процессом роста. Значимые различия по массе тела у полевок, выращенных в контрастных условиях (табл. 1), подтверждают участие социальных стимулов в распределении ресурсов между этими процессами. Согласно нашим данным, у рыжей полевки повышение уровня гуморального иммунитета в условиях высокой плотности населения сопровождается снижением массы тела животных. Подобное вовлечение процессов роста в конкурентные отношения при распределении ресурсов организма хорошо документировано в литературе для птиц (Soler et al., 2003; Brommer, 2004) и млекопитающих (Mauck et al., 2005; Cheynel et al., 2018).

Хотя иммунорезистентность красно-серой полевки зависела от социальных факторов в меньшей степени и только опосредованно, через температурные условия, в онтогенезе у этого вида были выявлены кратковременные конкурентные отношения между формированием иммунной системы и процессами роста и полового созревания. Согласно полученным результатам, в первые 20 дней после выхода из гнезда интенсивный рост животных приводил к дефициту ресурсов, в связи с чем более крупные 40-дневные особи отличались низкой иммунореактивностью. Однако после завершения роста ресурсы направлялись на формирование иммунной системы, и к двухмесячному возрасту отношения между этими функциями становились, напротив, положительными. Наличие достоверных различий по массе тела между животными, содержащимися в контрастных социальных условиях, отмечаемое нами и ранее (Кравченко и др., 2011), свидетельствует о чувствительности ростовых процессов у красносерой полевки к социальным стимулам и о возможном участии этих стимулов в формировании trade-off отношений между ростом и иммуните-TOM.

Половое созревание красно-серой полевки, также как у рыжей, в меньшей степени участвовало в процессе перераспределения ресурсов организма. Для взрослых особей была характерна положительная зависимость между массой органов генеративной системы и иммунитетом. В то же время наличие отрицательной корреляции между этими функциями у 40-дневных самцов красносерой полевки, родившихся в мае, говорит о возможности возникновения конкурентных отношений между ними. Причиной конкуренции, на наш взгляд, является временный дефицит ресурсов, обусловленный ускоренным половым созреванием, которое у животных первых весенних выводков протекает одновременно с интенсивным ростом. В результате у особей, созревающих с максимальной скоростью, снижались показатели иммунитета.

Таким образом, проведенные исследования обнаружили видовые особенности эффектов социальной среды на адаптивный гуморальный иммунитет исследуемых видов. У рыжей полевки в условиях эксперимента высокая плотность населения приводила к росту иммунореактивности животных, причем чувствительность особей к социальным стимулам увеличивалась от весны к осени. Иммунитет красно-серой полевки зависел от социальных факторов только опосредованно, через условия терморегуляции. У обоих видов полевок в выявленных случаях формирования tradeoff отношений, связанных с плотностью населения, становление иммунной системы конкурировало с процессами роста и не затрагивало половое созревание.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Т.А., Окулова Н.М., 2009. Экологические предпочтения лесных полевок // Экология. № 2. С. 149—154.

Балакирев А.Е., Башкирцев В.И., Седова Н.С., Окулова И.М., Транквилевский Д.В., Сикора И.В., Фролова С.М., Лузьянов Е.Н., Шинкоренко Н.Н., Сапельников А.Ф., Ткаченко Е.А., 2006. Эпизоотология геморрагической лихорадки с почечным синдромом в центральном Черноземье // Вопросы вирусологии. Т. 51. № 5. С. 28—32.

Башенина Н.В., 1977. Адаптивные особенности теплообмена мышевидных грызунов. М.: Изд-во МГУ. 296 с.

Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 581 с.

Кошкина Т.В., 1966. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып. 8. С. 5–27.

Кошкина Т.В., 1967. Популяционная регуляция численности грызунов (на примерах красной полевки тайги Салаира и норвежского лемминга) // Бюлле-

- тень Московского общества испытателей природы. Т. 72. Вып. 6. С. 5-19.
- Кравченко Л.Б., 1999. Динамика сообщества и популяционные особенности лесных полевок (р. Clethrionomys) поймы Средней Оби. Дис. ... канд. биол. наук. Томск. 157 с.
- Кравченко Л.Б., Большакова Н.П., Иванова Н.В., Клыкова А.И., Сучкова Н.Г., Москвитина Н.С., 2007. Анализ альфа- и бета-разнообразия сообществ теотаmmalia и адаптационных стратегий некоторых видов в нарушенной среде // Актуальные проблемы экологии и природопользования Сибири в глобальном контексте: сборник статей в двух частях. Ч. 2. Ред. Кирпотин С.Н. Томск: изд-во Томского политехнического университета. С. 185—189.
- Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С., 2008. Поведенческие и физиологические особенности трех видов лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia, Cricetidae) в связи с пространственной структурой их популяций // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1509—1517.
- Кравченко Л.Б., Завьялов Е.Л., Москвитина Н.С., 2011. Половое созревание и возрастная динамика кортикостерона у двух видов лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia, Cricetidae) в экспериментальных условиях // Зоологический журнал. Т. 90. № 12. С. 1—9.
- Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С., Сучкова Н.Г., 2002. Структурно-динамические особенности пойменных сообществ грызунов. // Эколого-биогеохимические исследования в бассейне Оби. Ред. Зуев В.В., Куровский А.В., Шварцева С.Л. Томский научный центр СО РАН, Международный исследовательский центр по физике окружающей среды и экологии. Томск: Изд-во РАСКО. С. 365—387.
- Лохмиллер Р.Л., Мошкин М.П., 1999. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 37—58.
- Москвитина Н.С., Кравченко Л.Б., Мак В.В., Добротворский А.К., Панов В.В., Андреевских А.В., Мошкин М.П., 2004. Иммунореактивность разных демографических групп в городских популяциях полевой мыши, Apodemus agrarius (Rodentia, Muridae) // Зоологический журнал. Т. 83. № 4. С. 480—485.
- Новиков Е.А., 2005. Физиологическая цена адаптаций обыкновенной слепушонки (Ellobius talpinus Pall.) к подземному образу жизни в сравнении с наземными видами грызунов. Автореф. дис. ... докт. биол. Наук. Новосибирск: Ин-т систематики и экологии животных СО РАН. 35 с.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д., 2003. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Microtinae, Rodentia) в разных частях ареала // Зоологический журнал. Т. 82. № 9. С. 1095—1111.
- Окулова Н.М., Мясников Ю.А., 1979. Род Clethrionomys Tilesius, 1850 рыжие или лесные полевки // Медицинская териология. М.: Наука. С. 158—165.
- Оленев Г.В., 2002. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. № 5. С. 341—350.

- Ткаченко Е.А., Дзагурова Т.К., Бернштейн А.Д., Коротина Н.А., Окулова Н.М., Мутных Е.С., Иванов А.П., Ишмухаметов А.А., Юничева Ю.В., Пиликова О.М., Морозов В.Г., Транквилевский Д.В., Городин В.Н., Бахтина В.А., Соцкова В.Е., 2016. Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (история, проблемы и перспективы изучения) // Эпидемиология и вакцинопрофилактика. Т. 15. № 3 (88). С. 23—34.
- Чистова Т.Ю., Осипова О.В., 2005. Половое поведение самок рыжих полевок в природе и экспериментальных группах // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы научной конференции (4—8 октября 2005 г., Черноголовка). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 296—299.
- Afoke A.O., Eeg-Olofsson O., Hed J., Kjellman N-I.M., Lindblom B., Ludvigsson J., 1993. Seasonal variation and sex differences of circulating macrophages, immunoglobulins and lymphocytes in healthy school children // Scandinavian Journal of Immunology. V. 37. I. 2. P. 209–215.
- Anderson M.J., Hessel J.K., Dixson A.F., 2004. Primate mating systems and the evolution of immune response // Journal of Reproductive Immunology. V. 61. P. 31–38.
- Ashcroft G.S., Dodsworth J., van Boxtel E., Tarnuzzer R.W., Horan M.A., Schultz G.S., Ferguson M.W.J., 1997. Estrogen accelerates cutaneous wound healing associated with an increase in TGF-β1 levels. // Nature Medicine. V. 3. P. 1209–1215.
- Azpiroz A., Garmendia L., Fano E., Sanchez-Martin J.R., 2003. Relations between aggressive behavior, immune activity, and disease susceptibility // Aggression and Violent Behavior. V. 8. P. 433–453.
- Barber I., Dingemanse N.J., 2010. Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality // Philosophical Transactions: Royal Society, Biological Sciences. V. 365. № 1560. P. 4077—4088.
- Bartolomucci A., 2007. Social stress, immune functions and disease in rodents // Frontiers in Neuroendocrinology. V. 28. P. 28–49.
- Betzli G.O., Pitelka F.A., 1971. Condition and diet of cycling populations of the California vole, Microtus californicus // Journal of Mammalogy. V. 52. P. 141–163.
- Bian J.-H., Wu Y., Getz L.L., Cao Y.-F., Chen F., Yang L., 2011. Does maternal stress influence winter survival of offspring in root voles Microtus oeconomus? A field experiment // Oikos.V. 120. I. 1. P. 47–56.
- Boonstra R., 1994. Population cycles in microtines: the senescence hypothesis // Evolutionary Ecology. V. 8. P. 196–219.
- Bouman A., Heineman M.J., Faas M.M., 2005. Sex hormones and the immune response in humans // Human Reproduction Update. V. 11. P. 411–423.
- Bradley A.J., 1987. Stress and mortality in the red-tailed phascogale, *Phascogale calura* (Marsupialia: Dasyuridae) // General and Comparative Endocrinology. V. 67. P. 85–100.
- Brommer J.E., 2004. Immunocompetence and its costs during development: an experimental study in blue tit nestlings // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. V. 271. P. S110—S113.
- Burns-Guydish S.M., Olomu I.N., Zhao H., Wong R.J., Stevenson D.K., Contag C.H., 2005. Monitoring age-related

- susceptibility of young mice to oral Salmonella enterica serovar typhimurium infection using an in vivo murine model // Pediatric Research. V. 58. I. 1. P. 153–158.
- Buttgereit F., Burmester G.-R., Brand M.D., 2000. Bioenergetics of immune functions: Fundamental and therapeutic aspects // Immunology Today. V. 21. I. 4. P. 194–199.
- Charbonnel N., Chaval Y., Berthier K., Deter J., Morand S., Palme R., Cosson J.-F., 2008. Stress and demographic decline: a potential effect mediated by impairment of reproduction and immune function in cyclic vole populations // Physiological and Biochemical Zoology. V. 81. I. 1. P. 63–73.
- Cheynel L., Douhard F., Gilot-Fromont E., Rey B., Debias F., Pardonnet S., Lemaitre J.-F., 2018. Does body growth impair immune function in a large herbivore? // Oecologia. V. 189. I. 1. P. 55–68.
- Christian M., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. // Journal of Mammalogy V. 31. P. 247–259.
- Cunningham A.J., 1965. A method of increased sensitivity for detecting single antibody-forming cells // Nature. V. 207. P. 1106–1107.
- Daniels C.W., Belosevic M., 1994. Serum antibody responses by male and female C57Bl/6 mice infected with Giardia muris. // Clinical and Experimental Immunology. V. 97. P. 424–429.
- Deerenberg C., Arpanius V., Daan S., Bos N., 1997. Reproductive effort decreases antibody responsiveness // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. V. 264. P. 1021–1029.
- Descoteaux J.-P, Mihok S., 1986. Serologic study on the prevalence of murine viruses in a population of wild meadow voles (Microtus pennsylvanicus) // Journal of Wildlife Diseases. V. 22. P. 314—319.
- Dilman V.M., 1986. Ontogenetic model of ageing and disease formation and mechanisms of natural selection // Journal of Theoretical Biology. V. 118. I. 1, 7. P. 73–81.
- Dobrowolska A., Adamczewska-Andrzejewska K.A., 1991. Seasonal and long-term changes in serum gamma-globulin levels in comparing the physiology and population density of the common vole, *Microtus arvalis* Pall. 1779. // Journal of Interdisciplinary Cycle Research. V. 22. № 1. P. 1–19.
- Du S.-Y., Cao Y.-F., Nie X.-H., Wu Y., Bian J.-H., 2016. The synergistic effect of density stress during the maternal period and adulthood on immune traits of root vole (*Microtus oeconomus*) individuals a field experiment // Oecologia. V. 181. I. 2, 1. P. 335—346.
- Eidinger D., Garrett T.J., 1972. Studies of the regulatory effects of the sex hormones on antibody formation and stem cell differentiation // Journal of Experimental Medicine. V. 136. P. 1098–1116.
- Fish E.N., 2008. The X-files in immunity: sex-based differences predispose immune response // Immunology. V. 8. P. 737–744.
- Geller M.D., Christian J.J., 1982. Population dynamics, adrenocortical function, and pathology in *Microtus pennsylvanicus* // Journal of Mammalogy. V. 63. № 1. P. 85–95.
- Götz A.A., Stefanski V., 2007. Psychosocial maternal stress during pregnancy affects serum corticosterone, blood immune parameters and anxiety behaviour in adult male

- rat offspring // Physiology and Behavior. V. 90. P. 108–115.
- Götz A.A., Wittlinger S., Stefanski V., 2007. Maternal social stress during pregnancy alters immune function and immune cell numbers in adult male Long-Evans rat offspring during stressful life-events // Journal of Neuro-immunology. V. 185. P. 95–102.
- Harper J.M., Austad S.N., 2004. Fecal corticosteroid levels in free-living populations of deer mice (*Peromyscus ma-niculatus*) and southern redbacked voles (*Clethrionomys gapperi*) // The American Midland Naturalist. V. 152. P. 400–409.
- Hart R.P., Bradshaw S.D., Iveson J.B., 1985. Salmonella infections in a marsupial, the Quokka (Setonix brachyurus), in relation to seasonal changes in condition and environmental stress // Applied and Environmental Microbiology. V. 49. P. 1276–1281.
- Huitu O., Norrdahl K., Korpimaki E., 2004. Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities // Ecography. V. 27. P. 197–206.
- Ilmonen P., Taarna T., Hasselquist D., 2000. Experimentally activated immune defence in female pied flycatchers results in reduced breeding success // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. V. 267. P. 665–670.
- Ishibashi Y., Saitoh T., Kawata M., 1998. Social organization of the vole *Clethrionomys rufocanus* and its demographic and genetic consequences: a Review // Researches on Population Ecology. V. 40(1). P. 39–50.
- Klein S.L. 2000. Hormones and mating system affect sex and species differences in immune function among vertebrates // Behavioural Processes. V. 51. P. 149–166.
- Klein S.L., Bird B.H., Glass G.E., 2001. Sex differences in immune responses and viral shedding following Seoul virus infection in Norway rats // The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. V. 65. I. 1. P. 57–63.
- Klein S.L., Nelson R.J., 1997. Sex differences in immunocompetence differ between two *Peromyscus* species // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 273. I. 2. P. 655–660.
- Kravchenko L.B., Moskvitina N.S., Zavyalov E.L., 2016. Dynamics of the fecal corticosterone content in males of red, gray-sided, and bank voles (*Myodes*, Rodentia, Cricetidae) upon sexual maturation // Biology Bulletin. V. 43. № 9. P. 45–54.
- Kruszek M., 1986. Seasonal effects on sexual maturation of male bank voles (*Clethrionomys glareolus*) // Journal of Reproduction and Fertility. V. 76. P. 83–89.
- Kusumoto K., Saitoh T., 2008. Effects of cold stress on immune function in the grey-sided vole, Clethrionomys rufocanus // Mammal Study. V. 33. P. 11–18.
- Lazutkin A.N., Yamborko A.V., Kiselev S.V., 2016. Energy and Immune Parameters of Northern Red-Backed Voles (Clethrionomys rutilus) at Different Population Densities in the Kolyma River Basin // Russian Journal of Ecology. V. 47. № 6. P. 562–567.
- Lochmiller R.L., 1996. Immunocompetence and Animal Population Regulation // Oikos. V. 76. № 3. P. 594–602.
- Lochmiller R.L., Deerenberg C., 2000. Trade-Offs in Evolutionary Immunology: Just What Is the Cost of Immunity? // Oikos. V. 88. № 1. P. 87–98.

- Martin L.B, Weil Z.M., Nelson R.J., 2008. Seasonal changes in vertebrate immune activity: mediation by physiological trade-offs // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 363. P. 321–339.
- Mauck R.A., Matson K.D., Philipsborn J., Ricklefs R.E., 2005. Increase in the constitutive innate humoral immune system in Leach's Storm-Petrel (Oceanodroma leucorhoa) chicks is negatively correlated with growth rate // Functional Ecology. V. 19(6). P. 1001–1007.
- McDonald I.R., Lee A.K., Than K.A., Martin R.W., 1986. Failure of glucocorticoid feedback in males of a population of small marsupials (Antechinus swainsonii) during the period of mating // Journal Endocrinology. V. 108. P. 63–68.
- McKean K.A., Nunney L., 2001. Increased sexual activity reduces male immune function in Drosophila melanogaster // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. V. 98. P. 7904–7909.
- Medina K.L., Strasser A., Kincade P.W., 2000. Estrogen influences the differentiation, proliferation, and survival of early B-lineage precursors // Blood. V. 95. P. 2059—2067.
- Mihok S., Turner B.N., Iverson S.L., 1985. The characterization of vole population dynamics // Ecological Monographs. V. 55. № 4. P. 399–420.
- Mills J.N., Ksiazek T.G., Ellis B.A., Rollin P.E., Nichol S.T., Yates T.L., Gannon W.L., Levy C.E., Engelthaler D.M., Davis T., Tanda D.T., Frampton J.W., Nichols C.R., Peters C.J., Childs J.E., 1997. Patterns of association with host and habitat: Antibody reactive with Sin Nombre virus in small mammals in the major biotic communities of the southwestern United States // American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. V. 56. I. 3. P. 273–284.
- Møller A.P., Merino S., Brown C.R., Robertson R.J., 2001. Immune defense and host sociality: a comparative study of swallows and martins // American Naturalist. V. 158. P. 136–145.
- Moreno J., Sanz J.J., Arriero E., 1999. Reproductive effort and T-lymphocyte cell-mediated immunocompetence in female pied flycatchers Ficedula hypoleuca // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. V. 266. P. 1105–1109.
- Moshkin M.P., Dobrotvorsky A.K., Mak V.V., Panov V.V., Dobrotvorskaya E.A., 1998. Variability of immune response to heterologous erythrocytes during population cycles of red (Clethrionomys rutilus) and bank (Cl. glareolus) voles // Oikos. V. 82. P. 131–138.
- Mosier D.E., Cohen P.L., 1975. Ontogeny of mouse T-Iymphocyte function // Biology of aging and development. Thorbecke G.J. (Ed.). V. 3. Boston. MA: Springer US, FASEB Monographs. P. 221–230.
- Munck A., Guyre P., Holbrook N., 1984. Physiological functions of glucocorticoids during stress and their relation to pharmacological actions // Endocrine Reviews. V. 5. P. 25–44.
- Naidenko S.V., Klyuchnikova P.S., Kirilyuk V.E., Alekseeva G.S., 2020. Effect of population density on leukocytes number in domestic cats // Nature Conservation Research. V. 5(2). P. 89–96.
- Nordling D., Andersson, M., Zohari, S., Lars G., 1998. Reproductive effort reduces specific immune response and

- parasite resistance // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 265(1403). P. 1291–1298.
- Novikov E., Moshkin M., 1998. Sexual maturation, adrenocortical function and population density of red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* (Pall.) // Mammalia. V. 62. P. 529–540.
- Nunn C.L., 2002. A comparative study of leukocyte counts and disease risk in primates // Evolution. V. 56. P. 177–190
- Nunn C.L., Gittleman J.L., Antonovics J., 2004. A comparative study of white blood cell counts and disease risk in carnivores // Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences. V. 270. P. 347–356.
- Onodera R., Akimoto Y., Shimada T., Saitoh T., 2017. Different population responses of three sympatric rodent species to acorn masting the role of tannin tolerance // Population Ecology. V.59. I. 1. P. 29-43.
- Ots I., Kerminov A., Ivankina E.V., Ilyina T.A., Horak P., 2001. Immune challenge affects basal metabolic activity in wintering great tits // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 268. P. 1175–1181.
- *Piersma T.*, 1997. Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? // Oikos. V. 80. I. 3. P. 623–629.
- Poulin R., 1996. Sexual inequalities in helminth infections: a cost of being male? // American Naturalist. V. 147. P. 287–295.
- Råberg L., Nilsson J.-A., Ilmonen P., Stjernman M., Hasselquist D., 2000. The cost of an immune response: vaccination reduces parental effort // Ecology Letters. V. 3. P. 382–386.
- Saino N., Canova L., Fasola M., Martinelli R., 2000. Reproduction and population density affect humoral immunity in bank voles under field experimental conditions // Oecologia. V. 124. P. 358–366.
- Sapolsky R.M., 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions // Endocrine Reviews. V. 21. № 1. P. 55–89.
- Schirmer A., Herde A., Eccard J.A., Dammhahn M., 2019. Individuals in space: personality-dependent space use, movement and microhabitat use facilitate individual spatial niche specialization // Oecologia. V. 189. I. 3. P. 647–660.
- Schuurs A.H.W.M., Verheul H.A.M., 1990. Effects of gender and sex steroids on the immune response // Journal of Steroid Biochemistry. V. 35. P. 157–172.
- Sheldon B.C., Verhulst S., 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology // Trends in Ecology and Evolution. V. 11(8). P. 317–321.
- Shudo E., Iwasa Y., 2001. Inducible defense against pathogens and parasites: optimal choice among multiple options // Journal of Theoretical Biology. V. 209(2). P. 233–247.
- Segel L.A., Bar-Or R.L., 1999. On the role of feedback in promoting conflicting goals of the adaptive immune system // The Journal of Immunology. V. 163. P. 1342– 1349.
- Selby L.A., Corwin R.M., Hayes H.M., 1980. Risk factors associated with canine heartworm infection // Journal of

- the American Veterinary Medical Association. V. 176. P. 33–35.
- Smith A.L., Singleton G.R., Hansen G.M., Shellam G., 1993. A serologic survey for viruses and Mycoplasma pulmonis among wild house mice (Mus domesticus) in southeastern Australia // Journal of Wildlife Diseases. V. 29. P. 219–229.
- Soler J.J., de Neve L., Perez-Contreras T., Soler M., Sorci G., 2003. Trade-of between immunocompetence and growth in magpies: an experimental study // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. V. 270. P. 241–248.
- Stenseth N.C., 1985. Models for bank vole and wood mouse in The Ecology of Woodland Rodents // Symposium of the Zoological Society of London. V. 55. P. 339–376.
- Tersago K., Schreurs A., Linard C., Verhagen R., Van Dongen S.,
 Leirs H., 2008. Population, environmental, and community effects on local bank vole (Myodes glareolus)
 Puumala virus infection in an area with low human incidence // Vector Borne and Zoonotic Diseases. V. 8.
 P. 235–244.
- Tian J., Courtiol A., Schneeberger K., Greenwood A.D., Czir-jak G.A., 2015. Circulating white blood cell counts in captive and wild rodents are influenced by body mass rather than testes mass, a correlate of mating promiscuity // Functional Ecology, V. 29, P. 823–829.

- Tiuria R., Horii Y., Tateyama S., Tsuchiya K., Nawa Y., 1994. The Indian soft-furred rat, Millardia meltada, a new host for Nippostrongylus brasiliensis, showing androgendependent sex difference in intestinal mucosal defence // International Journal for Parasitology. V. 24. P. 1055–1057.
- *To L.P., Tamarin R.H.,* 1977. The relation of population density and adrenal gland weight in cycling and non-cycling voles (*Microtus*) // Ecology. V. 58. P. 928–934.
- Yang Y., Zhang Y., Deng Y., Yi X., 2019. Endozoochory by granivorous rodents in seed dispersal of green fruits // Canadian Journal of Zoology. V. 97. I. 1. P. 42–49.
- Zhang X., Yang Y., Du S., Cao Y., Zhou H., Bian J., 2018. Effects of maternal density stress and coccidiosis infection on immunity in root vole offsprings // Acta Theriologica Sinica. V. 38. I. 1. P. 56–65.
- Zuk M., 1990. Reproductive strategies and disease susceptibility: an evolutionary viewpoint // Parasitology Today. V. 6. P. 231–233.
- Zuk M., McKean K.A., 1996. Sex differences in parasite infections: patterns and processes // International Journal for Parasitology. V. 26. P. 1009—1024.
- Zuk M., Stoehr A.M., 2002. Immune defense and host life history // American Naturalist. V. 160. № 4. P. 9–22.

THE INFLUENCE OF SOCIAL CONDITIONS ON THE HUMORAL ADAPTIVE IMMUNITY IN THE BANK (CLETHRIONOMYS GLAREOLUS) AND GREY-SIDED (CLETHRIONOMYS RUFOCANUS) VOLES: AN EXPERIMENTAL STUDY

L. B. Kravchenko*

Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia
*e-mail: kravchenkolb@mail.ru

We studied the effect of population density on the humoral adaptive immunity in bank (Clethrionomys glareolus) and grey-sided voles (C. rufocanus). We used 20-, 40-, and 60-day old voles born in a vivarium from females captured in the field (May-August). We used the outdoor temperature and illumination. After the labors, the young were kept with females during 20 days. Then we divided the young into two groups with different social conditions. Group 1 included individuals which grew singly. In Group 2, we simulated the conditions of a high-density population: the young were left together with their mothers. In order to activate the immune system, sheep red blood cells (SRBC) were used. To measure the immune response to the antigen, the splenic plaque-forming cells (PFC) technique was applied. We failed to find sex-linked differences in these species, but we observed significant interspecific variations. Thus, C. glareolus (40- and 60-day old voles) showed a higher level of immune reactivity than C. rufocanus did. The effect of a social environment on the immunity depended on species and the timing of the birth of individuals. In the Bank vole, the immune reactivity increased at a high population density. Voles born in May had a low sensitivity to social stimuli. In contrast, individuals born in July and August had the highest sensitivity to social stimuli. The immunity of the Grey-sided vole depended on social factors indirectly, through thermoregulation conditions. In October, the average temperature in the vivarium was maintained at 2.5°C, and the grey-sided voles kept individually demonstrated immune suppression. In contrast, in animals from litters left with females, the level of immunity did not change. In the conditions of a high density, the development of the immune system of both species competed with the growth of animals, but not with sexual maturation.

Keywords: Bank vole, Grey-sided vole, humoral immunity, sexual maturation, social conditions, population density, Clethrionomys glareolus, Clethrionomys rufocanus

УДК 599.735.38:591.524:591.555

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ УЧАСТКА ОБИТАНИЯ САМЦОМ КАБАРГИ (MOSCHUS MOSCHIFERUS L.) В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИХОТЭ-АЛИНЕ

© 2021 г. В. А. Зайцев^{а, *}, Д. А. Максимова^b, Ю. В. Смирнов^c, Н. В. Белотелов^{d, e}

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия ^bТихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, 690041 Россия ^cРоссийский Новый университет, Москва, 105005 Россия ^dВычислительный центр имени А.А. Дородницына Федерального исследовательского центра

^dВычислительный центр имени А.А. Дородницына Федерального исследовательского центра "Информатика и управление" РАН, Москва, 119333 Россия

^еМосковский государственный технический университет имени Н.Э. Баумана, Москва, 105005 Россия

*e-mail: zvit09@mail.ru Поступила в редакцию 15.12.2019 г. После доработки 23.04.2020 г. Принята к публикации 25.04.2020 г.

В 2014—2015 гг. в хвойном лесу Сихотэ-Алинского заповедника изучали перемещения кабарог с целью определения связи использования участка обитания с факторами среды и социальным окружением. Методика включала многосуточные тропления, визуальные наблюдения за привыкшими к человеку кабаргами, радиослежение, методы изучения среды обитания. Применяли ГИС технологии, математическую обработку данных. Выделен вариант использования участка обитания, в котором самец кабарги длительное время поддерживал его внешние размеры $(1.02-1.1 \text{ km}^2)$ и форму при перераспределении своей активности в общем центре активности участка обитания (39% площади). Наложение участков самцов-соседей на участок резидента достигло 64.7-65.5%, центра активности -53.5%. Количество основных кормов (эпифитных лишайников) на участках обитания в разное время в 60-300 раз превышало потребности кабарог. В условиях обеспеченности пищей на всей площади распределение активности и ольфакторных меток, порядок переходов самца были, прежде всего, согласованы с социальным окружением: распределением самок и посещением самцами-соседями ядер активности. Среди контактов между самцами преобладали дистанционные. Распределение переходов кабарги включало широкие "полосы" обходов и центральную систему, которая объединяла локальные ядра активности. Данная структура согласована с формами рельефа и границами растительных сообществ. В центре активности участка обитания самец провел более 84% времени. Это связано с нередкими заходами самцов-соседей, что сопровождалось формированием резидентом модулей – функциональных элементов структуры, в которых кабарга обеспечивала свою жизнедеятельность и охрану в форме "дежурства", что создавало заслоны от проникновения самцов-соседей.

Ключевые слова: кабарга, Сихотэ-Алинский заповедник, комплексная методика слежения, участок обитания, структура, ядра активности, модули, экологические факторы, социальные условия, паттерны поведения, формы охраны территории

DOI: 10.31857/S0044513421020264

Исследования пространственных структур, которые формируют животные во время своих переходов, актуальны в связи с выяснением отношений между видами, экологических связей в сообществах видов, механизмов, формирующих поведение особей в группировках. Среди немногих публикаций, содержащих сведения о пространственной и социальной структуре популяции, об использовании обитаемого пространства (участков обитания и др.) кабаргой в разных частях ареала, выделяются работы, выполненные с ис-

пользованием разных способов тропления, в некоторых случаях дополнительно с визуальной регистрацией и наблюдениями (Устинов, 1967; Green, 1985; Зайцев, 1991, 2006, и др.; Приходько, 2003; Доманов, 2013; Zaitsev et al., 2015; и др.), радиослежения (Kattel, 1990; Harris, Cai, 1993; Максимова и др., 2014, 2014а; 2015; и др.). Единичны публикации об использовании кабаргой участка обитания в связи с условиями местообитания и социального окружения.

С целью изучения структуры популяции кабарги в разных условиях с 1975 г. организуются исследования на нескольких стационарных участках в Сихотэ-Алинском заповеднике и его окрестностях. С 1970 гг. мы применяли комплексную методику, состоящую из троплений и визуальных наблюдений за привыкшими к нам особями на подготовленных ключевых (стационарных) участках. С 2012 г. применяется также радиослежение (Максимова и др., 2014, 2014а; 2015; и др.).

С 2004 г. мы регулярно ведем исследования на участке "Нечетовкий" в бассейне р. Таежная у северной окраины Сихотэ-Алинского заповедника. В связи с замеченными особенностями использования местообитания, в сезон 2014—2015 гг. особое внимание было уделено изучению участка обитания одного из трех радиомеченных самцов кабарги. Данный участок находился в плотном окружении участками обитания других особей.

Цель данного исследования — изучить использование кабаргой участка обитания с несколькими, по нашему предположению, основным условиями среды обитания, включая и социальные, определяющие структуру участка обитания. Для того чтобы выяснить, как возникает адаптация пространственной и социальной структуры популяции к условиям обитания, необходимо определить: 1) параметры участка обитания (площади, форму) в разные периоды времени и 2) связи посещений кабаргой разных частей участка обитания с факторами среды, социальным окружением и характером контактов между особями, 3) изменения площади, осваиваемого особью участка с начала слежения за ней с целью выявления некоторой перманентной смещаемой площади (участка); 4) структурные элементы, объединенные переходами зверя, ядра активности разного пространственного масштаба на основе анализа частот регистрации, а также функциональных зон, модулей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Описание природных условий участка "Нечетовский" приведено в более ранних публикациях (Зайцев, 2019 и др.). На части этого участка (11—12 км²) у окончания водоразделов при впадении нескольких ключей в р. Таежная, где проведены основные работы в 2014—2015 гг., вся площадь покрыта лесом с преобладанием кедровников (*Pinus koraiensis*) со значительным участием пихты (*Abies nephrolepis*). Кедровники в верхней части крутых (до 30°—50°) склонов южных экспозиций включают значительное количество дуба (*Quercus mongolica*). Часть северных склонов занята лиственничниками (*Larix cajánderi*) и кедрово-лиственничниковыми ассоциациями. На северо-восточных окончаниях водоразделов с крутизной склона до

 $35^{\circ}-50^{\circ}$, занимающих не больше 10-11% общей площади, содержится повышенное количество пихты и ели (*Picea jezoensis*) с подростом, лиственницы. Вдоль нижней или средней части склонов, особенно, на южных экспозициях водоразделов простираются древние, более пологие, чем склоновые поверхности, террасы.

При общем снижении численности кабарги в заповеднике (Зайцев, 2006) на примыкающей к р. Таежная части "Нечетовского" участка, где проводили основные работы, к 2004—2015 гг., по данным учета троплением с окладом (Зайцев и др., 2013), поддерживалась повышенная концентрация ее населения — 14—18 особей на 10 км².

Способы сбора данных заключаются в многосуточном троплении и радиопрослеживании привыкших и непривыкших к нам особей кабарги. Каждая кабарга имела особенности внешнего вида, их принадлежность к половозрастным группам определялась визуально по индивидуальным и известным групповым признакам, особенностям оставленных следов (Зайцев, 1991 и др.). В статье использованы номера радиомеченных самцов кабарги из публикации Максимовой с соавторами (2015). Самец кабарги *M3* – "Гусар" (группа возраста 2-3 г.), чей участок обитания в 2014—2015 гг. (рис. 1) изучали особенно тщательно, был приучен к нам сеголетком (возраст 0-1 г.) в сезон 2012—2013 г. В апреле 2013 г. *МЗ* и его соседи $M6(2-3 \, \Gamma.)$ и $M5(1-2 \, \Gamma.)$ были помечены ошейниками с радиопередатчиками Telonics, USA (150-152 МГц). Данные радиослежения использованы согласно программе совместных исследований Сихотэ-Алинского биосферного заповед-Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Общества сохранения диких животных (WCS, Нью-Йорк, США), Института проблем экологии и эволюции РАН.

Организация системы слежения за кабаргами соответствовала базовой методике (Зайцев, Зайцева, 1980; Зайцев, 1991 и др.). С маршрутов, пролегающих не далее 200—500 м друг от друга вдоль ручьев, гребней и склонов водоразделов, вели поиск и учет следов зверей, заходили к месту, где в предыдущий день закончили тропление кабарги и продолжали тропить далее. С этих маршрутов обычно дважды в день: с 8—9 до 10 ч утра и в 16—17 ч определяли место расположения кабарог при радиослежении.

Мы тропили *М3* в течение 5—6 дней, затем делали перерыв на один или несколько суток. *М3*, как и другие привыкшие кабарги, подпускал к себе после длительного (месяцы) перерыва в наблюдениях. В течение светлого времени суток, обычно, следили не только за *М3*, но еще за 1—3 соседними кабаргами, встречая следы этих соседних особей при троплении *М3* и на маршрутах, окаймляющих их участки обитания. Соседей *М3*,

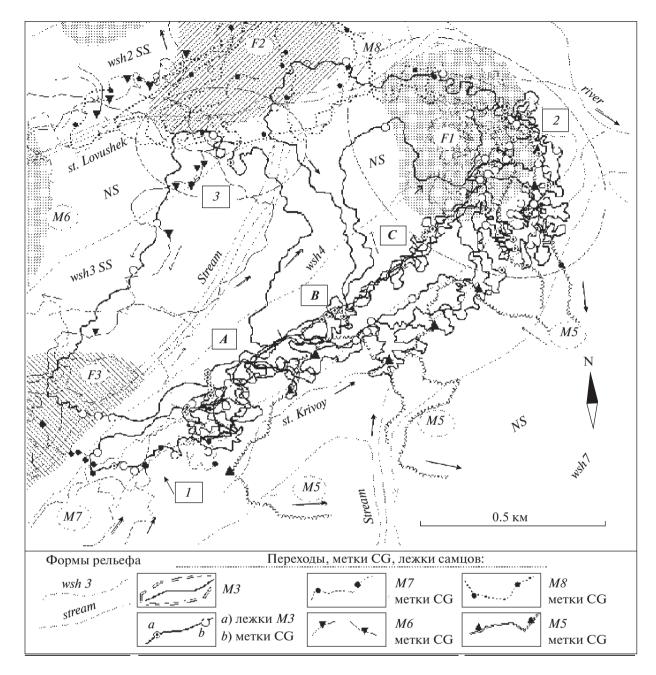


Рис. 1. Схема переходов самца M3 и заходов самцов-соседей на участок M3, схема расположения участков обитания самок F1, F2, F3 (штриховка) по данным тропления в декабре 2014 г.; stream — русло и днище долины ключей; wsh2-wsh7 — водоразделы; SS и NS — склоны южной и северной экспозиций; цифры и буквы в прямоугольниках: A-C — группы лежек и переходов (локальные ядра активности) на участке обитания M3; I — зона контактов M3 и M7; 2 и 3 в прямоугольниках — крутые северо-восточные окончания водоразделов, посещаемые многими особями (3 — у узкого днища двух ключей).

которые частично привыкли к нашему многолетнему присутствию на стационаре, неоднократно встречали визуально после тропления. С близкого расстояния мы не наблюдали зимой лишь радиомеченного самца M5. Однако обширный северный склон, на котором, по данным радиослежения, в основном обитал M5, в сезоне 2014-2015 гг. другие кабарги не посещали, что было установле-

но контрольными обследованиями. После троплений какой-либо особи ее локализацию на выявленном участке и заходы на участок M3 контролировали при встрече следов на маршрутах, проложенных в окрестностях, с последующим троплением.

При троплении с GPS-Глонас-регистраторами и компасом следовали непосредственно по ходу

кабарог. 16 троплений суточных ходов и их фрагментов совмещали съемку GPS-Глонас с регистрацией компасом смен направлений, измерений расстояний выверенными шагами по естественным составляющим траектории — векторам Va (по средним от 1.3 до 4.0 м на разных переходах) (Зайцев, 1991, 2002 и др.). Отмечали следы деятельности зверей, поеди лишайника, хвои и др., смены форм рельефа и другие особенности участка. Общий период слежения троплением охватывал снежный период с начала декабря (3.12.2014 г.) до марта (5.03. 2015 г.). За это время за кабаргами следили 38 дней.

Учеты лишайника (воздушно-сухая биомасса и число экземпляров (штук) обрывков талломов в пересчете на 100 м^2) в доступной кабарге зоне до высоты 1-1.2 м над поверхностью снега или земли выполнены на площадках, трансектах 400 м^2 или 900 м^2 . В конце января и в феврале 2015 г. проведен учет на 22 площадках, удаленных одна от другой на расстояние не менее 200 м. Учитывали также уклон склона, проективное покрытые (в долях от 1) верхнего древесного яруса и отдельно хвойного подроста по известной методике (Воронов, 1973).

Обработка и анализ данных. Данные слежения (с GPS-регистраторов и др.) кабарог транспортированы на космический снимок в программе NexQGIS. Затем схемы траекторий, полигонов частот посещений конвертировали в программу MapInfo 7.2, в которой проведена обработка и анализ пространственных данных.

При троплении *М3*, в том числе 21 суточного перехода и 11 их фрагментов, проведен учет следов деятельности (меток, лежек и др.) на 48 км хода в ноябре—декабре и около 55 км в январе—марте. Кроме того, в этом сообщении приведена часть данных троплений и радиослежения по перемещениям соседей *М3*.

Способы определения границ, соответственно размеров, формы участка обитания, выделение зональных областей в его пределах относятся к обычным методическим проблемам при применении разных способов слежения и анализа данных (Hayne, 1949; Powell, 2000; Kie et al., 2010; Powell, Mitchell, 2012; и др.). При использовании троплений контуры участка обитания, наложения участков соседних особей друг на друга проведены по внешним траекториям особей, окаймляющим участок, со сглаживанием интервалами не меньше 50–100 м небольших их изломов (Зайцев, 1991, 2014). В 2014-2015 гг. мы не отметили случаев, когда МЗ покидал свой участок при бегстве от хищников (эпизодические, случайные выходы). Перемещение самца после встречи с наблюдателем, обычно, укладывалось в интервал не более 150 м. В масштабе участка обитания это не имело значения в выяснении его внутренней структуры. Такие же переходы самец совершал и при появлении кабанов, которые перерывали кедровника с дубом в верхней части южного склона, и которые проходящих (особенно в конце февраля 2015 г.) по средней части склона.

Измерение площади, окаймленной переходами *МЗ*, проведены на схемах после каждого тропления за два периода зимы 2014—2015 г. В первые день-два с начала слежения переходы кабарги не всегда замыкались конкретной площадью. При отсутствии протяженных обходов участка прирост площади в эти дни определен в качестве среднего значения ее изменения обычно за два дня.

При зонировании участка обитания мы использовали представления о центрах или ядрах активности ("centre of activity" - Burt, 1943; фактически, синонимы: ядро – "kernel of home range" – Worton, 1989; центр, ядро, сердцевинная зона — "core area" – Kaufmann, 1983), которые в общем случае выделяются на основе более частых посещений или долгого пребывания животного в определенном месте, наличия убежищ, лежек. Для исключения излишней терминологии мы использовали данное определение как для выделения "общего центра (ядра)" активности" на участке обитания, так и для обозначения "локальных ядер" – мест с наибольшей частотой посещений в общем центре или вне его. В рамках статьи термин "центр активности" применяется, в основном, к общей зоне повышенного числа посещений на участке обитания, "ядро" - к местам локального увеличения частот.

Определение ядер, центров активности предполагает использование в основном статистических способов для их выделения, основанных на построении полигонов частот регистрации зверя, плотности траекторий в разных местах и др. В случае радиослежения данные полигоны определены нами на основе параметрической модели Вортона (Worton, 1989) с обработкой данных ГИС в программе R Statistical Software (Максимова и др., 2014 и др.). Было получено 39 точек локации *МЗ* в ноябре—декабре и 69 точек в январе—марте. Полигоны модели с частотами 95% принимали за размер участка обитания, 50, 64 или 35% — за ядра активности. Выбор процента для полигона согласовывался с данными троплений, как способа наиболее подробной и точной регистрации многосуточных переходов. При анализе данных тропления, на схемы переходов кабарги накладывалась сеть с ячейками размером 100×100 м (1 га) и подсчитывалось число заходов кабарги в каждую ячейку. Для анализа и визуализации данных инструментами "wafer" в программе Statistica 8. Software моделировали поверхности полигонов частот посещений.

Для интерпретации связи поведения особи с распределением частот посещений мы использу-

ем определение "модуль". В отличие от ядер модуль имеет значение функциональной части, элемента структуры участка обитания, сочетающего разные активности поведения, обеспечивающие жизнедеятельность особей вместе с эффективной охраной локальных территорий. Выделение модулей проведено этологическим способом по характеристике траекторий и поведения особи.

Мы выделили основные паттерны поведения, включающие сочетание нескольких поведенческих активностей с доминированием обычно одной из них на разных фрагментах траектории. К ним относятся паттерны: а) сбора пищи (по поедям) и отдыха (по лежкам), нередко на непротяженных траекториях со множеством поворотов. На переходах по периферийной части участка обитания у взрослых самцов преобладают: б) активное патрулирование при большом числе меток экскретом комплекса хвостовых и надхвостовых желез (метки СС и небольшие кучки экскрементов) с регистрацией немногих поедей; в) комплексные обходы (патрулирование), сочетающее активный сбор пищи с маркировкой. При активном сборе пищи кабарга движется часто коротким шагом (до 25-35 см) по траектории со множеством поворотов. Комплексное и, тем более, активное патрулирование происходит длинным шагом (до 40-45 см), иногда переходящим на рысь. Кроме этого, выделяются фрагменты г) обходов длинным шагом, рысью и прыжками мест, редко посещаемых кабаргами, с очень небольшой частотой маркировки (Зайцев, 1991).

Для выделения свойств переходов зверей в разных местах и режимах деятельности использовали векторный анализ, основанный на выделении групп векторов, обобщающих естественные фрагменты пути разной протяженности (Зайцев, 1991, 2002 и др.). По схемам определены расстояния $|\mathbf{V}_{\rm sl}|$ между дальними точками каждого суточного перехода особи вдоль основной линии пролонгации хода. Размеры модулей установлены по длинам радиус-векторов $\mathbf{R}_{\rm mod}$ из геометрического центра группы лежек или от конкретной лежки до наиболее удаленных от них точек замкнутых переходов.

Данные с 16 площадок учета (9 в центре активности участка обитания) использованы для определения связи факторов среды с переходами. Среди факторов и условий, вероятно, влияющих на частоты (f_i) посещений кабаргой разных частей участка и ячеек 1 га в их сети, взяты следующие показатели: 1) число лежек в ближнем к ячейке учета локальном ядре активности (показатель регулярности посещений); 2) количество основной пищи в зимний период — кустистого лишайника (родов *Usnea*, *Evernia* и др., г/100 м²; воздушно-сухая биомасса); 3) число объектов пищи (штук/100 м²) — обрывков лишайника и веточек с лишайником;

4) угол уклона склона (град) в месте учета; 5) проективное покрытие (в долях от 1) и особенности хвойного подроста у площади учета. Проведена также 6) оценка влияния социального окружения по характеру посещений соседями мест наложения участков обитания. Определяли показатель синхронизации $Cc = f_{\text{visl}}/f_{\text{vis2}}$, где f_{vis1} — число совпадений заходов двух самцов в сутки в зону наложения участков (Cc рассчитывался для первых, вторых суток после захода соседа); f_{vis2} — число заходов изучаемого самца.

Для характеристики сезонных изменений в структуре группировок и участка обитания кабарги мы использовали периодизацию, основанную на изменении подвижности особей и других активностей в разные периоды годового цикла (Зайцев, 1991; Максимова и др., 2014). Для снежного периода года, когда было применено тропление, выделено два периода: 1) ноябрь—декабрь — период гона и его окончания, повышенной двигательной активности; 2) январь—март — период пониженной двигательной активности (с января к февралю), небольшой частоты мечения участка обитания специфическими метками.

Математическая обработка. Статистические расчеты и анализ траекторий проведены средствами программ Statistica 8, Statgraphycs Plus, Python Numpy Scipy, EasyTrace. Использовали регрессионный, факторный анализ методом главных компонент (PC), для переменных в центре активности участка обитания с нормализованной варимаксной ротацией. Исключение влияния разных шкал осуществлено Z-преобразованием: $Z_i = (x_i - \overline{x})/Sd$; где x_i — значение члена i переменной; \overline{x} — среднее переменной; Sd — среднее квадратичное отклонение. Другие обозначения в тексте: r_s — коэффициент корреляции Спирмена; Me — медиана; CV% — коэффициент вариации; W-test — Wald-Wolfowitz Runs test.

Анализ траекторий в модулях и между ними проведен методом непараметрического оценивания, который используется в задачах восстановления плотности неизвестного распределения, в том числе в анализе изображений (Shen et al., 2017; Lychkov et al., 2018; Maltsev et al., 2018; Dmitriev et al., 2019). Мы использовали один из вариантов данного оценивания - метод оценки ядерной плотности. Суть метода заключается в том, что для выборки случайных величин $(x_1, x_2, x_3, \dots x_n)$ определяется ядерная функция K(x) и на ее основе строиться непрерывная функция плотности $f_h(x)$ (Parzen, Rosenblatt, 1956). Под "ядром" в данном случае подразумевается вещественная неотрицательная функция, обладающая следующими свойствами: $\int_{-\infty}^{+\infty} K(x) dx = 1; K(-x) = K(x)$. В качестве ядерной функции мы использовали Гауссово

Период	Показатель	ппа МЗ	OV _♂ -п	ерекры	тие (S_{ov} ,	<i>P</i> , %) c	самцами	$OV_{\mathbb{Q}}$ c can	иками
Период	Показатель	для из	M7	М6	M8	M5	$\Sigma OV_{\vec{o}}$ км ²	F1	F3
	$S_{M3(D)}$ км ²	1.10	0.19	0.17	0.15	0.21		0.17	0.04
Декабрь-середина января	$P_{M3(\mathrm{D})}$ км	4.25	1.84	2.13	2.01	2.49	0.72	1.42(1.43)	(0.83)
	% OV_{hr}	65.5*	17.3	15.5	13.6	19.1		(15.5%)	(≈4%)
	$S_{M3(F)}$ км ²	1.02	0.02	0.18	0.17	0.29		0.11	0.13
Середина января—март	$P_{M3(\mathrm{F})}$ км	4.45	0.3	2.0	2.6	2.4	0.66	1.22	2.13
	$\%$ O V_{hr}	64.7*	1.8	17.6	16.7	28.4		11%	12.7%

Таблица 1. Параметры участка обитания M3 (площадь $S_{M3(\mathrm{Month})}$, км², периметр $P_{M3(\mathrm{m})}$ (км) и наложение (% OV_i , км²) на участко участков кабарог-соседей в зимний сезон 2014—2015 г.

распределение. Параметр h, как ключевой свободный параметр "сглаживания" в построении итогового распределения, определен, исходя из эмпирического критерия Скота (Scott, 2010): $h \approx \frac{1}{d+4\sqrt{N}}$, где d — количество размерностей случайной величины, N — размер выборки.

Вначале проводилась векторизация схем треков в программе EasyTrace с переводом в табличные данные формата csv. Один пиксель изображения соответствовал 0.85 м реального хода зверя. Каждый трек-вектор, входящий в общий массив данных, описывался упорядоченной парой координат (x_i^j, y_i^j) , где верхний индекс j — номер трека, нижний i изменяется от 1 до N^j — числа узлов, формирующих j-трек. Траектории представлены совокупностью векторов: длин Λ_i^j и углов ϕ_i^j отклонения между ними. Λ_i^j соответствовали реальным длинам векторов $|\mathbf{V}a|$ между пунктами — узлами с заметными поворотами пути.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В сезон 2014—2015 гг., по результатам тропления, участок M3 соседствовал с местами обитания семи кабарог-резидентов (рис. 1, 2): самцами M7 (старше 3 лет), M6 (возрастная группа 2—3 года), M8 и M5 (группа возраста 1—2 года), самок F1 (старше 1.5 лет), F2 (>1.5 лет), F3 (1—2 года). Трое суток (27—29.12.2014 г.) у места соседства M3 и M7 (I на рис. 1) обитала восьмая кабарга — самка, которая затем перешла вверх по водоразделу. В течение всего снежного сезона состав особей-резидентов в окрестностях участка M3 не менялся.

Внешние параметры участка обитания. Общая площадь участка обитания M3, определенная троплением за два периода зимы (рис. 1, 2; табл. 1), составила $S_{\rm shr}=1.21~{\rm km^2}$, при радиослежении — $1.3~{\rm km^2}$. 82% площади в декабре и 79.5% в январе—марте

располагалось на горных склонах, из них 6 и 8%, соответственно, на северо-восточном склоне, 32.4 и 31.6% — на южном склоне водораздела wsh4 (рис. 1, 2), 16.2 и 16.3% — wsh3, 18.2 и 19.5% — на днищах долин ключей. Северные склоны водораздела wsh4 (у M3 27.2% в декабре и 24.6% площади в январе—феврале) в эту зиму все кабарги посещали редко. Их переходы пролегали обычно у небольшого ключа, куда кабарог привлекал опад лишайника. Участок М3 простирался вдоль водораздела при соотношении наибольших расстояний вдоль склона (1.55 и 1.56 км) и поперек склона (0.84 и 0.8 км) 1: 1.87 в декабре и 1: 1.95 в феврале—марте.

Общий процент наложения (% $OV_{\rm males}$) на участок МЗ участков самцов-соседей (табл. 1) мало менялся в первую и вторую половину снежного периода. Участок самки F1, а также F2 и F3 имел характер "вложения" в участок МЗ и самцов-соседей. Участок F1 (0.17 км 2 ; рис. 1) перекрывался заходами МЗ в середине декабря на 88%, в конце декабря — на 93% (участок *F1a* в 0.1 км²; рис. 2). Со второй декады января самка ушла на соседний водораздел, где также в основном на северо-восточном склоне обосновалась на участке F1b (≈ 0.15 км^2), расположенном на участке *M8*. В этот период при редких заходах M3 встреч его с F1, как и с F2, нередко посещающей днище ключа в декабре и феврале, не отметили. К месту обитания F3 самцы M3, M7, M6 заходили зимой нечасто (отмечено 3 захода МЗ за 38 сут), но пересекали ее участок (наложение 0.21 км²) в декабре и феврале-марте в разных местах.

При значительных показателях перекрытия площадей участков самцов, в некоторых местах происходило пересечение переходов трех самцов. Такие места расположены на северо-восточных окончаниях водоразделов с прилегающими площадями (эллипсы с цифрами 2 и 3 на рис. 1). Также в окрестностях седловины I наблюдалось перекрытие участков M3, M7 и M6. Зону 3 наиболее

^{*} Общий процент наложения участков самцов соседей на участок МЗ.

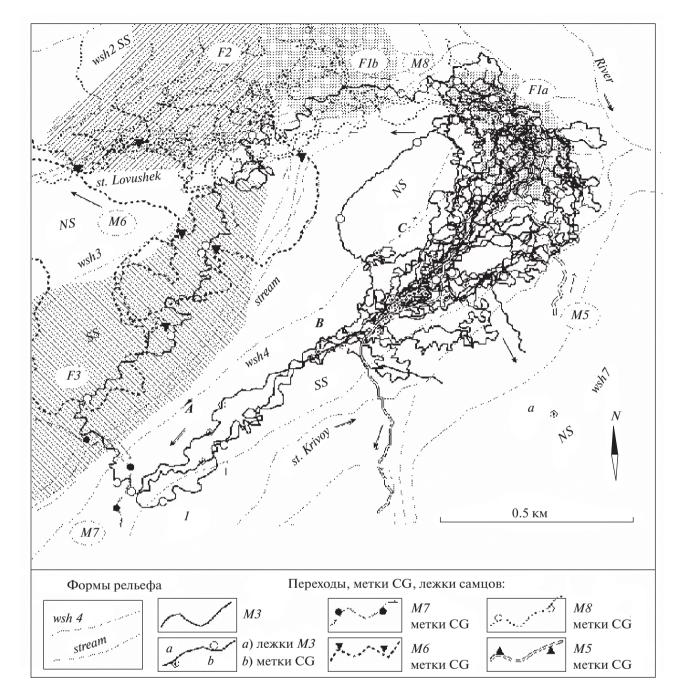


Рис. 2. Схема переходов самца M3 и кабарог-соседей, расположения участков обитания самок F1, F2, F3 (штриховка) по данным тропления с января до 05.03.2015 г.; a — пункт регистрации M3 при посещении соседнего водораздела вслед за заходом M5.

часто посещали M8, M6, а также самка F2, затем и F3. Присутствие и постоянное обитание самок отмечено во всех этих местах.

Изменение размера участка обитания M3 при последовательном троплении. Измерения площади, обходимой M3 после каждого тропления, показали на ее увеличение до предельного значения в каждый период зимы (табл. 1) по зависимости,

приближающейся к логарифмической (рис. 3). Также оказалось возможным выделить интервалы времени в сутках, в течение которых обойденная кабаргой площадь после короткого периода значительного прироста (*IA*) достигала сравнительно стабильных размеров.

В декабре 2014 г. после семи дней слежения участок достиг больших размеров (волны *A* и *B*;

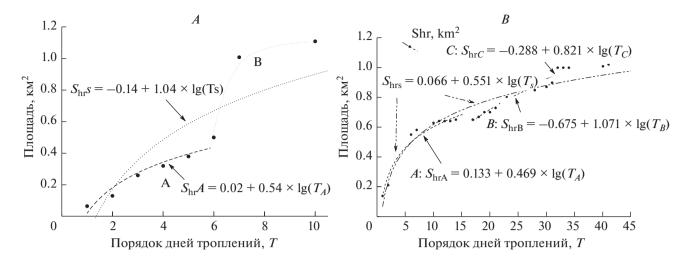


Рис. 3. Изменение размера участка обитания самца M3 при последовательных троплениях в декабре 2014 г. (A) и в январе (с 11.01) по 5 марта 2015 г. (B).

рис. 3А), которые, в основном, поддерживались всю остальную часть снежного периода. В январе—марте значительный прирост участка *МЗ* произошел в течение 10 суток с начала слежения за ним (рис. 3В). Затем произошла стабилизация площади, но еще через 6-7 сут вновь прирост и относительная стабилизация к 24-27 суткам (т.е. еще через 8-10 сут) с начала слежения. Затем площадь вновь увеличилась за 2-3 суток и стабилизировалась вплоть до 40-41 сут, считая перерывы в троплении, которые, однако, не маскировали основные этапы изменения площади. Среднесуточный ее прирост за весь период составил 0.023 км^2 (Me = 0.02, Sd = 0.025, n = 20). При общем увеличении площади с начала наблюдений до $S_{\rm hr} = 1.21 \ {\rm Km}^2 \ {\rm B}$ марте, происходило ее смещение и перераспределение активности (посещений) самца.

Распределение посещений разных частей участка и ядра активности. Обработка инструментами "wafer" (Statistica) моделирует связь числа посещений $f_{i...i}$ ячеек сети площадью 1 га с процентом площадей полигонов частот Sf% от общей площади участка (S_{hr}) за всю зиму по зависимости: Sf% == $96.27 - (94.74 \lg(f_i)) - 5$, $r^2 = 0.852$, p = 0.00002. Полученная карта поверхности частот (рис. 4) свидетельствует об очень неравномерном использовании МЗ участка обитания. На большей части (>65%) ячеек отмечено не больше 1-2 заходов за зиму. На части северного склона водораздела wsh4 (8 на рис. 4) с произрастающими здесь лиственничниками и кедровниками с лиственницей, с глубоким (до 50 см и выше) снежным покровом, заходы M3 не были замечены, как и заходы других особей.

Основные переходы, места отдыха и сбора пищи M3 располагались вдоль южного склона и на части днища долины ключа Кривой (от A до E на рис. 4), а также на северо-восточном склоне и примыкающей к нему части водораздела (E-H-6). Эти места, каждую ячейку сети которых, по данным тропления, МЗ посетил не менее 4-6 раз за зиму, составили общий центр (ядро) активности, занимающий около 39% (0.43 км²) площади участка обитания в декабре-январе. Приблизительно сходную конфигурацию имел и 64% полигон частот радиорегистрации M3 (0.42 км²; рис. 4) в ноябре-январе. Из 38 суток общего времени слежения МЗ провел в общем центре 32 полных суток и в течение 6 суток совершал обходы периферии, возвращаясь в центр активности. Таким образом, общее время нахождения МЗ в центре активности превысило 84%.

Полигон с частотой посещений 50%, по данным троплений, в этой модели занимал 17-18% площади участка. Площади с бо́льшей частотой имели мозаичное распределение, указывающее на формирование локальных ядер в общем центре участка обитания. Локальные ядра активности \mathbf{B} — \mathbf{C} кабарга посещала наиболее часто всю зиму.

Влияние факторов среды на распределение посещений разных мест на участке обитания. Среди переменных, используемых в анализе (табл. 2, 3), лишь биомассу лишайника ("Лишайник, г/100 м²") и число его обрывков в доступной зоне ("Лишайник, штук/100 м²") можно отнести к существенно связанным между собой. Однако эта взаимосвязь относительна, так как лишайник может распределяться в мелких обрывках по подстилающей поверхности или сосредоточиваться на упавших деревьях. Тем не менее, на площадках учета корреляция между этими переменными достигала $r_{\rm s} > 0.99$. В пределах участка обитания высокие значения соотношений отмечены между числом

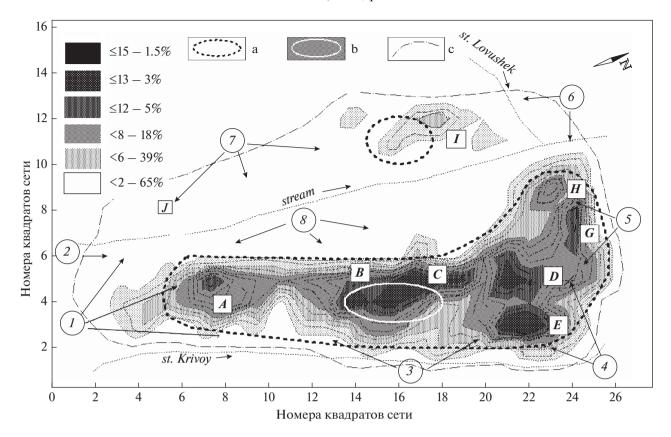


Рис. 4. Распределение частот посещений M3 участка обитания зимой 2014—2015 гг.; на рис. вверху слева — шкала частот и проценты частот для площади полигонов; а — ядра активности участка (64%) по данным радиослежения в декабре, b — ядро (35%) в январе—марте, с — контуры участка M3 за весь период наблюдения; A—I— локальные ядра активности, формируемые M3 с декабря по март; I— место заходов самца M7 в декабре; 2— узкая полоса переходов M3 по северному склону с маркировкой; 3, 4— места, посещаемые M5 со стороны ключа Кривой; 5, 6— место расположения в декабре участка F1 и нередких заходов M8; 7— участки протяженных патрулирований M3, а также M6 южного склона; 8— редко посещаемый кабаргами в сезон 2014—2015 гг. северный склон.

заходов в ячейки 1 га и проективным покрытием хвойных — $r_{\rm s} = 0.71~(p < 0.05)$. Корреляция между другими переменными была меньше (0.05-0.4; p > 0.05). В общем центре активности число заходов в ячейки значительно согласовалось с числом лежек в ближнем локальном ядре ($r_s = 0.80, p < 0.05$), с показателем проективного покрытия ($r_s = 0.81$). С последним связано и число лежек в локальном ядре ($r_s = 0.67$). Как на всем участке ($r_s = 0.22$, p < 0.05), так и в центре активности ($r_s = -0.05$, p < 0.05) отмечена лишь локальная связь числа посещений ячеек с биомассой и числом объектов пищи. Данная связь выявлялась в случаях, когда кабарга начинала более активно посещать упавшие деревья, например, вдоль ключа Кривой, где биомасса лишайника достигала 560-590 г/га. Также *M3* и его соседи нередко посещали северовосточные склоны и днища малых ключей с большим количеством лишайника (5.8 г/100 м², n = 3), сбитого ветрами. В кедровнике и лиственничнике северного склона, в которые кабарги заходили нечасто, лишайника было лишь немного меньше,

чем в ядре активности M3: 3.1 г/100 м², CV = 27.4%, n = 5.

Факторный анализ (PC) в пределах всего участка обитания (табл. 2) показал, что число заходов кабарги в ячейки 1 га, число лежек в ближнем ядре активности и проективное покрытие темнохвойных связаны с общим фактором, объясняющим 54.5% общей дисперсии ($p_l < 0.70$) (табл. 4). Анализ для тех же переменных (табл. 3) в общем центре активности (от A к H; рис. 4) указывает на связь с двумя факторами (табл. 4). Первый из них обусловил 42.9% общей дисперсии, второй — 24.3%. Общие условия связывали число заходов в ячейки, число лежек в ближнем ядре с проективным покрытием ($p_l < 0.70$). Второй фактор определял распределение количества лишайника на площадках учета.

Связь переходов по участку обитания с формами рельефа. Контуры участка обитания, определенные по внешним траекториям M3, во многом соотносились с основными линейными ориентирами рельефа и растительности. Вдоль подножия

Таблица 2. Число заходов кабарги в ячейки 1 га, количество доступного лишайника в январе—феврале 2015 г., значения других переменных и их Z-преобразований (в скобках) на площадях учета в пределах участка обитания M3

№	Значение переменных и Z-преобразования							
	число заходов (NV) в ячейку	лежек в ближнем ядре	лишайник, г/100 м ²	лишайник, штук/100 м ²	угол склона, град	проективное покрытие (от 1)		
1	7 (0.13)	10 (1.01)	7 (1.87)	63 (1.85)	18 (-0.32)	0.9 (0.88)		
2	4 (-0.55)	0 (-0.75)	4.8 (0.22)	43 (0.19)	2 (-1.61)	0.7 (-0.29)		
3	5 (-0.32)	9 (0.84)	3.9 (-0.45)	35 (-0.47)	12.5 (-0.76)	0.6 (-0.88)		
4	14 (1.70)	21 (2.94)	3.7 (-0.61)	33 (0.63)	20 (-0.16)	1 (1.46)		
5	10 (0.80)	4 (-0.04)	4.9 (0.29)	44 (0.28)	16.5 (-0.44)	1 (1.46)		
6	7 (0.13)	2 (-0.39)	5.2 (0.52)	47 (0.53)	28 (0.49)	1 (0.29)		
7	13 (1.48)	2 (-0.39)	5.4 (0.67)	49 (0.69)	5 (-1.36)	0.8 (0.88)		
8	12 (1.25)	9 (0.84)	4.3(-0.6)	39 (-0.14)	8 (-1.12)	0.9 (1.46)		
9	12 (1.25)	6 (0.31)	5.2 (0.52)	47 (0.53)	38 (1.29)	1 (0.29)		
10	4 (-0.55)	1 (-0.57)	2 (-1.89)	18 (-1.87)	18 (-0.32)	0.8 (-1.46)		
11	5 (-0.32)	1 (-0.57)	2.6 (-1.44)	23 (-1.46)	17 (-0.39)	0.5 (-0.29)		
12	2 (-1)	0 (-0.75)	3.8 (-0.53)	34 (-0.55)	34 (0.97)	0.7 (-1.46)		
13	1 (-1.23)	0 (-0.75)	3.2 (-0.99)	29 (-0.96)	38 (1.13)	0.5 (-0.88)		
14	1 (-1.23)	0 (-0.75)	4.1(-0.31)	37 (-0.30)	43 (1.69)	0.7 (-0.29)		
15	2 (-1)	0 (-0.75)	5.7 (0.89)	51 (0.86)	35 (1.05)	0.6 (-0.88)		
16	4 (-0.549)	3 (-0.22)	6.4 (1.42)	58 (1.44)	20 (-0.156)	0.7 (-0.29)		

Таблица 3. Значения Z-преобразований переменных (табл. 2) на площадях учета в общем центре активности участка обитания самца кабарги

Nº	Значение переменных и <i>Z</i> -преобразования							
	число заходов (<i>NV</i>) в ячейку	лежек в ближнем ядре	лишайник, г/100 м ²	лишайник, штук/100 м ²	угол склона, град	проективное покрытие		
1	-0.64	0.47	2.11	1.94	0.14	0.28		
2	-1.45	-1.11	-0.13	-0.95	-1.27	-1.13		
3	(-1.19	0.32	-1.05	-1.67	-0.35	-1.83		
4	1.27	2.21	-1.25	0.35	0.31	0.99		
5	0.18	-0.47	-0.03	-0.37	0.01	0.99		
6	-0.64	-0.79	0.28	0.21	1.01	-0.42		
7	1	-0.79	0.48	0.06	-1.00	0.28		
8	0.73	0.32	-0.64	-0.08	-0.74	0.99		
9	0.73	-0.16	0.28	0.49	1.89	-0.42		

северо-восточного склона (E—H; рис. 4), граничащего с лиственным лесом у реки, переходы далее пролегали вдоль днища долины ключа и подножия водораздела wsh2 (от H до I), в кедровнике с пихтовым подростом и лиственницей нижней части южного склона притока этого ключа (от I до J; рис. 1, 2, 4). Здесь обходы охватывали в разное время полосу шириной до 200—250 м. В западной части участка обитания у седловины водораздела wsh4 формируется узкая полоса переходов по се-

верному склону (2 на рис. 4). M3 каждый раз оставлял в этой зоне перекрытия с участком M7 2—4 метки экскретом хвостовой железы (CG) на 80-110 м хода. На южном склоне wsh4 расширенная полоса переходов охватывала небольшое пятно лиственничника и далее кедровник вдоль русла ключа Кривой и террас.

Вдоль террасы южного склона через весь участок обитания пролегала полоса переходов — центральная их система (рис. 1, 2), которая объединя-

Поромочнико	На всем участке	В общем центре активности				
Переменные	фактор	фактор 1	фактор 2			
Число заходов	0.921*	0.905*	0.057			
Лишайник, г/100 м 2	0.369	-0.221	0.892*			
Лежки	0.775*	0.713*	-0.337			
Угол склона	-0.540	0.299	0.502			
Проективное покрытие	0 920*	0.824*	0.220			

Таблица 4. Факторные нагрузки для пяти переменных в пределах всего участка обитания (без варимакса) и в общем центре активности (нормализованный варимакс)

ла локальные ядра A-G (рис. 4) в общем центре активности участка обитания. В кедровнике вдоль террасы почти сплошь произрастает плотный (проективное покрытие 0.8-1) высокий подрост, "жердняк" пихты, который распространен и ниже по более крутому склону с участками ветровала. В просторный кедровник с дубом, редкой пихтой и лещиной ($C\acute{o}rylus$ sp.) верхней части склона M3 заходил, в основном, со второй половины февраля. В это время у гребня появились проталины, со 2.03-5.03.2015 г. обширные покопки кабанов, на которых кабарга собирала пищу. Вблизи более явно формируются ядра D и E, с лежек которых самец имел возможность контролировать крутой склон, на который заходили соседи.

От ядра C к окончанию водораздела терраса постепенно исчезает, и на схеме (рис. 1, 2) сумма переходов M3 приобретает веерообразный вид, заходя на северо-восточный склон и выходя из него. От A, особенно B и в феврале—марте от C к E, самец следовал обычно по выступам склона в долину ключа Кривой и обратно, сформировав широкое направление, сужающееся по выступу склона в феврале-марте у C до $\approx 30-40$ м. С января выделяются ядра G и H, куда чаще стал заходить M8, на месте которых в декабре обитала самка F1.

Организация переходов в связи с социальным окружением. Наиболее протяженные суточные переходы МЗ представлены обходами периферии или контролированием части участка, который начали активнее посещать соседи. Из шести его суточных переходов в декабре 2014 г., два — 4.5 км и 3.3 км — представляли собой подобные обходы с возвращением в общий центр активности в те же сутки. Обход в ночь с 27.12 на 28.12.2014 г. в ответ на заход М5 со стороны ключа Кривой достиг 3.78 км. В центре активности за сутки *МЗ* проходил 2.5 км, 1.45 км, 2.14 км ($\overline{l} = 2.0$, Sd = 0.534), меньше, чем при дальних обходах: 3.87, Sd == 0.590, n = 3. С середины января до начала марта длина суточного хода составила 2.08 км, Sd = 0.927, n = 15. С января эта длина (2.86 км, n = 4) уменьшилась в феврале, когда *M3* ограничил заходы в зону контактов с M7, до 1.54 км, d = 0.43, n = 9.

Но в марте с таянием снега наблюдали переходы на расстояние до 2.6 и 4.01 км.

В декабре самцы-соседи нередко посещали (отмечено 12 за 10 дней) две противоположные окраины участка обитания МЗ вдоль водораздела (рис. 1, 2, 4). Из шести суточных переходов *МЗ* один (3-4.12.2014 г.) охватывал только восточную часть участка от $oldsymbol{C}$ почти до $oldsymbol{I}$ с возвращением в ядро C на дневные лежки. Этот обход M3 совершил после захода M8, посетившего место обитания самки F1 прошлой ночью и повторившего подобный заход 5-6.12 и 28-29.12. В другие сутки *МЗ* проходил вдоль всего участка между зонами контактов с M7, M8, а также M5 со стороны ключа Кривой. Наиболее часто (4 из 6) он начинал и заканчивал суточные переходы в группах лежек A и B, вблизи которых присутствовал M7. Однако за ночь МЗ успевал обойти и места обычного присутствия *М8* и *М5*, 27-28.01.2014 г. – дважды за сутки, переходя и днем. Длины векторов $|\mathbf{V}_{\rm s}|$ вдоль южного склона и ключа между дальними точками суточного хода составили от 740 до 1460 м $(\overline{V_{sl}} = 1080 \text{ m}; Sd = 310.6, n = 6).$

С середины января 2015 г. МЗ еще посещал обычную зону контактов с М7. Однако при отсутствии последнего всю остальную часть зимы, сместил свою активность (табл. 5; $\chi^2=42.23, p < 0.001$) в восточную часть участка (рис. 2). Длины векторов $|V_{sl}|$ составили от 230 м при многократных переходах между $\boldsymbol{\mathit{B}}$ и $\boldsymbol{\mathit{C}}$ 12.02, 18.02 (сбор пищи и отдых) до 773 м ($\overline{V_{sl}}=625$ м; Sd=163.6, n=10) и отличались от $|\mathbf{V}_{sl}|$ в декабре (W-test): z=2.02, p=10= 0.04. Обходы периферии со стороны участков M6 и F3 стали редки. Один из них отмечен ночью 24-25.01.2015 г., когда M3 от ядра H прошел к I и Jи вернулся к \boldsymbol{A} и \boldsymbol{B} ($|\mathbf{V}_{sl}|=1430$ м). На следующие сутки он обитал в окрестностях ядер A и B, посетив часть участка, на которую заходил ночью и M7. Обычно суточный ход в этот период начинался от ядра C (8 из 13), B (4), D (1), заканчиваясь также в этих ядрах.

^{*} Достоверно ($p_I < 0.70$).

•										
Период		Посещения ядер								и
	A	В	C	D	E	G	H	I	J] "
Декабрь-январь	13.6	21.6	13.4	10.9	13.5	10.7	10.8	2.8	2.8	35
Февраль-март	3.8	14.1	23.1	11.5	19.2	17.9	7.7	1.4	1.3	79

Таблица 5. Посещения (%) самцом M3 локальных ядер активности (рис. 4), заходы к группам лежек, в разные периоды зимы 2014-2015 гг.

Показатель синхронности Cc=0.6 для посещений M3 зоны перекрытия в туже ночь, что и M7, определен в декабре, на вторые сутки после захода M7-Cc=0.2. Самцы ложились на дневные лежки иногда (29.12) на расстоянии 140 м друг от друга, каждый со стороны своего участка. M7 заходил и к ядру A. Следования вдоль следа соседа одним из них не отмечали. Посещения M7 данных мест были согласованы с присутствием самки, которая затем ушла выше по водоразделу. В январе-марте M7 редко посещал эти места. Тем не менее, из трех обходов M3 один ночью совпал с заходом M7 (Cc=0.3).

Синхронность обходов M3 с M8 и M5 в декабре была меньше — Cc = 0.5, и только для вторых суток после их заходов. Однако в январе—марте "дежурство" M3 в окрестностях ядер C, D, E, G способствовало увеличению Cc до 0.6 для вторых суток и 0.3 для той же ночи при заходах M8, 0.5 и 0.3 для M5, соответственно. Для M3 и M6, чьи основные центры активности располагались друг от друга через водораздел (рис. 1, 2), различие в сроках посещений южного склона водораздела wsh3 достигали трех суток и больше.

Между всеми самцами мы не отметили явно агрессивных действий. Обычный дистанционный контакт M3 с M8 показывает случай, произошедший в ночь с 25 на 26.02.2015 г. В начале ночи M8 пересек прыжками и длинным шагом северовосточный склон (в области 2 на рис. 2). Зайдя ночью с южного склона, M3 прошел его след (у G и H; рис. 4), но через ≈ 150 м вновь вышел к нему и многократно пересекая след шагом со сбором пищи и маркировкой (2 метки GC на 180 м), свернул вверх по склону и лег в 160 м от лежки соседа. Следующей ночью M8 ушел обратно по лиственничнику северного склона.

Между дневными лежками *М3* и *М5* в зоне перекрытия расстояния были не меньше 100 м. Преследуя этого соседа, *М3* шел шагом, иногда прыжками, многократно пересекая след, иногда непосредственно по следу. *М8* и *М5* уходили при приближении *М3*. После их ухода *М3* нередко еще сутки-двое посещал окрестности этого места, инспектировал периферию после заходов *М8* (3—4.12.2014 г. и др.) или при заходах *М5* сериями обходил с комплексным патрулированием периферии, переходил через ключ Кривой к водоразделу *wsh7* (рис. 1, 2).

Посещая место обитания самки F1, M3 неоднократно следовал вдоль ее следа. Самка также переходила вдоль следа самца. Они устраивались недалеко друг от друга на лежки, часть из которых в разное время использовали обе кабарги. На ночных переходах 5—6.12. были замечены следы их встречи с "топтанием", обходами, четкими отпечатками копыт одной особи за отпечатками копыт другой, что с большой вероятностью указывает на копуляцию. При обходе периферии M3 задерживался в месте обитания F3 (у J, рис. 4, 5), лежал и собирал пищу.

Модульная структура участка обитания. Полигоны повышенных частот (A-I на рис. 4) совпадали с местами концентрации лежек (рис. 1, 2, 5). Встав с лежки, МЗ затем обходил окрестности, и нередко возвращался к прежней лежке или ложился недалеко от нее, в том числе и днем. В других случаях самец, проходя недалеко от лежек, но не заходя к ним, менял траекторию, совершал частые повороты, активно собирал пищу. В результате формировались траектории разнообразной "лепестковой" формы, для которых лежки и их группы представляли собой центры ориентации, в том числе и в случаях, когда кабарга, совершив переход, не ложилась (рис. 5). Подобные структуры названы нами модулями, в которых на небольших площадях кабарга совмещает многие активности своего поведения. Естественно, что модули приурочены к локальным ядрам активности.

"Лепестковые" переходы хорошо заметны у A и B, H и I, между лежками которых расстояния были не меньше 200 м (рис. 5). При уменьшении этих расстояний до 100 м и меньше (между C к D, E и далее) заметно слияние модулей, распределение лежек при множестве удобных для лежания мест становится не концентрированным. Присутствие соседей: самцов и самок в зонах наложения участков обитания отражалось на формировании модулей H и E, J и расширении G, их длительное отсутствие (M7 с января) — на почти полном исчезновении модуля A. Вследствие этого переходы самца в начале марта были ограничены площадью 0.5 км².

Средние размеры модуля, определенные по длине радиус-вектора $|\mathbf{R}_{\text{mod}}|$ до наиболее удаленной от них точки замкнутых переходов, составили: $\overline{R_{\text{mod}}} = 178 \text{ M}$ (Sd = 70.87; Cv = 39.9%, n = 15).

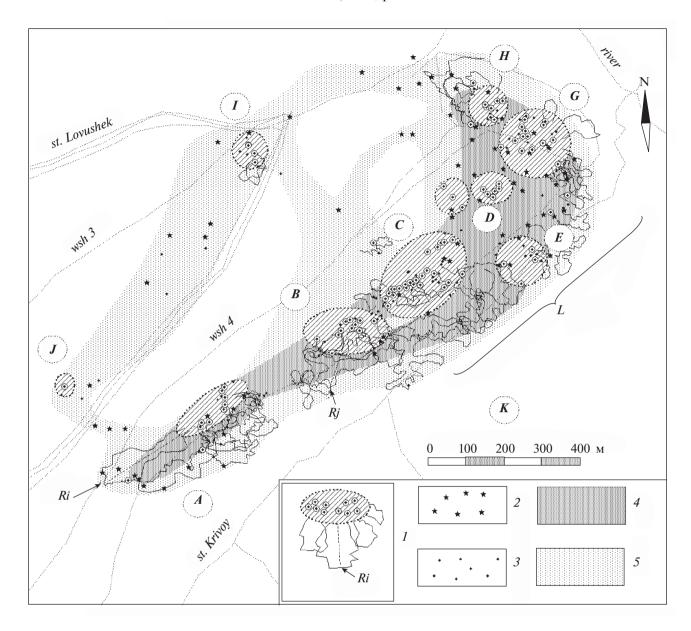


Рис. 5. Модульная структура участка обитания самца M3 в 2014—2015 г.; 1 — модули A—K (на рис.): группы лежек с "лепестковыми" переходами (изображены согласно реальным траекториям, рис. 1, 2), R_j — радиус-векторы, L — область слияния модулей в феврале—марте; 2 — метки (GC) экскретом хвостовых желез; 3 — экскременты, встреченные на суточных переходах M3; 4 — центральная система переходов M3 вдоль юго-западного склона wsh 4; 5 — область отдаленных переходов M3 с преобладанием комплексного патрулирования.

 $\overline{R_{\rm mod}}$ модулей на склоне (у A, B, C), когда кабарга не выходила на днище долины, равнялись 143 м, $Sd=43.0,\ CV=25.9\%,\ n=11.$ Наибольшие $|\mathbf{R}_{\rm mod}|$ совпадали с включением фрагментов патрулирования с мечением экскретом хвостовых желез (CG). Расстояния вдоль склона от лежек M3 к периферии у места соседства с M7 составляли не больше 300 м, в месте соседства с M8 и M5 у E и F-200-300 м.

В модулях у окраины участка обитания кабарга лежала, активно собирала пищу, совмещая этот

паттерн с маркировкой и обходом небольших площадей, находясь в окрестности лежек не менее нескольких часов. В присутствие поблизости соседа использовала несколько соседних модулей ("дежурство") до суток и дольше. Различие параметров траекторий модулей и переходов между ними показывают карты плотностей параметров (рис. 6). Наибольшие значения двумерной плотности при параметре сглаживания $h \times 1$ находились в модулях в интервале от 2.5 до 5.5 м, между ними от 4.3 до 6.1 м. Средняя длина |Va| в модуле при съемке компасом — 3.1 м (Sd = 2.08, min — 0.5,

 $\max - 16$, n = 1422) соответствует этим значениям.

Для углов отклонения ϕ_i^j в модулях происходит расслоение наибольшей плотности на две почти симметричных области. максимумы которых находятся, приблизительно, на схожем расстоянии от оси x (0)— в окрестности ± 2 рад. Между модулями данный интервал составил ± 1 рад. Обходы периферии участка обитания (свыше 1 км; n=29) против хода часовой стрелки преобладали над правосторонними — 1: 1.4, в том числе, при патрулировании через H, I, I (рис. 1, 2) — 1: 2, на переходах вдоль ключа Кривой — 1: 1.5. По склону M3 переходил в разных направлениях.

При преобладании комплексного патрулирования на всем участке обитания, активное патрулирование происходило на фрагментах пути, обычно не превышающих 0.2—0.3 км. Только один протяженный обход по северному склону ночью 18—19.02.2015 г. можно отнести к паттерну активного патрулирования. При частых заходах самцов, в зонах перекрытия с их участками и в их окрестностях *М3* оставил значительное количество меток экскретом хвостовой железы (СG) (рис. 1, 2, 5), и 54.1% меток (от 98) располагалось в общем центре активности участка обитания, в том числе вблизи лежек модулей. Перекрытие центра активности заходами самцов-соседей достигло за зиму 53.5%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты применения комплексной методики характеризуют один из вариантов использования самцом кабарги участка обитания. Данный вариант согласован с условиями местообитания и активным проникновением самцов-соседей к центральной области участка обитания. В результате в центре активности на 39% площади участка обитания самец находился более 84% времени. Особенность состоит в том, что самец M3, как и часть его соседей, поддерживали приблизительную конфигурацию и размеры своих участков весь период слежения, совершая протяженные обходы, патрулирования. Но после периода гона (с января) они ограничили число обходов периферии. При этом происходило перераспределении пространственной активности в связи с заходами соседей, с формированием локальных ядер и менее частом использовании части прежних. В других условиях было достаточно обычным уменьшение размера участков обитания, установленного по внешним обходам, у взрослых самцов кабарги после периода гона (Зайцев, 1991). При этом размеры участка обитания *МЗ* в декабре и январе-феврале (табл. 1) и другие внешние параметры соответствовали вариациям размеров участков обитания самцов со второго года жизни.

Данные об изменении площади участка, которую самен обходил с начала слежения за ним, характеризуют периодичность проявления пространственной активности особи, вследствие чего прирост данной площади происходил через определенные интервалы времени. Также данные позволяют опрелелить минимальное число лней тропления (приблизительно, около 10 дней), необходимое для репрезентативной оценки размера участка. Несколько схожую с этими результатами (рис. 3) зависимость демонстрируют данные о приросте площади участка у лося (Alces alces) (Зайцев, 1994), а также результаты радиослежения койота (Canis latrans) о связи средней площади со средним числом локаций (кроме данных о периодичности изменения участка) (Bekoff, Mech, 1984).

При смещении пространственной активности кабарги в разные периоды возможно определить более-менее стабильного (трансформируемой смещаемой площади) в конкретных экологических и социальных условиях, связанных с нормой двигательной и других активностей поведения. Для определения такой "перманентной" площади предложена формула: $S_{\rm st} = S_{\rm shr} - (\overline{IA})$ Т; где $S_{\rm shr} -$ площадь участка за все время наблюдений (в данном случае с начала декабря по март), Т (сут) – период стабилизации размера участка от окончания одного до начала следующего заметного прироста площади; (ІА) средний суточный ее прирост (Зайцев, 2014). При $S_{\rm shr} = 1.21 \ {\rm Km}^2$ (площадь участка за два периода зимы), $\overline{IA} = 0.023 \text{ км}^2$; T, меняющемся от 6 до 10 сут (рис. 3) размеры перманентной площади находятся в пределах 0.98-1.07 км². Эти значения близки к реально наблюдаемым размерам участка в каждый период зимы (табл. 1).

Представление участка обитания в качестве статистически вероятностной системы находится в основе методов расчета его размера, других параметров и конфигурации в моделях, использующих данные радио- и спутникового GPS-слежения (Worton, 1989; Powell, 2000; Moorcroft, Barnett, 2008; Kie et al., 2010; etc.). Это исходит и из результатов многосуточных троплений кабарог (Зайцев, 1991). При уникальности каждой траектории в пограничной области участка обитания МЗ и его соседей, пути кабарги в своей совокупности формировали определенные "полосы" обходов, которые только в некоторых местах с заметными ориентирами: выступами склона, ложбинами и др., изменениями растительного покрова — сужались до двух-четырех десятков метров (рис. 1, 2, 5). Данные направления обходов вместе с переходами вдоль общего центра активности (центральная система переходов) составили каркас

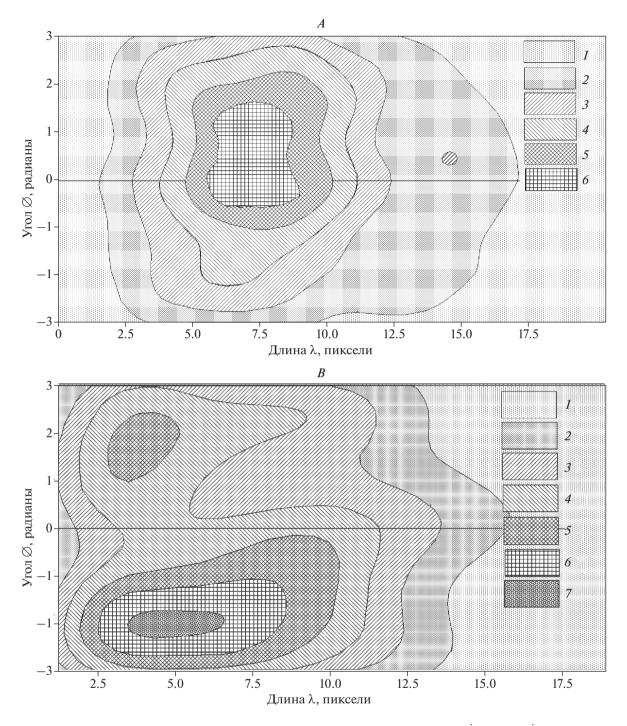


Рис. 6. Контурная карта распределения двумерной плотности параметров для длин Λ_i^j и углов φ_i^j векторов \mathbf{V}_α (по оценке параметра Скотта с максимальным сглаживанием $-h \times 1$) для векторов \mathbf{V}_a , их групп самца кабарги на переходах между модулями A и на "лепестковых" треках модулей B; на рис. A значения плотности: $I-0.0 < x \le 0.004$, $2-0.004 < x \le 0.008$, $3-0.008 < x \le 0.012$, $4-0.012 < x \le 0.016$, $5-0.016 < x \le 0.02$, $6-0.02 < x \le 0.024$; на рис. B: $I-0.0 < x \le 0.003$, $2-0.003 < x \le 0.006$, $3-0.006 < x \le 0.009$, $4-0.009 < x \le 0.012$, $5-0.012 < x \le 0.015$, $6-0.015 < x \le 0.018$, $7-0.018 < x \le 0.021$.

структуры участка обитания, объединяющий локальные ядра активности и другие элементы.

В общем центре активности участка обитания, включающего места с частотами посещений не менее 4—6 в сети ячеек 1 га за зиму (рис. 4), 50%

частот посещений охватывали всего 17—18% площади участка обитания, формируя мозаику локальных ядер активности. Как и 64%-полигон частот при радиорегистрации, центр протянулся вдоль водораздела. Линии перегиба поверхностей

рельефа (гребни водоразделов, выступы склона, днища долин ключей и их русел), границы растительных сообществ определяли основные направления переходов кабарог, намечали рубежи между участками самцов-соседей. Концентрация переходов кабарги с формированием хорошо выраженной центральной системой обусловлена в данном варианте сочетанием рельефного ориентира (террасы) с благоприятными для кабарги условиями в сложном по составу кедровнике с сомкнутым пихтовым подростом, "жердняком" на крутом южном склоне, прогреваемом днем, защищенном зимой от муссонного ветра. Не явная связь посещений с углом наклона склона (табл. 4) не противоречит формированию конструктивной системы основных переходов, во многом пролегающих вдоль более пологих форм рельефа (террас и др.).

Неравномерное посещение разных частей участка обитания, однако, не было прямо связано с распределением биомассы основных трофических ресурсов — опада кустистых лишайников в доступной кабарге зоне. По результатам учета, можно приблизительно определить количество доступного лишайника, которое регулярно возобновлялось его опадом. Это количество каждые сутки достигало на участке обитания в феврале 50—70 кг, и в общем центре активности 20—27 кг, что, соответственно, не менее чем в 280—300 и 60—150 раз (без учета другой обычной пищи) превышало биомассу суточного потребления пищи кабаргой — 180—370 г (Холодова, Приходько, 1984; Зайцев, 1991).

Соответственно, распределение биомассы и числа объектов основной пиши имело только локальный эффект для распределения активности самца и его соседей. В учетах на площадках (табл. 2, 3) отсутствуют данные о посещении кабаргой мест у крупных упавших деревьев с концентрацией лишайника (до 1—3.5 кг на дереве; Зайцев, 1991). В пограничных областях участков обитания упавшие деревья привлекали в разное время многих соседей. Поэтому влияние распределения пищи, вероятно, несколько больше, чем отражено в корреляционном и факторном анализах.

Общее число посещений разных мест на участке обитания, количества лежек в локальных ядрах согласовано с комплексом экологических факторов, среди которых наибольшее значение имело проективное покрытие хвойных, прежде всего, подроста пихты с высоким расположением крон, что создает для кабарги защитные условия (Зайцев, 2019). Многочисленные кормовые объекты, рассредоточенные на поверхности снега, обеспечивали чередование отдыха на лежках с активным сбором пищи в их окрестностях, повторным посещением ячеек учета, что и способствовало формированию локальных ядер.

Имея возможность сбора рассредоточенных кормовых объектов на всей площади, самец, прежде всего, совмещал посещение разных частей своего участка с присутствием самок и посещением самцами-соседями его части. На крутом северо-восточном склоне, на днищах долин малых ключей (эллипс 2 на рис. 1) и в других подобных местах (пункты 1, 3 на рис. 1), которые кабарги посещали наиболее часто в декабре нередко встречалось до четырех кабарог, в январе-марте трех кабарог на площади 6–10 га. Самцов привлекало обычное присутствие в этих местах самок. Нередкое посещение части данных зон самцамисоседями не позволяет отнести их только к участку обитания того или иного самца. В некоторых случаях самцы задерживались на такой площади на 5-6 сут и дольше, например, при заходе бурого медведя (*Ursus arctos*) 17-23.03.2015 г. в центр активности участка обитания M6 (в окрестности I) (Середкин и др., 2017).

Самцы приближались друг к другу при встрече обычно на расстояния не менее чем несколько десятков метров. Такие дистантные контакты между ними происходили без явной агрессии и стычек. Однако, было обычным преследование соседа по следу, иногда и прыжками. В переплетении многих следовых трасс самец устанавливал принадлежность свежего следа соседу (явно по запаху) не всегда сразу. Конкретные случаи контактов указывают на разные отношения между соседями. Эти отношения менялись от поддержания некоторого паритета (с M7) до неактивного преследования, что приводило к избеганию соседями (М8 и М5) доминанта М3. Проникновение соседей в обширную, редко посещаемую периферию (v I, J), и центр активности участка M3 обусловили значительное (64.7-65.5%) перекрытия участка обитания МЗ заходами самцов, на 53.5% центра активности.

На других стационарных площадях доля перекрытия для участков самцов со второго года жизни составляла от 10% до более 40%, менялась в связи с конкретной социальной ситуацией (по данным 1975-1983 гг.; Зайцев, 1991). Соответственно, мы не можем использовать четкий критерий перекрытия для того, чтобы отнести вид к территориальному (т.е. при обособлении территории — охраняемого индивидуального пространства) или не территориальному виду без учета действий и их результатов, направленных на охрану и обособление территории. Подобные критерии, имеющие явно условный характер, предлагаются при моделировании участков обитания одиночно живущих хищных зверей (например, больше или меньше 10%; Sandell, 1989). В нашем случае при проявлении охраны участка обитания (патрулирование, сопровождение следом) лишь на части (46.5%) общего центра активности не отметили захолов соселей.

С увеличением числа заходов, длительности пребывания соседа в зоне наложения участков обитания M3, соответственно, смещал свою активность ближе к местам заходов той или иной кабарги. Возрастал и показатель синхронизации посещений с нарушителем. У зон контактов с соседями и в них формировались своеобразные функциональные элементы структуры – модули, в основном приуроченные к локальным ядрам. В отличие от ядер активности, которые можно выделить дистанционным способом по частотам регистрации, мы определяли модули по свойствам поведения и траекторий движения, что требует непосредственных наблюдений за деятельностью животного. Характерный признак модуля – концентрация (группы) лежек вместе с замкнутыми к ним траекториями "лепестковой" формы, охватывающими небольшие площади (удаление переходов от лежек, по средним на $R_{\rm mod}$ 143—178 м).

По результатам восстановления плотности распределения линейных и угловых параметров траекторий, мы установили уникальные характерные портреты движения особи внутри модулей и между ними (при $h \times 1$; рис. 6). В совокупности переходы в модулях, на которых преобладали паттерны сбора пищи и отдыха, отличались от таковых между модулями меньшими длинами векторов Va и большими углами отклонения ϕ_i^J . В модулях наибольшие значения плотности имели разграничение на две области. Можно утверждать, что нередко при также активном сборе пищи на переходах между модулями структура поведения особи в модулях и между ними различалась в связи с разной целью движения. При уникальности каждой траектории, обобщенная характеристика параметров движения, полученная методом восстановления распределения с использованием ядерной оценки плотности, имеет перспективу в создании имитационных агентных моделей (Белотелов и др., 2018) движения животных.

Находясь в одном или двух-трех соседних модулях от нескольких часов до суток и дольше, самец поддерживал свою жизнедеятельность и эффективно охранял территорию. Эти функции обеспечивались сочетанием интенсивного сбора пищи, комфортного поведения с комплексным патрулированием. Модульная структура в данном варианте использования участка обитания согласована с защитой от претендентов, прежде всего, общего центра активности, часть которого нередко посещали самцы-соседи. "Дежурство" в модулях обеспечивало эффект близкого присутствия самца, ограничивало возможность длительного присутствия соседа и проникновение в ядро ак-

тивности. Подобная форма охраны совмещалась с распределением большого числа (54.1%) специфических меток (GC) в зоне перекрытия участков и в общем центре активности.

С проявлением социальной активности связаны также протяженные обходы периферии с преобладанием паттерна комплексного патрулирования, в том числе и вслед за посещением части участка соседями. Протяженные обходы с активным патрулированием, достаточно обычным в других условиях (Зайцев, 1991), появлялись эпизодически.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексная методика позволила выяснить связи параметров и структуры участка обитания с поведенческой активностью особи в условиях влияния разных факторов среды и социального окружения. В результате выделен своеобразный вариант использования участка обитания, в котором кабарга поддерживала длительное время его внешние размеры и форму, но значительно меняла свою пространственную активность, преимущественно, в общем центре активности. В условиях почти повсеместной обеспеченности пищей, такое перераспределение согласовано с расположением участков самок и с проникновением самцов-соседей на участок обитания резилента.

Переходы особи формировали своеобразный каркас в форме широких "полос" обходов периферии и центральной системы, объединяющей локальные ядра активности. В благоприятных для кабарги условиях в хвойном лесу данная структура имела согласование с формами, линиями перегиба рельефа и границами растительных сообществ. В результате, наиболее частые контакты между особями с эпизодической их концентрацией приурочены к определенным местам, включенным в систему переходов по участку обитания.

Между самцами преобладали дистанционные контакты с отсутствием явной агрессии при индивидуальных отношениях между соседями. Широкие заходы самцов к центру активности участка обитания самца-резидента сопровождались формированием последним модулей — функциональных элементов структуры, обеспечивающих жизнедеятельность особи вместе с охраной в форме "дежурства", создающей заслоны от проникновения самцов-соседей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность всем сотрудникам и администрации Сихотэ-Алинского заповедника, Г.И. Банникову, Д.А. Беляеву, сопровождавших нас на маршрутах, И.В. Середкину

(Тихоокеанский институт географии ДВО РАН), Дж. Г. Микеллу (WCS) за содействие и обеспечение полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белотелов Н.В., Коноваленко И.А., Назарова В.М., Зайцев В.А., 2018. Некоторые особенности групповой динамики в агентной модели "ресурс-потребитель" // Компьютерные исследования и моделирование. Т. 10. № 6. С. 833—850.
- Воронов А.Г., 1973. Геоботаника. Ред. Н.А. Соколова. М.: Высшая школа. 384 с.
- Доманов Т.А., 2013. Экология кабарги Moschus moschiferus (Linnaeus, 1758) хребта Тукурингра. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 23 с.
- Зайцев В.А., 1991. Кабарга Сихотэ-Алиня. Экология и поведение. Ред. Баскин Л.М., Филонов К.П. М.: Наука. 216 с.
- Зайцев В.А., 1994. Пространственная структура популяции лося центральной части Европейской России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологии. Т. 99. № 3. С. 3—14.
- Зайцев В.А., 2002. Векторные системы и ритмы в перемещениях и ориентации лосей (*Alces alces* L.) и других зверей (Mammallia) // Журнал общей биологии. Т. 63. № 4. С. 335—350.
- Зайцев В.А., 2006. Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения. Ред. Травина И.В., Зименко А.В. М.: Центр охраны дикой природы. 120 с.
- Зайцев В.А., 2014. Применение метода тропления для исследования перемещений копытных и развития концепции участка обитания // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных. Владивосток: ООО "Рея". С. 103—115.
- Зайцев В.А., 2019. Влияние "нового хищника" хохлатого орла (*Nisaëtus nipalensis*) на выбор мест отдыха кабаргой (*Moschus moschiferus*) // Зоологический журнал. Т. 98. № 4. С. 1—15.
- Зайцев В.А., Зайцева В.К., 1980. Методы изучения экологии и поведения кабарги в Сихотэ-Алине // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел. биологии. Т. 85. Вып. 4. С. 3—10.
- Зайцев В.А. Середкин И.В., Максимова Д.А., Пименова Е.А., Милаковский Б., Слат Д. К., Микелл Д.Г., 2013. Методы учета плотности населения и исследования распределения кабарги (Moschus moschiferus) в местообитаниях Сихотэ-Алиня / Научно-методические основы составления государственного кадастра животного мира республики Казахстан и сопредельных стран. Алматы: РПГ Институт зоологии. С. 73–80.
- Максимова Д.А., Середкин И.В., Зайцев В.А., Микелл Д.Г., 2014. Использование участка обитания кабаргой // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 72.
- Максимова Д.А., Середкин И.В., Зайцев В.А., Микелл Д.Г., 2014а. Участки обитания и суточные перемещения кабарги на Сихотэ-Алине // Ареалы, миграции и

- другие перемещения диких животных. Владивосток: ООО "Рея". С. 175—180.
- Максимова Д.А., Середкин И.В., Зайцев В.А., Микелл Д.Г., 2015. Участок обитания молодого самца кабарги в Сихотэ-Алинском заповеднике // Материалы XV совещания географов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы. СО РАН. 424—426 с.
- *Приходько В.И.*, 2003. Кабарга. Происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация. М: ГЕОС. 443 с.
- Серёдкин И.В., Зайцев В.А., Петруненко Ю.К., Максимова Д.А., Микелл Д.Г., 2017. Кабарга в питании тигра и медведей на Сихотэ-Алине // Экология. № 4. С. 299—303,
- Устинов С.К., 1967. Биология кабарги в связи с ее промысловым использованием. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московская ветеринарная академия. 17 с.
- *Холодова М.В., Приходько В.И.*, 1984. Потребление и перевариваемость кормов у кабарги (*Moschus moschiferus* L.) // Зоологический журнал. Т. 63. № 6. С. 923—928.
- Bekoff, M., Mech L.D., 1984. Simulation analyses of space use home range estimates, variability, and sample size // Behavior Research Methods, Instruments and Computers. V. 16. Is. 1. P. 32–37.
- Burt W.H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. of Mammalogy. V. 24. № 3. P. 346–352.
- Dmitriev E., Kozoderov V., Donskoy S., Melnik P., Sokolov A., 2019. Remote Sensing Methods for the Retrieval of Inventory and Bioproductivity Parameters of Forests Using High Resolution Satellite Images // E3S Web of Conferences, 75. № 01003. (https://doi.org/). https://doi.org/10.1051/e3sconf/20197501003
- *Green V.J.B.*, 1985. Aspect of the ecology of the Himalayan musk deer. Ph.D. Dissertation. Cambridge: University of Cambridge. 280 p.
- *Harris R.B., Cai G.*, 1993. Autumn home range of musk deer in Baizha Forest, Tibetan Platean // J. Bom. Nat. Hist. Soc. V. 90. № 3. P. 430–436.
- *Hayne D.W.*, 1949. Calculation of size of home range // J. of Mammalogy. V. 30. P. 1–18.
- Kattel B., 1990. Ecology and conservation of the Himalayan musk deer in Nepal // Intern. Congress of Ecology Wildlife Conservation Symp. Yokohama. P. 26.
- *Kaufmann J.H.*, 1983. On the definition and functions of dominance and territoriality // Biol. Rev., Cambridge Phil. Soc. V. 58. № 1. P. 1–20.
- Kie J.G., Matthiopoulos J., Fieberg J., Powell R.A., Cagnacci F., Mitchell M.S., Gaillard J.M., Moorcroft P.R., 2010. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? // Philosophical Transaction. The Royal Society. B. № 365. P. 2221–2231.
- Lychkov I.I., Alfimtsev A.N., Sakulin S.A., 2018. Tracking of Moving Objects with Regeneration of Object Feature Points // Global Smart Industry Conference 2018. № 8570061. https://doi.org/10.1109/GloSIC/20188570061)
- ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 100 № 4 2021

- Maltsev G.N., Yakimov V.L., Soloviev S.V., Lebedeva N.V., 2018. Primary processing of telemetric information using dynamic models of parameter change and partial nonlinear filtration // Informatsionno-Upravliaiushchie Sistemy. № 5. P. 22–34.
- Moorcroft P.R., Barnett A., 2008. Mechanistic home range models and resource selection analysis: a reconciliation and unification // Ecology. V. 89. № 4. P. 1112–1119.
- Parzen E., Rosenblatt M., 1956. Remarks on Some Nonparametric Estimates of a Density Function // Annual Mathematical Statistic. V. 27. № 3. P. 832–837.
- Powell R.A., 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators // Research Techniques in Animal Ecology (Pearl M.C., ed.). N.-Y.: Columbia Univer. Press. P. 66–110.
- Powell R.A., Mitchell M.S., 2012. What is a home range? // Journal of Mammalogy, V. 93. P. 948–958.

- Sandell M., 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores // Carnivore behavior, ecology and evolution. (J.L. Gatterman, ed.). V. 1. New York: Cornel univ. P. 164–182.
- Scott D. W., 2010. Scott's rule // Journal of WIREs Computational Statistics archive. V. 2. Is. 4. P. 497–502.
- Shen K., Neusypin K.A., Liu R., Proletarsky A.V., Guo R., 2017. Technology of error compensation in navigation systems based on nonlinear Kalman filter // Guofang Keji Daxue Xuebao. J. of National University of Defense Technology. V. 39. № 2. P. 84–90.
- Worton B.J., 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies // Ecology. V. 70. № 1. P. 164–168.
- Zaitsev V.A., Seryodkin I.V., Maksimova D.A., Soutyrina S.V., 2015. Study of the musk deer population structure in Sikhote-Alin reserve // Achievements of Life Sciences. V. 9. Is. 2, P. 83–86.

USE OF THE HOME RANGE BY THE MUSK DEER MALE (MOSCHUS MOSCHIFERUS L.) IN CENTRAL SIKHOTE-ALIN

V. A. Zaitsev^{1, *}, D. A. Maksimova², Y. V. Smirnov³, N. V. Belotelov^{4, 5}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Pacific Institute of Geography, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia

³Russian New University, Moscow, 105005 Russia

⁴Dorodnicyn Computing Centre, "Informatics and Management" Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119333 Russia

⁵Bauman Moscow State Technical University, Moscow, 105005 Russia

*e-mail: zvit09@mail.ru

Translocations of musk deer males in a coniferous forest of the Sikhote-Alin Nature Reserve were studied in 2014–2015 in order to determine home range use in relation to environmental factors and social environment. The study methods included many-day long tracking, visual observations of musk deers accustomed to humans, radio tracking, and habitat analyses. GIS technologies and mathematical data processing were used. As a result, a variant of home range use, in which the musk deer male maintained the external size (1.02–1.1 km²) and shape of a home range for a long time while redistributing its activity in the general center of its activity (39% size of the home range) was identified. The neighbor male home ranges overlapped with the home range of the resident to 64.7–65.5%, while the center of activity to 53.5%. The amount of the main food sources (epiphytic lichens) at different times was 60-300 times higher than the needs of a musk deer. In the conditions of food availability over the entire area, the distribution of musk deer activity, scent marks, and male translocation patterns were generally coordinated with the social environment such as the distribution of females and the visits of activity kernels by male neighbors. Remote contacts between males prevailed. The distribution of musk deer crossings included wide traversal "lanes" and a central system that combined local activity kernels. This structure was consistent both with relief forms and the boundaries of plant communities, A significant time (more than 84%) of the presence of a male in the center of the activity of its home range was associated with frequent visits of male neighbors. These were accompanied by the formation by the resident male of modules as functional elements of the structure, in which the musk deer sustained its life and protection in the form of "duty patrolling" and created barriers from the penetration of male neighbors.

Keywords: musk deer, Sikhote-Alin Nature Reserve (zapovednik), integrated tracking technique, home range, structure, modules, environmental factors, social conditions, behavior patterns, forms of territory protection