СОДЕРЖАНИЕ

Том 100, номер 9, 2021

Академик Игорь Александрович Шилов: ученый и педагог.
К столетию со дня рождения

Л. П. Корзун, Т. Б. Голубева, В. М. Гаврилов 963

Синдром темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS): эволюция концепции

Н. А. Васильева 969

К систематике и экологии рода *Leptostenus* (Crustacea, Amphipoda) из озера Байкал,
с описанием двух новых видов

В. В. Тахтеев 984

Mesocyclops pehpeiensis Hu 1943 (Copepoda, Cyclopidae) – новый вид
для Дальнего Востока России

О. А. Чабан, В. Р. Алексеев 1002

Ревизия малоизученной видовой группы жуков-листоедов *Chrysolina* (*sahlbergiana*)
подрода *Pezocrosita* (Coleoptera, Chrysomelidae)

Ю. Е. Михайлов, С. В. Решетников 1007

Некоторые особенности клеточного состава крови и гистологии мышц половозрелых
самок и самцов окуня-клювача (*Sebastes mentella*)

В. П. Панов, С. С. Сафонова, Г. И. Пронина, А. М. Орлов, А. Ю. Рольский, Д. В. Артеменков 1019

Миграции красавки (*Anthropoides virgo*, Gruiformes): дистанционное слежение
на путях пролета и зимовках

*Е. И. Ильяшенко, Е. А. Мудрик, Ю. А. Андрющенко, В. П. Белик, О. В. Белялов,
М. Викельски, А. Э. Гаврилов, О. А. Горошко, Е. В. Гугуева, М. В. Корепов,
Р. А. Мнацеканов, Д. В. Политов, К. А. Постельных, Цао Лей, В. Ю. Ильяшенко* 1028

Пути миграции и районы зимовки обыкновенных кукушек (*Cuculus canorus*,
Cuculiformes, Cuculidae) из юго-восточной части Прибалтики
(по данным спутниковой телеметрии)

Л. В. Соколов, Р. С. Лубковская, В. Н. Булюк 1055

Методика зоологических исследований

Определение видовой принадлежности хозяев нор и весенне-летние учеты
численности хищных млекопитающих (Carnivora) в природных очагах бешенства

Г. Н. Сидоров, Е. М. Полещук, Д. Г. Сидорова 1066

Потери науки

Профессор Винфрид Ламперт – эпоха в экспериментальной лимнологии

В. Р. Алексеев 1078

Contents

Volume 100, No 9, 2021

Academician Igor Aleksandrovich Shilov: a Scientist and a Teacher.
To the 100th Birthday
L. P. Korzun, T. E. Golubeva, V. M. Gavrilov 963

Pace-of-Life Syndrome (POLS): Evolution of the Theory
N. A. Vasilieva 969

On the Taxonomy and Ecology of the Genus *Leptostenus* (Crustacea, Amphipoda)
from Lake Baikal, with the Description of Two New Species
V. V. Takhteev 984

First Record of *Mesocyclops pehpeiensis* Hu 1943 (Copepoda, Cyclopidae)
in the Far East of Russia
O. A. Chaban, V. R. Alekseev 1002

Revision of leaf Beetles from the Poorly Studied *Chrysolina* (*sahlbergiana*) Species Group
in the Subgenus *Pezocrosita* (Coleoptera, Chrysomelidae)
Yu. E. Mikhailov, S. V. Reshetnikov 1007

Features of Blood Cells and the Muscle Histology of Mature Females
and Males of the Beaked Redfish, *Sebastes mentella*
V. P. Panov, S. S. Safonova, G. I. Pronina, A. M. Orlov, A. Yu. Rolskii, D. V. Artemenkov 1019

Migrations of the Demoiselle Crane (*Anthropoides virgo*, Gruiformes):
Tracking along Flyways and at Wintering Grounds
*E. I. Ilyashenko, E. A. Mudrik, Yu. A. Andryushchenko, V. P. Belik, O. V. Belyalov, M. Wikelski,
A. E. Gavrilov, O. A. Goroshko, E. V. Guguyeva, M. V. Korepov, R. A. Mnatsekanov,
D. V. Politov, K. A. Postelnykh, Cao Lei, V. Yu. Ilyashenko* 1028

Migration Routes and Wintering Grounds of Common Cuckoos (*Cuculus canorus*,
Cuculiformes, Cuculidae) from the Southeastern Part of the Baltic Region
(Based on Satellite Telemetry)
Leonid V. Sokolov, Regina Lubkovskaia, Victor N. Bulyuk 1055

Methods of Zoological Investigations

Determination of the Species Identity of Burrow Hosts and the Spring-Summer Counts
of the Numbers of Carnivorous Mammals (Carnivora) in Natural Foci of Rabies
G. N. Sidorov, E. M. Poleshchuk, D. G. Sidorova 1066

Obituary

Professor Winfried Lampert, an Epoch in Experimental Limnology
V. R. Alekseev 1078

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 963–968

АКАДЕМИК ИГОРЬ АЛЕКСАНДРОВИЧ ШИЛОВ: УЧЕНЫЙ И ПЕДАГОГ. К СТОЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

© 2021 г. Л. П. Корзун[a], *, Т. Б. Голубева[a], **, В. М. Гаврилов[a, b], *

[a] *Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия*

[b] *Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия*

**e-mail: korzun@mail.bio.msu.ru*

***e-mail: tbgolubeva@list.ru*

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

DOI: 10.31857/S0044513421090130

Игорь Александрович Шилов – один из крупнейших в России теоретиков популяционной экологии, основатель экологической физиологии, создатель концепции пространственно-этологической организации и функционирования популяционных систем позвоночных.

И.А. Шилов родился 9.04.1921 г. в городе Подольске Московской губернии в интеллигентной семье Александра Ивановича и Софьи Радомировны Шиловых. Интерес к биологии появился рано. Игорь Шилов был членом Кружка юных биологов Московского зоопарка (КЮБЗ). В 1939 г. он поступил на Биолого-почвенный факультет МГУ. Но в ноябре того же года был призван на действительную службу в Красную Армию и прослужил, включая участие в Великой Отечественной войне, до декабря 1945 г. Участник боевых действий на Западном фронте (1941 г.–январь 1942 г.). Младшим сержантом был направлен командиром в учебную воинскую часть для подготовки к службе новобранцев. И.А. Шилов прошел всю войну в действующей армии и за боевые заслуги был награжден орденом Отечественной войны 2-й степени и восемью медалями. После демобилизации в конце 1945 г. возвратился на биолого-почвенный факультет МГУ, который окончил в 1950 г. по кафедре зоологии и сравнительной анатомии позвоночных. Будучи очень активным студеном, а потом аспирантом, руководил вместе со Светланой Александровной Крассовой (тоже аспирантка кафедры, впоследствии жена – С.А. Шилова) студенческим кружком кафедры зоологии позвоночных, оставившем яркий след в воспоминаниях кружковцев. С.А. Шилова на протяжении всей их творческой жизни оставалась другом и коллегой Игоря Александровича. Соратником в работе и опорой в жизненных тяготах была А.Н. Солдатова, вторая жена И.А., сотрудник кафедры.

Еще студентом И.А. Шилов свой удивительно зрелый реферат (1948 г.), посвященный Карлу Францевичу Рулье, завершил словами: “Его (К.Ф.) идеи развились в широкую отрасль биологической науки – экологию, развитие которой с каждым днем приближает нас к полному пониманию окружающей нас природы во всех ее сложных взаимоотношениях”. Эта фраза очень емко опре-

деляет рано сложившееся отношение И.А. к содержанию экологии, его оптимизм и стремление познать окружающую природу во всех ее сложных взаимоотношениях. Эта позиция определила научный и педагогический стиль И.А. В его профессорском кабинете рядом с рабочим столом всегда стоял бюст Карла Францевича.

В аспирантуре И.А. Шилов под руководством Александра Николаевича Формозова ведет исследования биологии водяной крысы в лесных хозяйствах степной и лесостепной полосы европейской части СССР. Результатом этих исследования стала защита в 1953 г. кандидатской диссертации: "Вредная деятельность водяной крысы и борьба с ней в лесных хозяйствах степной и лесостепной полосы Европейской части СССР". После защиты кандидатской диссертации в течение семи лет, до 1960 г., И.А. Шилов работал на Звенигородской биологической станцией МГУ младшим научным сотрудником и одновременно исполнял обязанности директора станции. В январе 1960 г. зачислен ассистентом кафедры зоологии и сравнительной анатомии позвоночных, в мае того же года избран на должность доцента. В мае 1966 г., после защиты докторской диссертации в 1965 г., И.А. Шилов избран профессором кафедры зоологии и сравнительной анатомии позвоночных биолого-почвенного факультета МГУ. В 1984 г. выбран член-корреспондентом, а в 1994 – действительным членом Академии наук СССР.

На Звенигородской биостанции Игорь Александрович начал работы по экологической физиологии и энергетике птиц – взрослых и в онтогенезе. Он становится лидером нового эколого-физиологического направления в зоологических исследованиях на территории СССР. С этого времени И.А. принимает активное участие в организации и проведении всесоюзных и региональных зоологических конференций. И.А. Шилов одним из первых в нашей стране начал проводить экспериментальные исследования параллельно и в лаборатории, и в природе, разработав для этого целый ряд оригинальных методик.

Со своих первых шагов в науке И.А., считавший одним из своих учителей Н.И. Калабухова, огромное внимание уделял экспериментам, как неотъемлемой составляющей экологических исследований. Поэтому не удивительно, что одним из его первых учебных пособий стал "Практикум по экологии наземных позвоночных животных" (1961). Безусловно, с тех пор методическая и техническая оснащенность экологического эксперимента ушла далеко вперед. Тем не менее представления И.А. о значении и месте эксперимента в экологических исследованиях не утратили своей актуальности.

Уделяя большое внимание эксперименту, И.А. всегда подчеркивал, что основным методом в экологии являются полевые исследования. Они дают исследователю общее представление об изучаемых природных явлениях и тех закономерностях, которые лежат в основе этих явлений. В результате полевых наблюдений обычно встает ряд вопросов, выяснение которых в природной обстановке чрезвычайно затруднено или даже невозможно. Это в первую очередь вопросы, связанные с причинными соотношениями изучаемых явлений, с механизмом воздействия отдельных факторов среды на животных, с характером и механизмами приспособления животных к различным условиям их жизни. При разрешении этих вопросов на помощь исследователю приходит экспериментальный метод. В эксперименте искусственно вычленяются из сложного природного комплекса отдельные, интересующие исследователя условия, изучается изолированное воздействие этих условий на животных и приспособительные или иные реакции последних. В физиологии, уточняет И.А., экспериментальный метод – главный, ведущий; в экологии же он имеет вспомогательное значение. Лабораторные экспериментальные исследования в экологии, по мнению И.А., приобретают глубокий смысл и специфический интерес лишь в общем плане экологических исследований, в сочетании с материалами, полученными непосредственно в природной обстановке (Шилов, 1961).

Результатом его новаторских исследований в области физиологической экологии стала блестящая защита в 1965 г. докторской диссертации "Регуляция теплообмена у птиц: эколого-физиологический очерк". Приоритетные работы по онтогенезу и эволюции экологических адаптаций наземных позвоночных привели И.А. Шилова к созданию экологической концепции этапности развития, получившей заслуженное признание в нашей стране и за рубежом. Книга "Регуляция теплообмена у птиц" – первое в мире монографическое описание механизмов температурной адаптации птиц, онтогенеза и филогенеза их терморегуляции – была переведена на английский язык.

С начала 60-х гг. И.А. Шилов на Звенигородской биостанции, а потом и в Дарвиновском заповеднике ведет и организует комплексное изучение экологических процессов на организменном, популяционном и биоценотическом уровнях, нацеленное на составление прогнозов и контроль за состоянием популяций различных видов животных. Он внес решающий вклад в развитие представлений о популяции животных *как совокупности особей одного вида, объединенных общностью среды обитания и происхождения, обладающей сложной внутренней структурой, способностью к саморегуляции и сохранению своей целостности и относительной самостоятельности во времени и пространстве*. И.А. Шилов одним из первых начал изучение механизмов, обеспечивающих устойчивое существование и определяющих уровень продуктивности естественных сообществ. Важность этой проблемы состоит, прежде всего, в

том, что полное исключение влияния человека (человечества) на биосферу практически невозможно. Отсюда вытекает задача направленного формирования сообществ, устойчивых к условиям современного уровня цивилизации и сохраняющих в этих условиях высокий уровень биологической продуктивности. И.А. Шилов показал, что этого можно достигнуть только на основе знания конкретных механизмов, определяющих устойчивость и адаптационную способность биогеоценозов в целом и отдельных составляющих субсистем этих биогеценозов. Решение этой проблемы требует высокой комплексности исследований с использованием самых различных объектов на разных уровнях их организации. Соответственно, необходимо содружество ученых, специализирующихся в различных областях знаний, использование современных методов наблюдения и эксперимента в полевых, естественных для изучаемых систем, условиях. Наиболее эффективный путь организации исследований в указанном направлении – стационарное изучение отдельных "узловых" форм биогеоценотических взаимосвязей в эталонных участках биогеоценозов, типичных для данного района и, соответственно, подверженных всем неизбежным косвенным влияниям деятельности человека, но исключенных из всех форм прямого использования (изъятие продукции, загрязнение, рекреационные мероприятия и пр.). Игорь Александрович решительно заявляет, что именно в условиях заповедников и биостанций имеется возможность организовать тонкую, с применением современных методик, отработку отдельных "узловых" точек биогеоценотических процессов, которые выступают в качестве механизмов, обеспечивающих устойчивость и динамику биогеоценозов как самостоятельных биологических систем. Он показал, что в этом плане важны и исследования на низших экосистемных уровнях, поскольку эколого-физиологические механизмы адаптации, регуляции и устойчивости отдельных организмов и их популяций представляют собой основу целостности и устойчивости биогеоценоза. В области популяционной экологии И.А. Шиловым создана концепция пространственно-этологической структуры популяции животных и сформулирована оригинальная теория популяционного гомеостаза. Итогом разработки этих проблем стали монография "Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных" (1977) и изданная в Англии книга "Population Ecology and Ecophysiology" (1988). Развиваемое И.А. Шиловым экспериментальное эколого-физиологическое направление, можно без преувеличения сказать, фактически позволило заложить основы экспериментальной биогеоценологии.

Механизмы, обеспечивающие целостность и устойчивое существование популяций в изменчивых условиях внешней среды, И.А. Шилов назвал механизмами поддержания популяционного гомеостаза и условно разделил на три основные группы: 1) механизмы, обеспечивающие формирование и поддержание пространственно-этологической структуры популяции, 2) механизмы, ответственные за темпы роста популяции и регуляцию плотности ее населения, 3) механизмы, ответственные за поддержание генетической структуры популяции.

Под пространственно-этологической структурой И.А. Шилов понимал закономерное распределение особей в пространстве, которое характеризуется упорядоченной системой взаимоотношений между особями и определяется их сложными формами поведения. Сложные поведенческие паттерны животных, с одной стороны, направлены на пространственное разобщение (сегрегацию), с другой – на сохранение контактов между ними (функциональную интеграцию) в различных целях. Итоги этих исследований были опубликованы в монографии "Физиологическая экология животных" (1985). В отличие от многих исследователей, использующих термин "экологическая физиология", И.А считал более правильным называть зоологические исследования с применением показателей физиологии – физиологической экологией.

В разработанной И.А Шиловым концепции популяционного гомеостаза механизмы пространственной сегрегации представлены различными формами индивидуализации территории: 1) активной охраной участков обитания, 2) ритуализованными формами взаимодействий между особями-соседями и 3) маркировкой территории, в том числе визуальной, акустической и запаховой. Механизмы функциональной интеграции подразумевают поведение, связанное с поиском контактов с сородичами, усиление парных связей, дифференцированное отношение особей-резидентов к сородичам разного пола, возраста и социального статуса, а также формирование элементарных внутрипопуляционных группировок и их социальной организации.

В своих работах он привел общие характеристики механизмов пространственной сегрегации и функциональной интеграции у отдельных видов, представляющих разные классы позвоночных животных: рыб, амфибий, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Научная и педагогическая деятельность И.А. Шилова практически не разделимы.

Среди первых учителей, которые в МГУ на биологическом факультете формировали уникальный педагогический стиль И.А., в первую очередь следует назвать проф. Александра Николаевича Формозова.

И.А. вспоминал о лекциях А.Н. Формозова: "Шаг за шагом он (А.Н.) рассматривал различные стороны биологии зверей и птиц, почти не отвлекаясь на абстрактные обобщения, а, напротив, опираясь на тончайшие фактические наблюде-

ния. Однако построение материала всегда было таким, что общие закономерности проявлялись как бы сами, специально их подчеркивать не требовалось. Не думаю, чтобы это был заранее разработанный методический прием – скорее, логика мыслей самого А.Н. шла именно этим путем." О зимней практике: "...здесь короткими репликами А.Н. умел связывать отдельные факты с общими экологическими закономерностями адаптации животных к своеобразным условиям зимнего периода. Только сейчас, в зрелом возрасте, понимаешь, каким эффективным педагогическим приемом может быть как бы вскользь брошенная фраза: "...он всегда так делает, потому что..." – наблюдаемые факты сразу находят свое место в общих закономерностях, запоминаясь при этом крепче, чем если бы об этом полчаса специально говорилось на лекции." И далее: "В глазах людей, не знавших А.Н. близко, он был в первую очередь натуралистом, до тонкостей понимавшим природу, но не очень склонным к изучению общих закономерностей. Это глубоко неверно. А.Н. очень интересовался общебиологическими проблемами и был авторитетным судьей по многим из них. Просто он считал, что природа настолько богата конкретными проявлениями общих законов, что нет большой необходимости их абстрактного формулирования – правильно расположенные факты вполне могут заменить отвлеченные рассуждения".

Тем не менее, восприняв от своего учителя трепетное и строгое отношение к наблюдениям-фактам, И.А. впоследствии, став преподавателем и опираясь на них в своих лекциях, довел объяснительную часть до уровня последовательной логичной концепции организации и функционирования биосферы на всех взаимосвязанных уровнях ее организации.

Опыт почти полувековой педагогической деятельности И.А. сначала в качестве научного сотрудника Звенигородской биологической станции МГУ, где он собирал вместе со студентами-биологами научный материал и вел летнюю практику, затем в должности ассистента, доцента и, наконец, профессора кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ нашел свое отражение в целом ряде учебных пособий и учебников.

Первое учебное пособие, "Практикум по экологии наземных позвоночных", ставшее библиографической редкостью, И.А. написал через три года после окончания учебы в МГУ. Наиболее значимы и широко известны: "Общая орнитология" (1982, в соавторстве с В.Д. Ильичевым и Н.Н. Карташевым), "Физиологическая экология" (1985), "Общая зоология" (1994), "Экология" (1997), "Практикум по зоологии позвоночных" (1961, в соавторстве с В.Е. Соколовым и Н.Н. Карташевым). Два последних учебника выдержали уже три издания, причем Практикум вышел в 2005 г. в серии "Классический университетский учебник".

К сказанному следует добавить цикл работ по методологическим проблемам студенческой летней полевой зоологической практики.

Несмотря на исключительное тематическое разнообразие, устное и изданное педагогическое наследие И.А. представляет собой цельное, органично связанное (интегрированное) явление. Именно явление, и становлению его мы обязаны поразительному по своей цельности и глубине мировоззрению И.А. Шилова, который своими лекциями и учебниками погружал читателей и слушателей в мир фактически созданной им "философии зоологии".

Появление учебников И.А. всегда было очень своевременным. Так, выход учебника "Физиологическая экология" в середине 80-х способствовал тому, что экология начала все больше концентрироваться на анализе крупномасштабных явлений – на формировании и динамике экосистем, процессов, происходящих на уровне биосферы и т.д. При этом адаптивным процессам, определяющим устойчивое функционирование биологических систем разного уровня, уделялось, по мнению И.А., недостаточное внимание. Знаменательно, что за три года до выхода "Физиологической экологии" Шилова появился перевод 2-го издания блестящего учебника Кнута Шмидта-Нильсена "Физиология животных. Приспособление и среда". Эту книгу можно было бы, в отличие от учебника И.А., назвать "Экологической физиологией". Замечательная по форме и содержанию книга Шмидта-Нильсена, по признанию академика Е.М. Крепса, открыла не только для студентов, но для многих специалистов-физиологов немало нового и неожиданного по части физиологических процессов и их адаптивного значения для конкретного организма. В свою очередь, учебник И.А. вывел рассмотрение физиологических процессов на уровень их экологического значения и представил их в качестве механизмов, обеспечивающих поддержание целостности биологических макросистем в цепи организм, популяция, биоценоз. Одновременно большое внимание уделено устойчивости функций в сложных и динамичных условиях существования. В этой новаторской книге очень ярко проявилась одна из уникальных особенностей всех учебников и лекций И.А., которую мы уже подчеркнули выше, – их концептуальность. И.А. остро и глубоко ощущал неразрывную связь между функционированием и организмов, и популяций, и биоценозов, благодаря чему формировал у всех, кто его слышал или читал, мировоззренческое представление о целостном проявлении жизни в масштабе планеты.

Лекции И.А. по экологии невольно воспринимались как завораживающее чудо. Он виртуозно раскрывал эту самую целостность жизни, совер-

шая увлекательнейшее путешествие, например, от газообмена в жаберных лепестках рыб до глобального планетарного круговорота вещества и энергии. Вчитываясь в учебники И.А., нетрудно обнаружить те ключевые идеи, которые позволяют естественно и органично переходить с одного уровня организации природы (например, с уровня организма) на другой более сложный (например, популяционный). Одним из центральных связующих звеньев в логических построениях у И.А. выступает представление о том, что все биологические системы любой сложности адаптируются к конкретному состоянию среды двумя способами: путем лабильных функциональных адаптаций в пределах установившегося уровня стабилизации системы и путем смены общего уровня ее стабилизации. Эти два пути адаптации отражают "стратегию" и "тактику" биологических систем как организменного, так и надорганизменного уровня. В эволюционном развитии крупных таксонов лабильным приспособительным реакциям в пределах данного уровня организации соответствуют идиоадаптации, а ароморфозы соответствуют дискретной смене таких уровней. Но И.А. подчеркивал, что физиологические реакции, обеспечивающие гомеостаз надорганизменных систем, протекают в организмах отдельных особей.

Другой связующий элемент состоит в том, что все эколого-физиологические процессы имеют двойственный характер. Так, физиология отдельных особей в составе популяции как бы решает двойную биологическую задачу: физиологические процессы обеспечивают, с одной стороны, жизнь и адаптацию самой особи, а с другой – поддержание устойчивого функционирования всей популяции. Причем задачи эти не всегда совпадают. Так же и функциональные взаимосвязи особей в популяциях выражены в двух аспектах. С одной стороны, они направлены на устойчивое воспроизводство популяции – в этом главная функция популяционных систем как формы существования вида. С другой стороны, закономерные популяционные взаимоотношения связаны с поддержанием биогенного круговорота веществ – в этом качестве популяция выступает как функциональная подсистема в составе биогеоценоза, и ее место в круговороте определяется видовой спецификой обмена веществ.

В преподавании экологии для И.А. характерно то, что им использовалась вся палитра существующих подходов и научных школ, но авторская позиция от этого не терялась, а, напротив, приобретала еще большую целостность и последовательность.

В 1997 г. вышла знаменитая "Экология", выдержавшая три издания, последнее И.А. уже не увидел. Эта книга формально считается учебником, хотя по содержанию, глубине и новизне является ярким примером фундаментального научного труда. По свидетельству А.Н. Солдатовой, сам И.А. считал "Экологию" итогом своих многолетних исследований наиболее актуальных проблем экологии животных. "Экология" Шилова была особенно актуальна, поскольку в это время во множестве издавались малотиражные, "местные экоучебники", как правило, недостаточно квалифицированные.

В своем учебнике И.А. Шилов сделал акцент на осмысление основных механизмов и закономерностей существования биологических систем разного уровня в условиях сложной и динамической среды. Учебник начинается с главы "Биосфера", каковая как правило завершает учебники по экологии. Это далеко не случайно. Представления о системности, господствующие в современной науке, показывают, что любая система может быть объяснена при анализе не только "снизу", т.е. при рассмотрении отдельных ее составных частей, но и "сверху", при рассмотрении с позиций более глобальной системы, надсистемы. И.А. Шилов рассматривает в этой главе биосферу как специфическую оболочку Земли, с точки зрения системности жизни и биогеохимических циклов. Он сумел удачно совместить научность материала и доступность, "популярность" изложения, что позволило преподнести читателю ценную научную информацию (особенно по разделам, связанными с собственными непосредственными научными интересами, касающимися прежде всего взаимодействия отдельного организма со средой обитания и взаимоотношений между организмами и средой их обитания на уровне групп особей одного вида).

Здесь И.А. дал определение экологии, наиболее емко и глубоко раскрывающее содержание этой области биологических исследований. Актуальность такого определения при современном размывании контуров экологии и в связи с ее выходом за пределы биологической науки трудно переоценить. Особенно если оно дано в учебнике, по которому, как хочется верить, будут учиться будущие поколения экологов. И.А. отмечал, что экологию чаще определяют как науку о надорганизменных биологических системах или же только о многовидовых сообществах – экосистемах. Он полагал, что такой подход обедняет содержание экологии, особенно если учесть тесную функциональную связь организменного, популяционного и биоценотического уровней в глобальных экологических процессах.

И.А. считал, что "более правильно рассматривать экологию как науку о закономерностях формирования, развития и устойчивого функционирования биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях с условиями среды. При таком подходе экология включает в себя все три уровня организации биологических систем: организменный, популяционный и экосистемный". *Учебник стимулировал развитие экологических знаний на многие годы вперед.*

Учебник “Зоология позвоночных” является органичным проявлением используемой И.А. методологии, когда закономерности формирования, развития и устойчивого функционирования биологических систем разного ранга рассматриваются в их взаимоотношениях с условиями среды. Главная цель учебника была продиктована стремлением показать на примере одного из многих типов животных – хордовых, как формировались и преобразовывались в ходе эволюции разнообразные адаптивные варианты единого базового для хордовых плана строения. В этом учебнике, как и во всех других, ярко продемонстрирован системный экологический подход И.А. ко всем биологическим явлениям.

В системе экологического и зоологического образования исключительное внимание И.А. Шилов уделял летним и зимним полевым практикам студентов. Организация, структура и содержание этих практик, созданных и доведенных И.А. до совершенства на базе Звенигородской биологической станции, и сейчас составляют основу не только экологического, но и общего биологического образования студентов как зоолого-ботанического, так и физиолого-биохимического и биофизического отделения, т.е. всего биологического факультета МГУ. Более того, эта практика обязательна и для студентов факультета биоинформатики и биоинженерии.

В системе преподавания экологии и зоологии самой яркой, непревзойденной и неповторимой составляющей была сама личность И.А. – ученого, преподавателя, лектора.

И.А. всегда сохранял искренне восторженное отношение как к самим загадкам и явлениям живой природы, так и к их интересным интерпретациям. Поэтому его лекции были полны скрытой эмоциональности. Несмотря на отсутствие “лирических отступлений”, используемых часто лекторами для поддержания интереса аудитории, четкость и безукоризненная строгость логики построения лекций ни на секунду не отпускали слушателей.

В то же время И.А. отмечал, что изучение процессов, осуществляющихся на уровне ноосферы в целом, не может ограничиваться только биологическим подходом. Изучение должно включать все разделы естественных наук наряду с гуманитарно-юридическими и общественно-политическими сторонами проблемы.

Большая часть научной и педагогической работы И.А. Шилова связана с международным сотрудничеством. Под его руководством подготовлен ряд специалистов, ставших в настоящее время ведущими экологами в Болгарии, Польше, Германии, на Украине, в Азербайджане и других странах. В течение многих лет он руководил работой аспирантов и докторантов из этих стран и читал лекции по зоологии и экологии в зарубежных университетах. За заслуги в области международного сотрудничества И.А. Шилов неоднократно награждался грамотами Минвуза СССР. И.А. Шилов входил в состав оргкомитетов многих международных конгрессов и симпозиумов, его учебники и учебные пособия переведены на многие языки.

И.А. Шилов – автор 177 научных работ, в том числе 11 книг.

Под его руководством защищены 21 кандидатская и 2 докторские диссертации. Он автор 6 учебников и пособий по зоологии и экологии животных, а также большого числа учебных программ.

И.А. Шилов был членом Ученого Совета МГУ, председателем диссертационного совета Д.053.05.34 при биологическом факультете МГУ, членом нескольких научных советов и комитетов РАН, возглавлял Научный совет РАН по экологии биологических систем. В рамках этого совета Игорем Александровичем проведена огромная работа по формированию и подготовке к изданию 4-томной монографии “Экология в России на рубеже XXI века”. Игорь Александрович являлся вице-президентом Териологического общества РАН, членом редколлегии журнала “Экология”.

Игорь Александрович Шилов был награжден орденом Отечественной войны II степени, орденом Почета и 11 медалями, был лауреатом Государственной премии СССР по науке и технике в 1990 г. В 1999 г. ему было присвоено звание “Заслуженный профессор МГУ”.

Светлая память об Игоре Александровиче Шилове – крупнейшем зоологе и эколог, блестящем преподавателе, замечательном, скромном человеке навсегда сохранится в сердцах тех, кто имел счастье учиться у него, работать или даже просто находиться рядом с ним.

В заключение приводим слова академика С.С. Шварца на 70-летнем юбилее Н.П. Наумова: Вклад ученого определяется в первую очередь тем, что он внес в развитие логики науки, которой он занимается. Применительно к И.А., перефразируя высказывание С.С. Шварца, можно сказать, что мало кто сделал больше, чем И.А. Шилов для развития логики экологии и логики преподавания этой науки.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 969–983

УДК 57.011;57.02;591.5

СИНДРОМ ТЕМПА ЖИЗНИ (PACE-OF-LIFE SYNDROME, POLS): ЭВОЛЮЦИЯ КОНЦЕПЦИИ

© 2021 г. Н. А. Васильева*

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

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

Поступила в редакцию 09.08.2020 г.
После доработки 13.09.2020 г.
Принята к публикации 22.09.2020 г.

Гипотеза синдрома темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS) – современная, быстро развивающаяся концепция, связывающая физиологию, поведение и особенности жизненного цикла особей. Растущий объем работ по данной тематике обусловливает необходимость систематизировать исследования в этой области, что облегчит постановку частных научных задач и наметит перспективы в построении эволюционных и экологических моделей. Концепция темпа жизни ведет начало от работ МакАртура и Вилсона, сформулировавших представления о K- и r-отборе и о взаимосвязях между разными параметрами жизненных циклов. Далее в экологии появилась концепция континуума “быстрой/медленной жизни” (fast–slow life-history continuum), связавшая различия между жизненными циклами видов с физиологическими особенностями. Согласно этой концепции, виды могут быть расположены вдоль условной оси, на одном конце которой – быстрый рост, интенсивный метаболизм, раннее созревание и гибель, а на другом – “медленная”, долгая жизнь. Эти представления были подтверждены на широком спектре видов и внесли значимый вклад в эволюционную биологию. Одновременно в этологии получила развитие концепция персональности (personality), согласно которой существуют устойчивые различия в поведении особей внутри популяции. Объединение концепций “быстрой/медленной жизни” и персональности в рамках одной гипотезы синдрома темпа жизни произошло в начале XXI века. Согласно данной концепции, поведенческие различия между особями не случайны и определяются физиологией и жизненной стратегией: ось, выстраивающая особей от агрессивных, смелых, активных, к робким, малоактивным, неагрессивным, была привязана к оси “быстрой/медленной жизни”. При этом фокус исследований жизненных стратегий сместился с межвидового уровня на внутрипопуляционный. Появились работы на разных видах животных, проверяющие корреляции между физиологическими, поведенческими признаками, особенностями развития, особенностями иммунного статуса, и раскрывающие механизмы этих корреляций. Так сформировалось понимание того, что характер связей между параметрами может определяться внешними условиями, может меняться на протяжении онтогенеза, а также может быть плотностно-зависимым. Сегодня для развития концепции синдрома темпа жизни необходимы накопление фактических данных по разным видам в природе и анализ широкого спектра измеряемых переменных. Возникновение представлений об устойчивых взаимосвязях между разными характеристиками живого существа, которые подчиняются определенным законам, комплексно эволюционируют, имеют генетическую составляющую, можно назвать прорывом в экологии и эволюционной биологии.

Ключевые слова: теория жизненных циклов, синдром темпа жизни, концепция персональности, поведенческая экология

DOI: 10.31857/S0044513421090117

На протяжении тысячелетий люди, общающиеся с животными, отлично знали, что последние обладают индивидуальностью. Однако до последнего времени это бытовое знание существовало отдельно от аналитических исследований. Наличие устойчивых различий между особями в их поведенческом облике не было секретом для исследователей поведения животных, но до конца XX века не были разработаны методы, позволяющие анализировать эту изменчивость количественно, поэтому учёным приходилось довольствоваться словесными описаниями; в лучшем случае, рассматривались различия по единичным параметрам. В статистическом анализе и при построении моделей изменчивость в пределах половозрастных групп, как правило, воспринималась как результат случайных отклонений от среднего. Для физических, физиологических, морфологи-

ческих параметров упор делали на средние значения в пределах когорт, а различия между особями воспринимались как погрешность. Более 30 лет назад такое видение живой природы было описано Беннетом как “тирания золотого среднего” (“tyranny of the golden mean”, Bennett, 1987). В XXI веке вследствие развития методологии и синтеза нескольких областей знаний произошло изменение подходов к изучению биологических объектов, в результате которого различия между особями начали анализировать количественно, прицельно и систематически, с упором на их многомерную и сложную природу.

Концепция синдрома темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS, Wikelski et al., 2003; Réale et al., 2010; Dammhahn et al., 2018) – одна из основных в экологии, объясняющая закономерности внутривидовой изменчивости у животных. Она связывает воедино физиологию, поведение и особенности жизненного цикла особей, опираясь на представления о генетических, онтогенетических, популяционных и эволюционных процессах. Это относительно молодая концепция: ее существование можно отсчитывать от появления фундаментальной работы Реаля с соавторами (Réale et al., 2010), число цитирований которой приближается к 1000. При этом исследованиям синдрома темпа жизни уже посвящены десятки тысяч статей, в том числе десятки крупных обзоров. Накопленный объем информации, а также имеющиеся концептуальные противоречия (например, см. обзоры Montiglio et al., 2018; Royaute et al., 2018) вызывают необходимость систематизировать работы в этой области и проследить становление концепции от истоков до наших дней, наметив тем самым перспективы наиболее актуальных будущих исследований. Важный аспект, который определяет необходимость обзора работ, посвященных синдрому темпа жизни, – дефицит сведений об этой концепции в русскоязычной литературе. В русском языке отсутствует соответствующая терминология (краткий словарь основных терминов см. Приложение). Вплоть до настоящего времени в Российской Федерации практически не проводились научные исследования в этой области; представления об этой концепции не входят в образовательные программы ВУЗов.

Цель настоящего исследования – проследить и осмыслить основные этапы развития концепции синдрома темпа жизни, систематизировать многообразие современных работ в этой области и определить перспективы исследований.

Первые представления о взаимосвязях между характеристиками жизненных циклов: теория r/K отбора

К середине XX века в экологии начали появляться идеи существования взаимосвязей между разными видовыми свойствами (синдромов признаков), в первую очередь, определяющих динамику численности популяций под действием тех или иных внешних условий. Возникли первые представления о жизненном цикле вида как неслучайном устойчивом наборе характеристик, формирующемся под действием естественного отбора (Cole, 1954; Lack, 1954). Развитие этих идей и, одновременно, разработка адекватного математического аппарата для построения моделей популяционных процессов послужили предпосылками для появления теории r/K отбора (MacArthur, Wilson, 1967; Pianka, 1970).

Именно эту теорию, оказавшую неоценимое влияние на развитие экологии и эволюционной биологии, можно считать родоначальницей для концепции POLS. МакАртур и Уилсон в выдающейся монографии по биогеографии островов (MacArthur, Wilson, 1967) впервые отметили, что в начале колонизации островов новыми видами, когда численность видов и конкуренция низки, ресурсы обильны, преимущество получают виды, которым свойственны быстрый рост, раннее размножение, высокая плодовитость, короткий срок жизни. В то же время, по мере увеличения численности популяций и конкуренции, насыщения среды, отбор начинает благоприятствовать видам с другими свойствами, а именно, с медленным развитием и поздним размножением, небольшим числом зрелых, крупных, “качественных” потомков, высокой продолжительностью жизни.

Действие естественного отбора в первой фазе авторы обозначили как “r-отбор” (r-selection): он плотностно-независимый, т.к. смертность особей не зависит от плотности популяции; второй же фазе присуще действие плотностно-зависимого K-отбора (K-selection; MacArthur, Wilson, 1967; Reznik et al., 2002). Авторы предположили, что под действием разных форм естественного отбора в природе поддерживается сосуществование двух категорий живых существ, которые сменяют друг друга в разных условиях.

Пианка (1981; Pianka, 1970) сделал несколько важных дополнений к теории r/K отбора: во-первых, он привязал действие разных типов отбора к эволюции жизненных циклов, тем самым, обозначив выбор r- или K-стратегии как устойчивое свойство вида (Пианка, 1981). Кроме того, он сформулировал представления о переходных формах между r- и K-стратегиями и существовании непрерывного r/K континуума (r-K continuum, Pianka, 1970). Наконец, он предположил связь между положением видов на r-K оси и их физическими характеристиками, в первую очередь с размером тела.

Таким образом, теория r/K отбора – одна из первых предсказательных моделей эволюции жизненных циклов. Она привела к появлению ла-

вины сравнительных эмпирических исследований и аккумуляции огромных массивов фактических данных о взаимосвязях параметров жизненных циклов в природе.

Накопление фактов и сведений о реальных живых организмах выявило слабые стороны теории r/K отбора: она оказалась слишком упрощенной. Исходная версия концепции не учитывала многие экологические и популяционные параметры, которые играют значимую роль в выборе жизненной стратегии. Можно сказать, что чрезмерно простое, дихотомическое деление форм отбора на плотностно-зависимый и плотностно-независимый, а также соответствующая ему дихотомическая классификация живых организмов почти бросали вызов экологам-теоретикам, которые начали строить более реалистичные модели и описывать новые закономерности в эволюции жизненных циклов.

В частности, еще в 70-х годах стало понятно, что при моделировании процессов естественного отбора невозможно не учитывать, например, пресс хищников, структуру распределения ресурсов, характер динамики численности, различия в смертности разных возрастных когорт (Gadgil, Bossert, 1970; Stearns, 1977; Reznik et al., 2002). К 80-м годам представления об этой теории неузнаваемо изменились, в первоначальном виде ее практически перестали напрямую тестировать и использовать для интерпретации результатов (Reznik et al., 2002).

Во второй половине XX века параллельно с теорией r/K отбора стремительно развивались другие направления теории жизненных циклов (life-history theory) – дисциплины, исследующей многообразие жизненных стратегий и их эволюцию. В частности, появились представления о **компромиссах (трейд-оффах)** – отрицательных взаимосвязях между жизненными функциями (life-history trade-offs; Reznick, 1985; Stearns, 1992; Roff, 2002). Эти представления базируются на простой идее о том, что ресурсы, находящиеся в распоряжении особи, не безграничны, поэтому увеличение вклада в один жизненный процесс неизбежно должно приводить к сокращению вклада в другие процессы и функции (Williams, 1966; Stearns, 1989). Действительно, если бы таких компромиссов не существовало, все жизненные функции, увеличивающие приспособленность (fitness), поддерживались бы отбором и усиливались бы до бесконечности (Stearns, 1989).

В центре теории о трейд-оффах – компромиссы, связанные с **размножением**. Согласно классической теории жизненных циклов существует несколько типов репродуктивных компромиссов: между ростом и размножением особи, между размножением и выживанием, между вкладом в размножение в настоящий момент и вкладом в будущее размножение (Williams, 1966; Reznick, 1985; Stearns, 1989, 1992). По сути, для индивидуума все они технически сводятся к балансу между вкладом в размножение и соматическим вкладом в данный момент времени и, соответственно, возможностью принести потомство в будущем. Другими словами, в условиях ограниченного объема ресурсов, которые особь может вложить в производство потомков, репродуктивные трейд-оффы определяют, какими порциями будет распределяться этот объем на протяжении всего жизненного цикла, и формируют ось от короткого срока репродуктивной активности к длинному. Например, можно израсходовать весь этот объем на одно самоубийственное, катастрофическое репродуктивное усилие, как у лососевых рыб (Crespi, Teo, 2002) или у самцов сумчатых мышей рода *Antechinus*, которые все до единого погибают после гона (Braithwaite, Lee, 1979), а можно распределить этот объем на большое количество порций и длительный временнóй интервал.

Еще одна ось, вдоль которой меняется баланс репродуктивного вклада живого существа, соответствует компромиссу между качеством и количеством потомков (Stearns, 1989; Dani, Kodandaramaiah, 2017). На одном ее конце – виды, производящие тысячи потомков маленького размера, большинство которых погибает вскоре после появления; при этом родительский вклад в каждого потомка ничтожен. На другом – существа, которые производят за всю жизнь всего несколько детенышей, но вкладывают в каждого из них очень много ресурсов и, как правило, окружают их длительной и затратной родительской заботой.

Представления о трейд-оффах сильно перекликаются с теорией r/K отбора: например, в нее легко интегрируется идея компромисса между качеством и количеством потомков. Однако эти направления исследуют реальность с разных сторон: теория r/K отбора рассматривает жизненные циклы комплексно, тогда как анализ трейд-оффов раскладывает изменчивость жизненных циклов на отдельные составляющие, что существенно упрощает их количественный анализ и открывает перспективы для исследования самых разных взаимосвязей.

Первый этап синтеза: представления о континууме быстрой–медленной жизни

По мере накопления фактических данных о жизненных циклах разных видов растений и животных, в том числе о закономерностях роста, размножения, выживаемости, смертности, стали появляться обзорные исследования, в которых авторы проводили сравнительный анализ по большим группам видов. В этих работах предпринимались попытки объяснить многообразие жизненных циклов, упорядочив их вдоль тех или

иных осей и привязав эти оси к физическим особенностям исследуемых организмов.

Первым шагом в этом направлении была попытка привязать r/K континуум жизненных циклов к размеру тела (Pianka, 1970; Stearns, 1983). Эта модель предсказывала, что относительно мелкие виды должны демонстрировать быстрый рост, интенсивное размножение и низкую продолжительность жизни (r-стратеги). Напротив, крупным организмам должна быть свойственны низкая скорость размножения, медленный рост и развитие, долгая жизнь (K-стратеги, Dobson, Oli, 2007). Модель основывалась на простой идее о том, что большому живому существу требуется больше времени на то, чтобы вырасти и вступить в размножение (Harvey, Zammuto, 1985), и таким образом длительный рост и развитие формируют жизненный цикл вида.

В то же время, уже в ранних работах было установлено, что даже если ввести поправку на различия в размерах тела между видами, ось от "быстрых" жизненных циклов к "медленным" сохраняется (Stearns, 1983). Так, у млекопитающих и птиц после введения такой поправки сохранились корреляции между плодовитостью, возрастом первого размножения, продолжительностью жизни (Gaillard et al., 1989). Эти взаимосвязи определяются условиями среды (например, прессом хищников, Promislow, Harvey, 1990; Oli, 2004) и филогенетическим сигналом и присутствуют в разных группах живых существ, даже у растений (Franco, Silvertown, 1996).

Таким образом, на основе теории r/K-отбора сформировалась концепция **континуума быстрой – медленной жизни ("fast-slow continuum")**. Главная мысль этой концепции в том, что разнообразные характеристики жизненных циклов видов коррелируют между собой, образуют синдромы, и эти взаимосвязи позволяют расположить виды вдоль образовавшегося континуума, даже если учитывать различия в размерах тела. Концепция континуума быстрой–медленной жизни говорит об ограничениях на существование всех возможных комбинаций жизненных циклов. На одном конце континуума – "быстрые" виды с маленькой продолжительностью жизни и большим количеством маленьких потомков за всю жизнь, причем это количество может достигаться и через раннее созревание, и через большой размер выводка, кладки и т.п. (Bielby et al., 2007); на другом – медленные виды с противоположными свойствами. Особенно тщательно эти закономерности прослежены у млекопитающих, у которых в сравнительный анализ вошли сотни видов (Promislow, Harvey, 1990; Oli, 2004; Dobson, Oli, 2007), и у птиц (Gaillard et al., 1989; Sæther, Bakke, 2000).

Следующим качественным шагом на пути познания принципов эволюции жизненных циклов можно назвать интерес к **проксимальным механизмам** описанных взаимосвязей. Здесь пришли на помощь представления о компромиссах между характеристиками жизненных циклов (Dobson, Oli, 2007), которые позволяют аргументировано предсказать, например, меньшую продолжительность жизни для вида с большей плодовитостью, при прочих равных условиях. Еще в 50-х годах возникли первые представления о том, что вследствие плейотропного действия генов признаки, дающие организму конкурентные преимущества на пике его репродуктивной активности, могут быть связаны с последующим ранним старением и гибелью (Williams, 1957). Кроме того, начали появляться сравнительные исследования, где учитывались физиологические параметры. Раньше всего появились попытки наложить ось этого континуума на скорость метаболизма (Promislow, Harvey, 1990). В самом начале XXI века Викельски и Риклефс с соавторами в цикле из нескольких работ (в основном, по разным видам птиц) анализируют взаимосвязь между скоростью метаболизма и скоростью жизни. В частности, в этих работах эти исследователи предполагают наличие прямой связи между скоростью метаболизма и скоростью жизни: у "медленных" видов и скорость метаболизма покоя, и связанная с ней частота сердечных сокращений (Ricklefs, Wikelski, 2002; Wikelski et al., 2003) ниже, чем у "быстрых". В частности, вынужденно высокая скорость метаболизма (например, в холодном климате) может приводить к уменьшению продолжительности жизни (Wikelski, Ricklefs, 2001). И, наоборот, низкая продолжительность жизни у вида позволяет без ущерба для приспособленности увеличить потребление энергии, продукцию биомассы и скорость метаболизма (Ricklefs, Wikelski, 2002; Wikelski et al., 2003). Таким образом, переменные, характеризующие условия обитания вида, популяционные процессы, демографические показатели, особенности жизненного цикла и физиологии (метаболизма, эндокринологии и иммунологии), оказываются тесно взаимосвязаны. Например, тропическим видам птиц свойственны медленное развитие, долгая жизнь, низкий уровень метаболизма, по сравнению с близкими видами из более высоких широт (Wikelski et al., 2003).

Возникновение концепции персональности

Пришло время обратиться к совершенно иному направлению в науке. Еще античные мыслители описывали разные темпераменты у людей, но вплоть до конца XX века не было разработано методологических подходов к количественному изучению особенности личности у животных. Более того, подавляющее большинство исследований персональности (personality), т.е. устойчивых особенностей характера и поведения, проводи-

лось на человеке психологами. Общепринятого термина для этих особенностей не существовало (Gosling, 2001). В англоязычной литературе слово “personality” буквально избегали использовать в отношении животных, оно ассоциировалось с ненаучными антропоморфизмами. Не было способов перевести субъективные представления ученых, наблюдающих за поведением животных (для которых различия характеров между особями были очевидны), в проверяемые научные гипотезы и аналитические модели. В ранних работах, как правило, исследовались отдельные поведенческие характеристики животных, причем практически все работы проводились в неволе и в лаборатории (Wilson et al., 1994).

Внутривидовую изменчивость поведения животных изучали и в нашей стране, начиная от исследований Павлова (1954), посвященных типам нервной системы у собак. Например, проводились исследования индивидуальной разнокачественности в популяциях грызунов (Шилов, 1977; Мошкин, Шилова, 2008); изучались индивидуальные различия в поведении рыб (см. обзор Будаев и др., 2015). Наконец, на основе огромного массива частных исследований и благодаря развитию количественных методов к концу XX века созрел соответствующий методологический аппарат и накопилось достаточно эмпирических данных, чтобы сформировалась новая концепция персональности в зоологических исследованиях.

Персональности – устойчивые поведенческие фенотипы у животных, которые складываются из нескольких характеристик и варьируют в пределах поло-возрастных когорт (Gosling, 2001; Sih et al., 2004; Vonk et al., 2017).

Стабильные внутрипопуляционные различия персональностей известны для разных видов рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих (Sih et al., 2004). Более того, они описаны для представителей нескольких типов беспозвоночных (Kralj-Fišer, Schuett, 2014): пауков, крабов, насекомых, кальмаров, осьминогов и даже для кишечнополостных (Hensley et al., 2012; Niemelä et al., 2012).

Другими словами, существование устойчивых внутривидовых различий в поведенческих профилях оказалось распространено повсеместно в животном мире, и, более того, стало возможным описать изменчивость в поведении совершенно разных животных очень сходными категориями. Например, можно говорить о смелых (bold) и робких (shy) осьминогах (*Octopus rubescens*) (Mather, Anderson, 1993) и шимпанзе (*Pan troglodytes*) (Massen et al., 2013). Существование жестких поведенческих фенотипов объясняет проявление неадаптивных форм поведения у разных животных (Biro, Stamps, 2008): например, особь проявляет агрессию к конкурентам, эффективно охотится, но остается агрессивной и по отношению к собственным потомкам и партнеру.

На основе этих данных сформировались универсальные подходы к описанию поведенческих фенотипов у животных, использующие пять основных характеристик (Budaev, 1999; Sih et al., 2004; Réale et al., 2007; 2010): 1) смелость (shyness – boldness) – реакция на знакомую потенциально опасную ситуацию; 2) скорость исследования от медленного и тщательного к быстрому и поверхностному (slow and thorough exploration – fast and superficial exploration) – реакция на новую ситуацию; 3) общий уровень активности (activity) в знакомой ситуации; 4) агрессивность (aggressiveness); 5) социабельность (sociability) – стремление к неагрессивным контактам с конспецификами.

Было установлено, что поведенческие характеристики у многих видов коррелируют между собой, особенно первые четыре. Так, еще в 1976 г. Хантингфорд (Huntingford, 1976) описала корреляцию между смелостью (boldness) по отношению к хищнику и агрессивностью к конкурентам-конспецификам у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*): особи, которые смелее приближались к хищнику и угрожали ему, агрессивнее вели себя и при вторжении конспецифика. У лабораторных грызунов были также выявлены сходные положительные корреляции между агрессивностью, смелостью и скоростью исследования (exploration) в стрессирующих условиях (Koolhaas et al., 1999), так что авторы сделали вывод о существовании континуума между **проактивными** (смелыми, агрессивными, быстрыми исследователями) и **реактивными** особями. Таким образом, характер корреляций между характеристиками может быть сходным у разных филогенетических групп: агрессивные особи более смелые, активные, быстрые исследователи, а неагрессивные – робкие, медленные и малоподвижные и у пауков (Riechert, Hedrick, 1993), и у колюшек, и у грызунов.

На основе подобных наблюдений стали говорить о **поведенческих синдромах** (behavioral syndromes, Sih et al., 2004) – устойчивых ассоциациях между функционально различными формами поведения (например, агрессия – исследовательская активность) и/или корреляциях между проявлениями одной формы поведения в разных контекстах (например, агрессия к конкурентам, хищникам и собственным потомкам).

Наконец, стали выделять три составляющие внутрипопуляционной изменчивости поведения (Dingemanse, Wolf, 2010): 1) различия в отдельных характеристиках поведения (например, одна особь более смелая, чем другая); 2) различия в поведенческих синдромах, т.е. в комплексах поведенческих характеристик у разных особей; 3) различия между особями в уровне поведенческой пластичности (“behavioural reaction norms” – поведенче-

ские нормы реакции, Dingemanse et al., 2010). Другими словами, одни особи способны лучше, чем другие подстраивать свое поведение под сиюминутный контекст (у одних поведенческая пластичность высокая, у других низкая), как, например, у лабораторных грызунов, которые различались по способности изменять свою агрессивность (Koolhaas et al., 1999). При этом степень поведенческой пластичности может меняться в онтогенезе (Budaev, Zworykin, 2002). Низкая поведенческая пластичность (так называемый поведенческий перенос, behavioral carryover, Sih et al., 2004) – одна из причин неадаптивного поведения, нередко наблюдаемого в природе.

Второй этап синтеза: анализ физической природы персональности

Осознав реальность и повсеместность существования персональностей у животных, исследователи начали поиск физических основ и причин различий поведенческих профилей животных. Еще в XX веке начались интенсивные исследования **генетических основ** персональностей (Wilson et al., 1994; Koolhaas et al., 1999; Vonk et al., 2017), и вскоре в разных группах животных была выявлена наследственная природа изменчивости поведенческих фенотипов (Bouchard, Loehlin, 2001; Sih et al., 2004; Dochtermann et al., 2015). В качестве одного из методов анализа генетических основ поведения проводилась селекция животных с соответствующими поведенческими качествами. Например, у больших синиц (*Parus major*, см. обзор Groothius, Carere, 2005) с помощью искусственного отбора были выведены две линии птиц, одну из которых можно было назвать смелой и быстрой, а другую – робкой и медленной; аналогичные линии были выведены и у мышей (*Mus musculus*) (Koolhaas et al., 1999). Подобным же образом у форелей (*Oncorhynchus mykiss*) при отборе на низкий и высокий пост-стрессовый уровень кортизола получились, с одной стороны, смелая и агрессивная, с другой стороны – робкая и неагрессивная линии (Øverli et al., 2007). В нашей стране широко известен долговременный эксперимент по отбору лисиц (*Vulpes vulpes*) на дружелюбное отношение к человеку, который также показал наследственную природу поведенческих различий между особями и обнаружил взаимосвязи между поведением и другими фенотипическими признаками лисиц (Трут и др., 2014; Belyaev et al., 1985; Trut, 1999). К настоящему времени не вызывает сомнений, что различия в поведенческих фенотипах в значительной мере объясняются различиями в генотипах и могут наследоваться.

С учетом полученных данных корреляции между поведенческими характеристиками можно объяснить “техническими причинами”, такими как плейотропное действие генов (например, Sih et al., 2004; Wolf et al., 2007). Кроме того, корреляционный отбор, когда преимущества получают особи лишь с некоторыми комбинациями признаков, может закреплять определенные генотипы в популяции, создавая выраженные категории особей (Lande, Arnold, 1983; Sinervo, Svensson, 2002).

Одновременно с генетикой персональностей в разных группах животных начали выявлять и анализировать **физиологические основы** поведенческих синдромов и внутривидовых различий в поведении, но мы лишь кратко затронем этот важнейший аспект современных исследований поведения. Исследованные физиологические параметры объединяются в три категории – метаболизм, гормоны и иммунитет. Следует отметить, что изменчивость метаболических, эндокринных и иммунных показателей в пределах вида может достигать колоссальных масштабов, варьируя на порядки от одной особи к другой и в разы превосходя изменчивость средних показателей между видами (например, Burton et al., 2011), и исследования связей физиологии и персональности проливают свет на природу и причины этой изменчивости.

В разных группах животных была установлена связь между поведенческими профилями особей и уровнем **метаболизма** покоя (resting metabolic rate). При этом, как правило, речь идет именно о различиях в поведенческих синдромах и, в первую очередь, о самом явном и основном **синдроме проактивности** (корреляции “агрессивность + смелость + + скорость исследования + уровень активности”). А именно, на проактивном конце этой шкалы на примере разных видов уровень метаболизма покоя оказался выше, чем на реактивном (“неагрессивном”; см. обзоры Careau et al., 2008; Biro, Stamps, 2010; Houston, 2010). Другими словами, проактивные особи тратят и потребляют энергию быстрее реактивных, поддерживая внутривидовой метаболический градиент (Careau et al., 2008). Далее, была выявлена связь между нахождением на шкале “проактивность – реактивность” и общим уровнем продуктивности, т.е. скоростью суммарной генерации биомассы через рост и размножение (Stamps, 2007; Biro, Stamps, 2008): более проактивные были и более продуктивными. Было выдвинуто предположение, что поведение выполняет компенсаторную роль, подстраивая образ жизни животного под его физиологические особенности (Adriaenssens, Johnsson, 2009).

Связи **эндокринологических** показателей с поведенческими профилями оказались значимыми и многоплановыми и у позвоночных, и у беспозвоночных животных. Нейроэндокринные механизмы можно назвать посредниками между генотипом и поведенческим фенотипом, причем множественное действие гормонов, в дополнение к

плейотропному действию генов, объясняет корреляции между поведенческими переменными (Sih et al., 2004). Например, уровень тестостерона у многих позвоночных участвует в формировании поведенческого синдрома проактивности (Sih et al., 2004). Известно плейотропное действие меланокортина на поведение позвоночных в дикой природе: более темные особи в среднем более агрессивны и активны, чем их светлые конспецифики (Ducrest et al., 2008). Важную роль в формировании континуума проактивных – реактивных особей играет гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система (ГГНС; Koolhaas et al., 1999; Øverli et al., 2007; Careau et al., 2008): посредством ГГНС модулируется связь между метаболическим градиентом и персональностью (Careau et al., 2008). Кроме того, действие гормонов на ранних этапах онтогенеза может канализировать формирование взрослого поведения, снижая поведенческую пластичность (Ketterson, Nolan, 1999; Sih et al., 2004).

Наконец, обширный ряд работ показал связи персональности и **иммунитета**, а также уязвимость особи к различным заболеваниям в целом (см. обзоры Cavigelli, 2005; Koolhaas, 2008; Kortet et al., 2010). Эти взаимосвязи сложны и неоднозначны, регулируются действием внешней среды, но, в целом, их существование сегодня не вызывает сомнений.

Все эти работы, показывающие взаимосвязи поведенческих и физиологических характеристик животных, постепенно формировали представления о существовании внутривидовых синдромов более высокого порядка, чем поведенческие синдромы, когда в популяции существуют континуумы особей (возможно, многомерные), имеющих устойчивые различия по целому ряду самых разнообразных характеристик.

В последние десятилетия ряд исследователей начали поиск адаптивных объяснений персональностей. Интуитивно кажется, что отбор не должен поддерживать устойчивые поведенческие фенотипы, а должен благоприятствовать поведенческой пластичности и расширять норму реакции, что позволило бы приспособиться к меняющимся условиям среды (Sih et al., 2004); кроме того, не всегда полезны жесткие корреляции между функционально различными формами поведения. Вольф с соавторами (Wolf et al., 2007) одни из первых сделали попытку связать эволюцию персональностей с эволюцией жизненных циклов. Они увязали склонность к рискованному поведению с ожидаемым будущим репродуктивным успехом и трейд-оффом между настоящим и будущим размножением. Согласно их предположению, особи, которые делают выбор в пользу будущего размножения (т.е. те, у кого велик остаточный репродуктивный потенциал, residual reproductive value), меньше склонны к рискованному поведению, чем те, кто вкладывает в размножение здесь и сейчас и не рассчитывает на высокую продолжительность жизни (Wolf et al., 2007; Dingemanse, Wolf, 2010). Таким образом, появились первые представления о том, что трейд-оффы в жизненном цикле определяют эволюцию персональностей (Wolf et al., 2007; Cote et al., 2008).

Третий этап синтеза: концепция синдрома темпа жизни

Итак, в первых годах XXI столетия в экологии существовала концепция континуума быстрой/медленной жизни (slow-fast life-history continuum), а в исследованиях поведения животных – молодая, но быстро развивающаяся концепция персональности. Первая из этих концепций существовала почти исключительно на межвидовом уровне, и эти концепции мало соприкасались друг с другом, возможно по причине своего происхождения из разных областей знаний.

Наконец, в 2010 г. вышла ключевая работа Реаля с соавторами (Réale et al., 2010), в которой авторы объединили небольшие, одиночные мостики между концепциями (например, Smith, Blumstein 2008) в фундаментальный мост. Они прямо указывают на два обстоятельства: 1) несмотря на очевидные взаимосвязи между поведением, физиологией и характеристиками жизненного цикла, поведение почти не рассматривается в числе переменных, формирующих континуум быстрой/медленной жизни; 2) этот континуум рассматривается в масштабе межвидовых и межпопуляционных различий, но вполне возможно применить эти представления при исследовании межиндивидуальных различий в пределах популяции. Таким образом, авторы впервые связали воедино вариабельность характеристик жизненного цикла, особенностей физиологии и различия персональностей особей и рассмотрели эти взаимосвязи не только на межвидовом и межпопуляционном, но и на внутрипопуляционном уровнях, сформировав таким образом расширенную **концепцию синдрома темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS).**

Строго говоря, термин “pace-of-life” впервые был применен в работах Викельски с соавторами (Wikelski et al., 2003), которые расширили классическую концепцию континуума быстрой/медленной жизни, включив в нее физиологические показатели. Реаль с соавторами (Réale et al., 2010) назвали свою идею “расширенной” концепцией POLS. Однако, поскольку сегодня концепция POLS необратимо включила в себя поведенческую составляющую и внутривидовой анализ, можно из названия концепции слово “расширенная” убрать.

Согласно концепции POLS скорость метаболизма и скорость жизненного цикла связаны прямой двусторонней связью на внутри- и межвидовом уровнях. Метаболизм выступает в роли фундаментального детерминанта жизненного цикла (Katz, Naug, 2020). Одна из гипотез, связывающих продолжительность жизни и метаболизм, – гипотеза синтеза активных форм кислорода как побочных продуктов обмена веществ: чем интенсивнее обмен, тем сильнее окислительное повреждение тканей и тем короче продолжительность жизни, т.е. выше скорость жизни (Finkel, Holbrook, 2000). В то же время, скорости метаболизма и жизненного цикла связаны с персональностью. Наиболее изучена связь со шкалой проактивных – реактивных особей: чем выше агрессивность, смелость, скорость исследования, активность, тем выше скорость жизни и скорость метаболизма (Réale et al., 2010). Это, например, хорошо показано на примере агрессивных и неагрессивных пород собак, у которых соответствующим образом различаются и скорость метаболизма, и продолжительность жизни (Careau et al., 2010). Вместе с тем поведенческие синдромы связаны с параметрами жизненного цикла через смертность, которая тесно коррелирует с уровнем рискованного поведения: в частности, высокая активность и смелость повышают риск гибели от хищников (см. обзор Moiron et al., 2020).

Корреляции, образующие синдром темпа жизни, связывают между собой десятки переменных, характеризующих особенности жизненного цикла, поведения и физиологии животных, причем взаимодействия зачастую двусторонние, с обратными связями (Sih et al., 2015). Реаль с соавторами (Réale et al., 2010) насчитывают как минимум 16 переменных, изменяющихся на протяжении континуума темпа жизни. В частности, согласно этим авторам, между особями, популяциями и видами от медленного темпа жизни к быстрому меняются следующие характеристики:

1) Параметры жизненного цикла: продолжительность жизни (высокая–низкая), сроки созревания (позднее–раннее размножение), скорость роста (низкая–высокая).

2) Поведенческие характеристики: уровень родительской заботы (высокий–низкий), филопатричность (филопатрия–расселение), агрессивность (низкая–высокая), смелость (робкие–смелые), скорость исследования (медленное, тщательное исследование – быстрое, поверхностное), активность (низкая–высокая), социабельность (высокая–низкая).

3) Физиологические характеристики: реактивность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (высокая–низкая), реактивность симпатической системы (низкая–высокая), реактивность парасимпатической системы (низкая – высокая), скорость метаболизма (низкая–высокая), чувствительность к оксидативному стрессу (низкая–высокая), уровень иммунного ответа (высокий–низкий).

Для некоторых из этих взаимосвязей изучены механизмы формирования и поддержания (см. например, обзор Sih et al., 2015). Так, высокий уровень активности и агрессивности требует больших расходов энергии и больших объемов метаболически активных органов и, соответственно, определяет высокий уровень базального метаболизма (Careau et al., 2008; Houston, 2010; Biro, Stamps, 2010; Burton et al., 2011). Однако на сегодня многие взаимосвязи изучены очень слабо.

И это лишь каркас из основных переменных, существенно упрощающий реальность; в действительности эту модель можно расширить, причем не только за счет универсальных показателей, но и при помощи анализа характеристик, специфичных для определенных групп животных, таких, например, как продолжительность зимней спячки у зимоспящих млекопитающих. В частности, известно, что чем длиннее спячка, тем медленнее жизнь при сравнении большинства разных видов сурков и сусликов (Armitage, 1981; Васильева и др., 2009).

Ряд последующих работ последовательно расширяет список известных корреляций, образующих синдром темпа жизни, и разнообразие выявленных на сегодня взаимосвязей можно назвать удивительным. Например, была показана связь темпа жизни и уровня локомоторных навыков у ящериц (*Zootoca vivipara*) (Galliard et al., 2013). У полевого сверчка (*Gryllus integer*) была обнаружена положительная связь между смелостью и способностью к инкапсуляции инородного тела (Niemelä et al., 2013). Были обнаружены связи между темпом жизни и цирканными ритмами у жуков (Matsimura et al., 2019). Оказалось, что высота над уровнем моря определяет персональность и темп жизни у пищух (Qu et al., 2019). Установлено, что с быстрым темпом жизни ассоциирована более короткая длина теломеров, по сравнению с медленным (Giraudeau et al., 2019). Разумеется, это лишь единичные примеры, иллюстрирующие богатство затрагиваемых проблематик.

Современное развитие концепции темпа жизни: критика, перспективы

Реаль с соавторами (Réale et al., 2010) в своей основополагающей работе многократно подчеркивает, что не следует пытаться упростить сложную реальность и уложить многомерную, динамичную сеть взаимодействий в жесткие корреляции.

Синдром темпа жизни у разных организмов может иметь неодинаковую архитектуру: в блоки

могут объединяться разные характеристики, и даже в нескольких популяциях одного вида корреляции между переменными могут иметь противоположные знаки (Garamszegi et al., 2012). Эти различия могут определяться экологическими факторами: например, корреляции между агрессивностью, активностью и скоростью исследования присутствовали только в тех популяциях трехиглой колюшки, где действовал пресс хищников (Dingemanse et al., 2007). Факторы среды, в том числе сезонные, могут оказывать сильное влияние на иммунитет и, соответственно, могут модулировать целый комплекс взаимосвязей (Tieleman, 2018).

Классическая причина, по которой, наоборот, маскируются ожидаемые трейд-оффы между жизненными процессами и не обнаруживаются предсказываемые корреляции и синдромы, – большие различия в объеме ресурсов между особями, когда индивидуум, у которого в распоряжении ресурсов много, может сделать большой вклад сразу в несколько процессов (Noordwijk, de Jong, 1986). Поскольку концепция синдрома темпа жизни опирается на предположение о существовании трейд-оффа между настоящим и будущим размножением, бессмысленно ожидать в популяции выраженный синдром темпа жизни, если компромиссы в жизненном цикле замаскированы (Dammhahn et al., 2018). Кроме того, изменения силы и направления взаимосвязей между переменными могут происходить по мере роста и развития живых существ, о чем на сегодня известно недостаточно (Réale et al., 2010; Kralj-Fišer, Schuett, 2014).

Отдельное направление исследований посвящено механизмам возникновения и устойчивого сосуществования в популяции нескольких поведенческих фенотипов с разными темпами жизни. Во-первых, различные фенотипы могут формироваться под действием тех или иных форм балансирующего отбора (Penke et al., 2007). В частности, особую роль в поддержании изменчивости особей вдоль континуума темпа жизни играют характер распределения ресурсов и неоднородность среды. В разных условиях преимущество получают разные фенотипы, поэтому в гетерогенной среде балансирующий отбор поддерживает разнообразие жизненных стратегий и связанных с ними персональностей (Penke et al., 2007; Réale et al., 2010). Отдельно здесь следует упомянуть флуктуирующий плотностно-зависимый отбор, действие которого проявляется, в частности, при существенных колебаниях численности популяции. В условиях изменчивости плотности популяции во времени и пространстве особи, находящиеся на противоположных концах оси быстрой–медленной жизни, получают преимущества при разных значениях плотности (например, существуют данные, что “медленные” особи более успешны при высокой плотности, чем “быстрые”, и наоборот). Таким образом, плотностно-зависимый отбор поддерживает равновесие между разными фенотипами (Wolf, McNamara, 2012; Wright et al., 2019).

Другая форма балансирующего отбора, обусловливающая многообразие поведенческих фенотипов, – отрицательный частотно-зависимый отбор (Wolf, McNamara, 2012). В этом случае та или иная комбинация признаков поддерживается отбором только при низкой частоте этой комбинации в популяции, и приспособленность особей с этой комбинацией высока до тех пор, пока эти особи редки. С ростом частоты приспособленность падает, что создает равновесие между разными фенотипами; эти процессы хорошо моделируются с помощью теории игр (например, общеизвестная модель “Ястреб–Голубь” и другие подобные модели; Maynard Smith, 1982; Hammerstein, Selten, 1994).

Помимо генетической изменчивости, разнообразие персональностей и жизненных стратегий определяется фенотипической пластичностью (Wright et al., 2019). Отдельно здесь следует отметить представления о хеджировании рисков (bet-hedging; Starrfelt, Kokko, 2012). Хеджирование рисков охватывает многообразие фенотипических стратегий, цель которых – снизить изменчивость приспособленности между особями и максимизировать не арифметическое, а геометрическое среднее приспособленности в условиях гетерогенности среды (Wright et al., 2019); другими словами, стратегия хеджирования рисков страхует особь от “полного краха” – нулевого репродуктивного успеха. Например, при этой стратегии особь производит потомков с разными качествами (“быстрых” и “медленных”, агрессивных и неагрессивных) так, чтобы при непредсказуемых изменениях внешних условий хотя бы какие-то из потомков смогли достичь высокого репродуктивного успеха. Изучение эволюции сложных, многоуровневых комплексов переменных, которые составляют синдром темпа жизни, – непростая задача, поскольку изменчивость по одному признаку может определять вариабельность нескольких других переменных. Несмотря на солидное число работ по эволюции жизненных стратегий, изучение синдрома темпа жизни с точки зрения эволюционной биологии – очень молодое направление, богатое новыми исследовательскими задачами, такими как, например, создание моделей высокого порядка, комбинирующих действие частотно-зависимого и плотностно-зависимого отборов.

В 2018 г. в журнале “Behavioral Ecology and Sociobiology” выходила специальная подборка статей, посвященная современному развитию концепции POLS (см. вступительная статья

Dammhahn et al., 2018). Значительная часть этих работ – фундаментальные обзоры. В одной из работ проверяются универсальность и общая значимость взаимосвязей, предсказанных концепцией синдрома темпа жизни (Royaute et al., 2018): в результате метаанализа создается впечатление, что концепция получает низкую поддержку со стороны эмпирических исследований. Однако из этого нельзя сделать выводы о несостоятельности концепции: авторы обзора указывают, что при постановке исследований не всегда учитывались факторы, маскирующие взаимосвязи (в первую очередь, экологические); недостаточно тщательно проверялись допущения моделей; выборки могли быть недостаточны по объему (Montiglio et al., 2018; Royaute et al., 2018).

Кроме того, обзор моделей происхождения и эволюции синдрома темпа жизни демонстрирует дефицит формальных моделей и теоретических работ, описывающих обсуждаемые взаимосвязей (Mathot, Frankenhuis, 2018). Соответственно, не вполне развитая теоретическая база не позволяет полноценно протестировать эмпирически все положения гипотезы POLS.

Несколько работ посвящены полоспецифичным особенностям синдрома темпа жизни. Удивительно, но до последнего времени в исследованиях POLS практически игнорировалось то очевидное обстоятельство (но см. Budaev, 1999), что самцы и самки имеют значимые различия практически по всем параметрам, задействованным в POLS, и, как следствие, различные оптимумы в градиенте быстрой – медленной жизни (Hämäläinen et al., 2018). Работы, вошедшие в подборку 2018 г., – буквально одни из первых работ, в которых проведен анализ накопленных фактов по формированию различий в темпе жизни у самцов и самок с точки зрения метаболизма, гормонов, генетики, социальных взаимоотношений (Hämäläinen et al., 2018; Immonen et al., 2018; Tarka et al., 2018). Имеющиеся данные свидетельствуют о склонности самцов (особенно у полигинных видов) к более быстрой жизни, но это лишь первые исследования в данном направлении.

Кроме того, подчеркивается острая потребность в одном простом и универсальном показателе скорости жизни, которым можно было бы измерять темп жизни у разных видов и использовать его в сравнительных исследованиях (Dammhahn et al., 2018). До сих пор подобного общепринятого показателя не разработано.

Проведенный анализ позволяет определить несколько малоизученных направлений исследований POLS – “белых пятен”, которые предстоит заполнить. Так, очень мало известно об изменениях синдрома темпа жизни в онтогенезе, и особенно многообещающими здесь могут быть исследования видов со сложными жизненными циклами, в том числе с метаморфозом (Kralj-Fišer, Schuett, 2014). На сегодня этим вопросам посвящены буквально единичные работы (и они касаются различий в персональностях, а не в темпе жизни в целом; например, Wilson, Krause, 2012), при этом анализ подобных закономерностей может существенно улучшить понимание эволюции жизненных циклов. Скажем, кто знает, как персональность и темп жизни связаны с вероятностью неотении? Как регулируется перестройка темпа жизни в случаях, когда образ жизни, экологическая ниша, среда на разных стадиях радикально меняются, как у стрекозы?

Есть данные о том, как синдром темпа жизни модулирует вероятность заражения паразитами и другими заболеваниями (например, Boyer et al., 2010; Kortet et al., 2010). Но почти ничего неизвестно о персональностях и различиях в темпе жизни у самих паразитов (Kralj-Fišer, Schuett, 2014). Что можно сказать о темпе жизни клещей, блох и взаимосвязях этих синдромов не только с успехом питания на хозяине, но и с вероятностью передачи инфекций?

Отдельно следует отметить прикладную значимость исследований POLS. Присутствие в популяции разных поведенческих фенотипов, для которых вероятности быть отловленными в ловушки, собранными, а также вероятности оказаться в фокусе наблюдений могут различаться в разы, при проведении любых природных исследований создает методологические проблемы, о которых ранее практически никто не задумывался (Réale et al., 2010). Эти фенотипические различия прочно завязаны на различиях в жизненных циклах, физиологии, заболеваемости, что является отягчающим обстоятельством: возможно, часть популяций систематически выпадает из поля зрения в полевых исследованиях, и эта часть может очень сильно отличаться от той, что оказывается в наших руках.

Эти же закономерности имеют значения при охоте и рыбной ловле, когда систематически изымается часть популяции, это изъятие неслучайно и, по сути, является направленным искусственным отбором. То же можно сказать и о борьбе с видами-вредителями при помощи ядов: в результате этих воздействий могут отбираться особи с определенным комплексом признаков (Morales et al., 2013; Kralj-Fišer, Schuett, 2014).

Особенности персональностей и темпа жизни являются ключевыми характеристиками инвазивных видов: известно, что способность к инвазиям тесно связана с поведенческими синдромами (Réale et al., 2010). Склонность к синантропной жизни наверняка имеет объяснение с позиций синдрома темпа жизни; есть данные, позволяющие предположить различную чувствительность к загрязнениям, изменениям климата, фрагмен-

тации местообитаний и другим антропогенным воздействиям у особей, популяций и видов с разным темпом жизни (Réale et al., 2010; Debecker et al., 2016).

Возможно, исследования континуума темпа жизни у разных групп животных и роли фенотипической пластичности в его формировании могут способствовать пониманию механизмов старения. Нельзя исключить, что эти знания могли бы в будущем открыть для человечества перспективы контроля над этими процессами.

Наконец, исследования синдрома темпа жизни требуют долговременных индивидуально-ориентированных наблюдений за животными в природе, анализа широкого спектра переменных с учетом взаимосвязей между ними. Причем такие работы следует проводить на больших выборках (от 100 особей), поскольку в столь сложных аналитических моделях действия одних факторов могут маскироваться другими (Garamszegi et al., 2012). Из-за трудоемкости планирования и проведения подобных исследований для многих групп животных, как отдельных видов, так и целых систематических категорий, в этом отношении не существует почти никаких данных, что затрудняет сравнительный анализ.

Таким образом, несмотря на тысячи работ, опубликованных в течение последнего десятилетия, перспективы развития концепции синдрома темпа жизни, можно сказать, потрясают воображение. В данном обзоре довольно поверхностно затронуты лишь основные направления работ в этой области, очень многие темы остались за кадром. Сегодня эта концепция – поистине благодатная основа для огромного многообразия исследований, в том числе совершенно новаторских. С учетом современных методов исследования генетики и физиологии, а также анализа сложных, многомерных, объемных данных открываются безграничные перспективы для познания нового в экологии, эволюционной биологии и других областях знаний.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признательна А.В. Чабовскому за обсуждение будущей статьи и замечания по тексту.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-14-50232.

Acknowledgements: The reported study was funded by RFBR, project number 19-14-50232.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будаев С.В., Михеев В.Н., Павлов Д.С., 2015. Индивидуальные различия поведения и механизмы экологической дифференциации на примере рыб // Журнал общей биологии. Т. 76. № 1. С. 26–47.

Васильева Н.А., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2009. Крупный размер тела и короткий период наземной активности не препятствуют быстрому росту желтого суслика (*Spermophilus fulvus*) // Зоологический журнал. Т. 88. № 3. С. 339–343.

Мошкин М.П., Шилова С.А., 2008. Разнокачественность особей как механизм поддержания стабильности популяционных структур // Успехи современной биологии. Т. 128. № 3. С. 307–320.

Павлов И.П., 1954. О типах высшей нервной деятельности и экспериментальных неврозах. М.: Медгиз. 192 с.

Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 399 с.

Трут Л.Н., Гербек Ю.Э., Харламова А.В., Гулевич Р.Г., Кукекова А.В., 2014. Доместицируемые лисицы: молекулярно-генетические механизмы, вовлекаемые в отбор по поведению // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 17. № 2. С. 226–233.

Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 263 с.

Adriaenssens B., Johnsson J.I., 2009. Personality and life-history productivity: consistent or variable associations? // Trends in Ecology and Evolution. V. 24. P. 179–180.

Armitage K.B., 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels // Oecologia. V. 48. P. 36–49.

Belyaev D.K., Plyusnina I.Z., Trut L.N., 1985. Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm): Changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization // Applied Animal Behaviour Science V. 13. P. 359–370.

Bennett A.F., 1987. Interindividual variability: an underutilized resource // New directions in ecological physiology. V. 19. P. 147–169.

Bielby J., Mace G.M., Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Gittleman J.L., et al., 2007. The fast-slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation // American Naturalist. V. 169. P. 748–757.

Biro P.A., Stamps J.A., 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? // Trends in Ecology and Evolution. V. 23. P. 361–368.

Biro P.A., Stamps J.A., 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? // Trends in Ecology and Evolution. V. 25. P. 653–659.

Braithwaite R.W., Lee A.K., 1979. A mammalian example of semelparity // American Naturalist. V. 113. № 1. P. 151–155.

Bouchard T.J., Loehlin J.C., 2001. Genes, evolution, and personality // Behavior genetics. V. 31. № 3. P. 243–273.

Boyer N., Réale D., Marmet J., Pisanu B., Chapuis J.L., 2010. Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus* // Journal of Animal Ecology. V. 79. № 3. P. 538–547.

Budaev S.V., 1999. Sex differences in the Big Five personality factors: Testing an evolutionary hypothesis // Personality and individual differences. V. 26. P. 801–813.

Budaev S., Zworykin D., 2002. Individuality in fish behavior: Ecology and comparative psychology // Journal of Ichthyology. V. 42 (Supple). P. S189–S195.

Burton T., Killen S.S., Armstrong J.D., Metcalfe N.B., 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 278. P. 3465–3473.

Careau V., Réale D., Humphries M.M., Thomas D.W., 2010. The pace of life under artificial selection: personality, energy expenditure, and longevity are correlated in domestic dogs // American Naturalist. V. 175. № 6. P. 753–758.

Careau V., Thomas D., Humphries M.M., Réale D., 2008. Energy metabolism and animal personality // Oikos. V. 117. P. 641–653.

Cavigelli S.A., 2005. Animal personality and health // Behaviour. V. 142. № 9-10. P. 1223–1244.

Crespi B.J., Teo R., 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes // Evolution. V. 56. № 5. P. 1008–1020.

Cole L.C., 1954. The population consequences of life history phenomena // The Quarterly review of biology. V. 29. № 2. P. 103–137.

Cote J., Dreiss A., Clobert J., 2008. Social personality trait and fitness // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 275. P. 2851–2858.

Dammhahn M., Dingemanse N.J., Niemelä P.T., Réale D., 2018. Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 62. https://doi.org/10.1007/s00265-018-2473-y

Dani K.G., Kodandaramaiah U., 2017. Plant and animal reproductive strategies: lessons from offspring size and number tradeoffs // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 5. Article 38. https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00038

Debecker S., Sanmartín-Villar I., de Guinea-Luengo M., Cordero-Rivera A., Stoks R., 2016. Integrating the pace-of-life syndrome across species, sexes and individuals: covariation of life history and personality under pesticide exposure // Journal of Animal Ecology. V. 85. № 3. P. 726–738.

Dingemanse N.J., Kazem A.J., Réale D., Wright J., 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity // Trends in Ecology and Evolution. V. 25. P. 81–89.

Dingemanse N.J., Wolf M., 2010. Recent models for adaptive personality differences: a review. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 365. P. 3947–3958.

Dingemanse N.J., Wright J., Kazem A.J., Thomas D.K., Hickling R., Dawnay N., 2007. Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback // Journal of Animal Ecology. V. 76. P. 1128–1138.

Dobson F.S., Oli M.K., 2007. Fast and slow life histories of mammals // Ecoscience. V. 14. P. 292–299.

Dochtermann N.A., Schwab T., Sih A., 2015. The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 282. P. 2014–2201.

Ducrest A.L., Keller L., Roulin A., 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes // Trends in Ecology and Evolution. V. 23. № 9. P. 502–510.

Finkel T., Holbrook N.J., 2000. Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing // Nature. V. 408. № 6809. P. 239–247.

Franco M., Silvertown J., 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 351. № 1345. P. 1341–1348.

Gadgil M., Bossert W. H., 1970. Life historical consequences of natural selection. American Naturalist. V. 104. № 935. P. 1–24.

Gaillard J.M., Pontier D., Allaine D., Lebreton J.D., Trouvilliez J., Clobert J., 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals // Oikos. V. 56. P. 59–76.

Galliard J.F., Paquet M., Cisel M., Montes-Poloni L., 2013. Personality and the pace-of-life syndrome: variation and selection on exploration, metabolism and locomotor performances // Functional Ecology. V. 27. P. 136–144.

Garamszegi L.Z., Marko G., Herczeg G., 2012. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables // Evolutionary Ecology. V. 26. P. 1213–1235.

Giraudeau M., Angelier F., Sepp T., 2019. Do telomeres influence pace-of-life-strategies in response to environmental conditions over a lifetime and between generations? // BioEssays. V. 41. № 3. 1800162.

Gosling S.D., 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? // Psychological bulletin. V. 127. P. 45–86.

Groothuis T.G.G., Carere C., 2005. Avian personalities: characterization and epigenesist // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. V. 29. P. 137–150.

Hämäläinen A., Immonen E., Tarka M., Schuett W., 2018. Evolution of sex-specific pace-of-life syndromes: causes and consequences // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 50. https://doi.org/10.1007/s00265-018-2466-x

Hammerstein P., Selten R., 1994. Game theory and evolutionary biology // Handbook of game theory. V. 2. P. 929–993.

Harvey P.H., Zammuto R.M., 1985. Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals // Nature. V. 315. № 6017. P. 319–320.

Hensley N.M., Cook T.C., Lang M., Petelle M.B., Blumstein D.T., 2012. Personality and habitat segregation in giant sea anemones (*Condylactis gigantea*) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 426. P. 1–4.

Houston A.I., 2010. Evolutionary models of metabolism, behaviour and personality // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 365. P. 3969–3975.

Huntingford F.A., 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behaviour. V. 24. № 2. P. 245–260.

Immonen E., Hämäläinen A., Schuett W., Tarka M., 2018. Evolution of sex-specific pace-of-life syndromes: genetic architecture and physiological mechanisms // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 60. https://doi.org/10.1007/s00265-018-2462-1

Katz K., Naug D., 2020. A mechanistic model of how metabolic rate can interact with resource environment to influence foraging success and lifespan // Ecological Modelling. V. 416. P. 108899.

Ketterson E.D., Nolan J.V., 1999. Adaptation, exaptation, and constraint: a hormonal perspective // American Naturalist. V. 154. № S1. P. S4–S25.

Koolhaas J.M., 2008. Coping style and immunity in animals: making sense of individual variation // Brain, behavior, and immunity. V. 22. № 5. P. 662–667.

Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Vegt B.J., Van Reenen C.G., et al., 1999. Coping style in animals: current status in behavior and stress-physiology // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. V. 23. P. 925–935.

Kortet R., Hedrick A.V., Vainikka A., 2010. Parasitism, predation and the evolution of animal personalities // Ecology letters. V. 13. № 12. P. 1449–1458.

Kralj-Fišer S., Schuett W., 2014. Studying personality variation in invertebrates: why bother? // Animal Behaiour. V. 91. P. 41–52.

Lack D., 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon Press. London. 343 p.

Lande R., Arnold S.J., 1983. The measurement of selection on correlated characters // Evolution. V. 37. P. 1210–1226.

MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. The theory of island biogeography. Monographs in Population Biology I. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 224 p.

Massen J.J., Antonides A., Arnold A.M.K., Bionda T., Koski S.E., 2013. A behavioral view on chimpanzee personality: Exploration tendency, persistence, boldness, and tool-orientation measured with group experiments // American Journal of Primatology. V. 75. № 9. P. 947–958.

Mather J.A., Anderson R.C., 1993. Personalities of octopuses (*Octopus rubescens*) // Journal of Comparative Psychology. V. 107. № 3. P. 336–340.

Mathot K.J., Frankenhuis W.E., 2018. Models of pace-of-life syndromes (POLS): a systematic review // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 41. https://doi.org/10.1007/s00265-018-2459-9

Matsumura K., Ito R., Miyatake T., 2019. Pace-of-life: Relationships among locomotor activity, life history, and circadian rhythm in the assassin bug, *Amphibolus venator* // Ethology. V. 125. № 3. P. 127–132.

Maynard Smith J., 1982. Evolution and the theory of games. Cambridge: Cambridge University Press. 224 p.

Moiron M., Laskowski K.L., Niemelä P.T., 2020. Individual differences in behaviour explain variation in survival: a meta-analysis // Ecology Letters. V. 23. № 2. P. 399–408.

Montiglio P.O., Dammhahn M., Messier G.D., Réale D., 2018. The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 116. https://doi.org/10.1007/s00265-018-2526-2

Morales J.A., Cardoso D.G., Della Lucia T.M.C., Guedes R.N.C., 2013. Weevil x insecticide: does 'personality'matter? // PLoS One. V. 8. № 6. e67283 https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067283

Niemelä P.T., DiRienzo N., Hedrick A.V., 2012. Predator-induced changes in the boldness of naïve field crickets, *Gryllus integer*, depends on behavioural type // Animal Behaviour. V. 84. № 1. P. 129–135.

Niemelä P.T., Dingemanse N.J., Alioravainen N., Vainikka A., Kortet R., 2013. Personality pace-of-life hypothesis: testing genetic associations among personality and life history // Behavioral Ecology. V. 24. P. 935–941.

van Noordwijk A.J., de Jong G., 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics // American Naturalist. V. 128. № 1. P. 137–142.

Oli M.K., 2004. The fast-slow continuum and mammalian life history patterns: an empirical evaluation // Basic and Applied Ecology. V. 5. P. 449–463.

Øverli Ø., Sørensen C., Pulman K.G.T., Pottinger T.G., Korzan W., et al., 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. V. 31. P. 396–412.

Penke L., Denissen J.J., Miller G.F., 2007. The evolutionary genetics of personality // European Journal of Personality: Published for the European Association of Personality Psychology. V. 21. P. 549–587.

Pianka E.R., 1970. On r- and K-selection // American Naturalist. V. 104. P. 592–597.

Promislow D.E.L., Harvey P.H., 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals // Journal of Zoology. V. 220. P. 417–437.

Qu J., Réale D., Fletcher Q.E., Zhang Y., 2019. Among-population divergence in personality is linked to altitude in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) // Frontiers in Zoology. V. 16. Article 26. https://doi.org/10.1186/s12983-019-0329-6

Réale D., Garant D., Humphries M.M., Bergeron P., Careau V., Montiglio P.O., 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 365. P. 4051–4063.

Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T., Dingemanse N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution // Biological Reviews. V. 82. P. 291–318.

Reznick D., 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence // Oikos. V. 44. № 2. P. 257–267.

Reznick D., Bryant M.J., Bashey F., 2002. r- and K selection revisited: the role of population regulation in life history evolution // Ecology. V. 83. P. 1509–1520.

Riechert S.E., Hedrick A.V., 1993. A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae) // Animal Behaviour. V. 46. № 4. P. 669–675.

Ricklefs R.E., Wikelski M., 2002. The physiology/life-history nexus // Trends in Ecology and Evolution. V. 17. P. 462–468.

Roff D.A., 2002. The Evolution of Life Histories. New York: Chapman and Hall. 527 p.

Royauté R., Berdal M.A., Garrison C.R., Dochtermann N.A., 2018. Paceless life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 64. https://doi.org/10.1007/s00265-018-2472-z

Sæther B.E., Bakke Ø., 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate // Ecology. V. 81. P. 642–653.

Sih A., Bell A.M., Johnson J.C., Ziemba R.E., 2004. Behavioral syndromes: an integrative overview // The quarterly review of biology. V. 79. P. 241–277.

Sih A., Mathot K.J., Moirón M., Montiglio P.-O., Wolf M., Dingemanse N.J., 2015. Animal personality and state–behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists // Trends in Ecology and Evolution. V. 30. P. 50–60.

Sinervo B., Svensson E., 2002. Correlational selection and the evolution of genomic architecture // Heredity. V. 89. P. 329–338.

Smith B.R., Blumstein D.L., 2008. Fitness consequences of personality: a metaanalysis // Behavioral Ecology. V. 19. P. 448–455.

Stamps J.A., 2007. Growth-mortality tradeoffs and personality traits in animals // Ecological Letters. V. 10. P. 355–363.

Starrfelt J., Kokko H., 2012. Bet-hedging – a triple trade-off between means, variances and correlations // Biological Reviews. V. 87. P. 742–755.

Stearns S.C., 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Annual review of ecology and systematics. V. 8. № 1. P. 145–171.

Stearns S.C., 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals // Oikos. V. 41. № 2. P. 173–187.

Stearns S.C., 1989. Trade-offs in life-history evolution // Functional ecology. V. 3. P. 259–268.

Stearns S.C., 1992. The evolution of life histories. New York: Oxford University Press. 249 p.

Tarka M., Guenther A., Niemelä P.T., Nakagawa S., Noble D.W., 2018. Sex differences in life history, behavior, and physiology along a slow-fast continuum: a meta-analysis // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 132. https://doi.org/10.1007/s00265-018-2534-2

Tieleman B.I., 2018. Understanding immune function as a pace of life trait requires environmental context // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 72. Article 55. https://doi.org/10.1007/s00265-018-2464-z

Trut L.N., 1999. Early canid domestication: the farm-fox experiment: foxes bred for tamability in a 40-year experiment exhibit remarkable transformations that suggest an interplay between behavioral genetics and development // American Scientist. V. 87. № 2. P. 160–169.

Vonk J., Weiss A., Kuczaj S.A. (Eds), 2017. Personality in nonhuman animals. Berlin, Germany: Springer International Publishing. 326 p.

Wikelski M., Ricklefs R.E., 2001. The physiology of life histories // Trends in Ecology and Evolution. V. 16. P. 479–481.

Wikelski M., Spinney L., Schelsky W., Scheuerlein A., Gwinner E., 2003. Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 270. P. 2383–2388.

Williams G.C., 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence // Evolution. V. 11. P. 398–411.

Williams G.C., 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle // American Naturalist. V. 100. P. 687–690.

Wilson A.D., Krause J., 2012. Personality and metamorphosis: is behavioral variation consistent across ontogenetic niche shifts? // Behavioral Ecology. V. 23. № 6. P. 1316–1323.

Wilson D.S., Clark A.B., Coleman K., Dearstyne T., 1994. Shyness and boldness in humans and other animals // Trends in Ecology and Evolution. V. 9. P. 442–446.

Wolf M., van Doorn G.S., Leimar O., Weissing F.J., 2007. Life-history tradeoffs favour the evolution of animal personalitie // Nature. V. 447. P. 581– 584.

Wolf M., McNamara J.M., 2012. On the evolution of personalities via frequency-dependent selection // American Naturalist. V. 178. P. 679–692.

Wright J., Bolstad G.H., Araya-Ajoy Y.G., Dingemanse N.J., 2019. Life-history evolution under fluctuating density-dependent selection and the adaptive alignment of pace-of-life syndromes // Biological Reviews. V. 94. P. 230–247.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Краткий словарь терминов

Behavioral carryover – поведенческий перенос, использование неадекватного для данного контекста поведения вследствие низкой поведенческой пластичности.

Boldness – shyness scale – шкала смелости – робости, определяет реакцию на знакомую потенциально опасную ситуацию.

Exploration (slow and thorough – fast and superficial) – паттерн исследования нового; медленное, но тщательное исследование противопоставляется быстрому, но поверхностному.

Life-history trade-offs – компромиссы (трейд-оффы) – отрицательные взаимосвязи между жизненными функциями, возникающие в условиях ограниченных ресурсов.

Life-history traits – характеристики жизненного цикла.

Pace-of-life syndrome (POLS) – синдром темпа жизни; концепция, связывающая континуум быстрой/медленной жизни, физиологию и персональность на внутривидовом и межвидовом уровнях.

Personality – персональность, устойчивый поведенческий фенотип у животных, персональности складываются из нескольких скоррелированных характеристик и варьируют в пределах поло-возрастных когорт.

Proactive – reactive continuum – шкала от **проактивных** (агрессивных, активных, смелых, быстрых исследователей – синдром проактивности) особей к **реактивным** (неагрессивным, малоактивным, робким, исследующим тщательно).

Slow-fast life-history continuum – **континуум быстрой/медленной жизни** видов; концепция, связывающая характеристики жизненных циклов (продолжительность жизни, продуктивность, скорость созревания) с физиологическими особенностями видов.

Sociability – **социабельность** (общительность). Стремление вступать в социальные контакты с конспецификами.

PACE-OF-LIFE SYNDROME (POLS): EVOLUTION OF THE THEORY

N. A. Vasilieva*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia
**e-mail: ninavasilieva@gmail.com*

The pace-of-life syndrome hypothesis (POLS) is a recent, but very influential concept in life-history theory. Due to the extreme progress in research in POLS over the last decade, a review of the origin and development of this concept is topical. The roots of the POLS hypothesis go back to the r-K selection theory of MacArthur and Wilson, the first idea of predictable correlations among life-history traits. Following the r-K selection theory, the idea of a fast-slow life-history continuum appeared in ecology, suggesting that life-history traits covaried and formed axes from fast to slow life histories. Species physiology was soon incorporated into fast-slow continuum theory. Thus, animal species were supposed to vary from fast species with an early development and maturation, a high rate of metabolism, a high mortality and a short lifespan, to slow species with a late development, a low metabolic rate, and a long lifespan. The theory was well supported by empirical studies in various animal species. In parallel, the concept of personality emerged in behavioral studies. The concept suggested consistent and predictable between-individual variations in behavioral phenotypes formed by syndromes of various correlated behavioral traits. More recently, the concepts of personality and fast-slow life-history continuum formed a joint and more complex POLS idea of a multivariate adaptive integration of behavior, life history and physiology among individuals within and between species. The POLS concept suggests that various traits form a continuum from aggressive, bold, active explorers with fast life histories to shy, non-agressive individuals with low exploration outfits and a slow life. The predictions have been tested in numerous studies, and empirical data have extended the basic idea of pace-of-life: the relationships appeared to be more complex and multidimensional. The POLS hypothesis presently includes covariations among life-history, behavior, immunity, hormones and metabolic rates, these relationships being modulated by the environment, development, population density, and social conditions. The POLS ideas being of great applied and theoretical significance, long-term empirical studies in the wild populations are in high demand.

Keywords: life-history theory, pace-of-life syndrome, personality, behavioral ecology

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 984–1001

УДК 595.371(282.256.341)

К СИСТЕМАТИКЕ И ЭКОЛОГИИ РОДА *LEPTOSTENUS* (CRUSTACEA, AMPHIPODA) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ, С ОПИСАНИЕМ ДВУХ НОВЫХ ВИДОВ

© 2021 г. В. В. Тахтеев[a, b]

[a] Иркутский государственный университет, Иркутск, 664003 Россия

[b] Байкальский музей Иркутского научного центра СО РАН, пос. Листвянка Иркутской обл., 664520 Россия

e-mail: zoozhurn@mail.ru

Поступила в редакцию 10.06.2020 г.
После доработки 31.08.2020 г.
Принята к публикации 31.08.2020 г.

В результате ревизии монотипического рода *Leptostenus* из состава эндемичной фауны амфипод оз. Байкал детально переописан типовой вид *L. leptocerus* (Dybowsky 1874) и описаны два новых вида, *L. westschevi* sp. n. и *L. solontsovii* sp. n. Для видов этого рода характерно тонкое стройное тело с шипами на сегментах метасомы и уросомы, очень длинные антенны; стержни антенн 1 не менее чем в 2 раза толще стержней антенн 2, 3-й членик стержня очень короткий. В уроподах 3 ветви почти равной длины, с густыми перистыми щетинками, наружная двучленистая. Вид *L. westschevi* отличается крупными темными глазами, наличием на уроподах 1 и 2 только шипов (у других видов имеются перистые щетинки); задний край базиподитов переоподов 5–7 образует спускающуюся вниз большую закругленную лопасть, в 5-й паре достигающую конца исхиоподита. *L. solontsovii* имеет темные, но более узкие глаза; в базиподите переопода 5 задний край образует небольшую лопасть, спускающуюся лишь до середины исхиоподита. Для *L. leptocerus* характерны крупные неправильной формы глаза с рассеянным светлым пигментом; в базиподитах переоподов 5–7 крыловидный край сильно суживается в нижней части, спускающейся вниз, лопасти не образует. По образу жизни все три вида – нектобентические. *L. leptocerus* – наиболее глубоководный вид; особенно многочислен в местах выхода нефтяных, метановых и гидротермальных сипов на дне озера. *L. westschevi* найден в южной котловине Байкала в составе ночного миграционного комплекса возле крутого подводного склона и над обширной мелководной отмелью. *L. solontsovii* обнаружен при облове придонного слоя воды над банкой Дриженко в северной котловине. С учетом вновь описанных видов таксономическое богатство фауны амфипод оз. Байкал составляет 278 видов и 78 подвидов. Многие находки новых и редко встречающихся таксонов могут быть сделаны в участках озера с необычными геологическими и ландшафтными условиями.

Ключевые слова: озеро Байкал, амфиподы, таксономия, *Leptostenus*, подводный склон, ночной миграционный комплекс, банка Дриженко

DOI: 10.31857/S0044513421070126

Глубочайшее и древнейшее на планете оз. Байкал является настоящим биосферным феноменом, учитывая очень высокую степень эндемизма в ряде групп населяющей его фауны и уникальную для пресноводных водоемов структуру экосистемы, устроенную по “океаническому” типу. Из всех групп беспозвоночных, не считая инфузорий, амфиподы подверглись наиболее бурному автохтонному видообразованию, по числу эндемиков и субэндемиков превосходят все другие группы; из озера их известно 278 видов и 78 подвидов (всего 356 таксонов низшего ранга, включая два описанных в настоящей статье). При этом, по нашему предположению, по меньшей мере несколько десятков видов, обитающих в озере, еще неизвестны науке.

На протяжении многих десятилетий, после выхода последнего полного определителя по байкальским амфиподам (Базикалова, 1945), таксономическим ревизиям подвергались полиморфные роды амфипод, включающие достаточно большое число видов (здесь не имеются в виду имевшиеся предложения просто разделить “крупные” роды на более “мелкие”; см.: Тахтеев, 2000; Takhteev, 2019). Исключением стало описание рода *Koshovia* Bazikalova 1975, включавшего один вид.

Статья посвящена ревизии одного из монотипических байкальских родов – *Leptostenus*. Со-

гласно типологической классификации амфипод Байкала, разработанной автором (Takhteev, 2019), этот род относится к семейству Pallaseidae Tachteew 2000. Он включал единственный вид *L. leptocerus* (Dybowsky 1874), глубоководный, нектобентический, встречавшийся в сборах достаточно редко. Морфологически он наиболее близок к глубоководным представителям рода *Poekilogammarus* Stebbing 1899 (Tachteew, 1995). Ниже приведены расширенный диагноз рода, полное переописание типового вида на основе синтипов, коллекционных и оригинальных материалов, описания двух новых видов, ключ для определения видов рода и анализ биотопической приуроченности таксонов рода *Leptostenus*.

Сокращения названий организаций, в которых хранятся коллекции: ZMH – Зоологический институт и Зоологический музей Гамбургского университета, Гамбург, Германия; ZMK – Научно-природоведческий музей Национальной академии наук Украины, Киев, Украина (Зоологический музей Киева); ЛИН СО РАН – Лимнологический институт Сибирского отделения РАН, Иркутск, Россия; КЗБ ИГУ – кафедра гидробиологии и зоологии беспозвоночных Иркутского государственного университета, Иркутск, Россия.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Род ***Leptostenus*** Bazikalova 1945

Типовой вид – *Gammarus leptocerus* Dybowsky 1874 (по первоначальной монотипии).

Диагноз. Тело тонкое, стройное, гладкое, не более 25 мм в длину. Сегменты метасомы с зачаточными шипиками или заметными шипами по заднему краю. Сегменты уросомы также с тонкими шипами на заднем крае. Межантеннальные лопасти короткие и высокие. Глаза крупные. Антенны очень длинные, в 1-й паре длиннее тела, не менее чем в 2 раза длиннее антенн 2. Стержни антенн 1 значительно короче таковых антенн 2; базальный членик стержня антенны 1 цилиндрический, с суженными концами; 3-й членик стержня очень короткий, с вогнутой дорсальной поверхностью. Членики проксимальной части жгута антенны 1 также очень короткие. В придаточном жгутике не менее 4–5 члеников. Стержни антенн 2 не менее чем в 2 раза тоньше стержней антенн 1, жгут их также тоньше, кальцеолы отсутствуют. Ротовые придатки заметно выдаются вниз. Концевой членик пальпуса мандибулы с сильно вогнутым краем, заострен к концу, имеет вид лезвия косы. Гнатоподы слабые, у самки ладони во 2-й паре очень узкие. Коксальные пластинки 1–4 пар короткие, закругленные, с редкими щетинками по краю. Переоподы длинные и тонкие, в особенности карпоподиты и проподиты в 5–7 парах. Уроподы 1 и 2 также длинные и тонкие, особенно их ветви. В уроподах 3 обе ветви с перистыми щетинками, наружная ветвь двучленистая, с длинным концевым члеником, почти равна по длине внутренней. Тельсон рассечен как минимум на 2/3 длины, ветви удлиненные и суженные к концам, несут по 2–3 апикальных шипа.

Ключ для определения видов рода *Leptostenus*

1 (4) Глаза темные (черные или темно-бурые), с плотно сомкнутыми фасетками, почковидные. В базиподите переопода 5 задний (крыловидный) край образует более или менее развитую, спускающуюся вниз лопасть (рис. 5, 8).

2 (3) На уроподах 1 и 2 имеются редкие перистые щетинки, на наружном крае ветвей во 2-й паре они образуют ряд (рис. 8). В базиподите переопода 5 крыловидный край развит в нижней части, образует небольшую спускающуюся вниз лопасть, доходящую до середины исхиоподита; в переоподах 6 и 7 он снизу плавно закруглен, лопасть едва заметная (рис. 8) ..... *L. solontsovii* sp. n.

3 (2) Уроподы 1 и 2 только с шипами (рис. 6). В базиподитах переоподов 5–7 крыловидный край развит в нижней части, образует спускающуюся вниз закругленную лопасть во всех трех парах; в базиподите 5 эта лопасть достигает конца исхиоподита (рис. 5) ..... *L. westschevi* sp. n.

4 (1) Глаза с рассеянным пигментом (расставленными фасетками), светлые у фиксированных экземпляров, широкие, неправильно-округлой формы (рис. 2). Уроподы 1 и 2 с довольно многочисленными перистыми щетинками на стержнях и ветвях (рис. 2). В базиподитах переоподов 5–7 крыловидный край сильно суживается в нижней части, спускающуюся вниз лопасть не образует (рис. 2, 3) ..... *L. leptocerus* (Dybowsky 1874).

Leptostenus leptocerus (Dybowsky 1874) (рис. 1–3)

Gammarus leptocerus et *G. leptocerus* var. *nematocerus*. Dybowsky, 1874, S. 27–28, 85–86; Taf. VIII, fig. 2.

Echinogammarus leptocerus. Stebbing, 1899, p. 429. Stebbing, 1906, p. 490.

Abyssogammarus leptocerus. Совинский, 1915, с. 228–231, рис. 220–223; табл. XXXI, рис. 15, 16.

Leptostenus leptocerus leptocerus et *L. leptocerus nematocerus*. Камалтынов, 2001, с. 672–673.

Leptostenus leptocerus. Базикалова, 1945, с. 133–134; табл. XV, фиг. 5. Barnard, Barnard, 1983, p. 473. Тахтеев, 2000, с. 332. Takhteev et al., 2015, p. 358.

Материал. Синтипы, 2 ♂♂. 1871 г. Оз. Байкал; предположительно – зал. Култук (Б.И. Дыбовский, В.И. Годлевский). Хранятся в ZMH, № 21650 (Andres, Lott, 1977, S. 59).

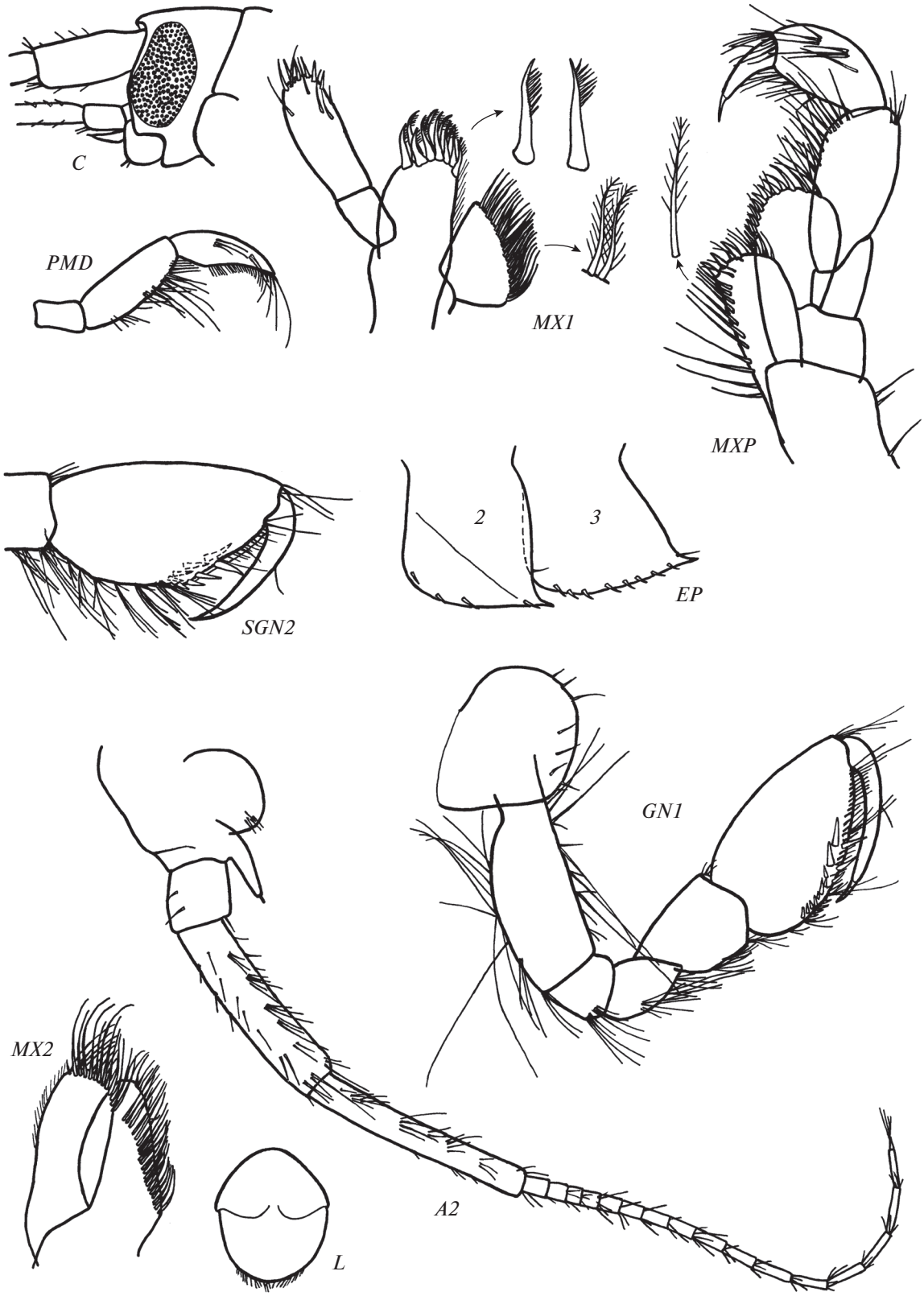

Рис. 1. *Leptostenus leptocerus* (Dybowsky), самец 9.5 мм, из коллекции ZMH. *C* – голова, *A2* – антенна 2, *L* – верхняя губа, *PMD* – пальпус (щупик) мандибулы, *MX1* – максилла 1, *MX2* – максилла 2, *MXP* – максиллипед, *GN1* – гнатопод 1, *SGN2* – ладонь гнатопода 2 (проподит, subchaela), *EP* – эпимеральные пластинки 2 и 3. Масштаб произвольный.

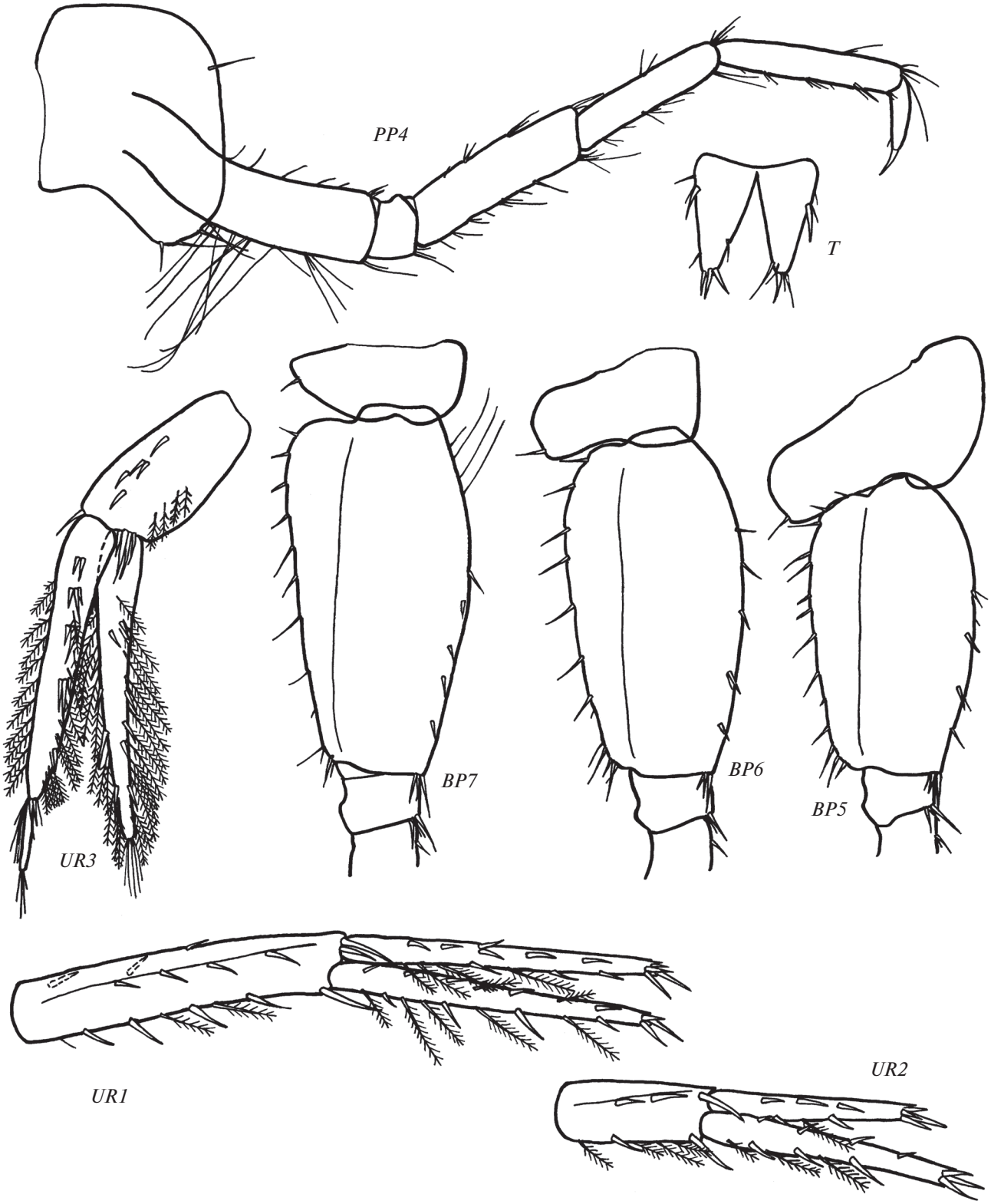

Рис. 2. *Leptostenus leptocerus* (Dybowsky), самец 9.5 мм, из коллекции ZMH. *PP4* – переопод 4, *BP5* – базиподит переопода 5, *BP6* – базиподит переопода 6, *BP7* – базиподит переопода 7, *UR1* – уропод 1, *UR2* – уропод 2, *UR3* – уропод 3, *T* – тельсон. Масштаб произвольный.

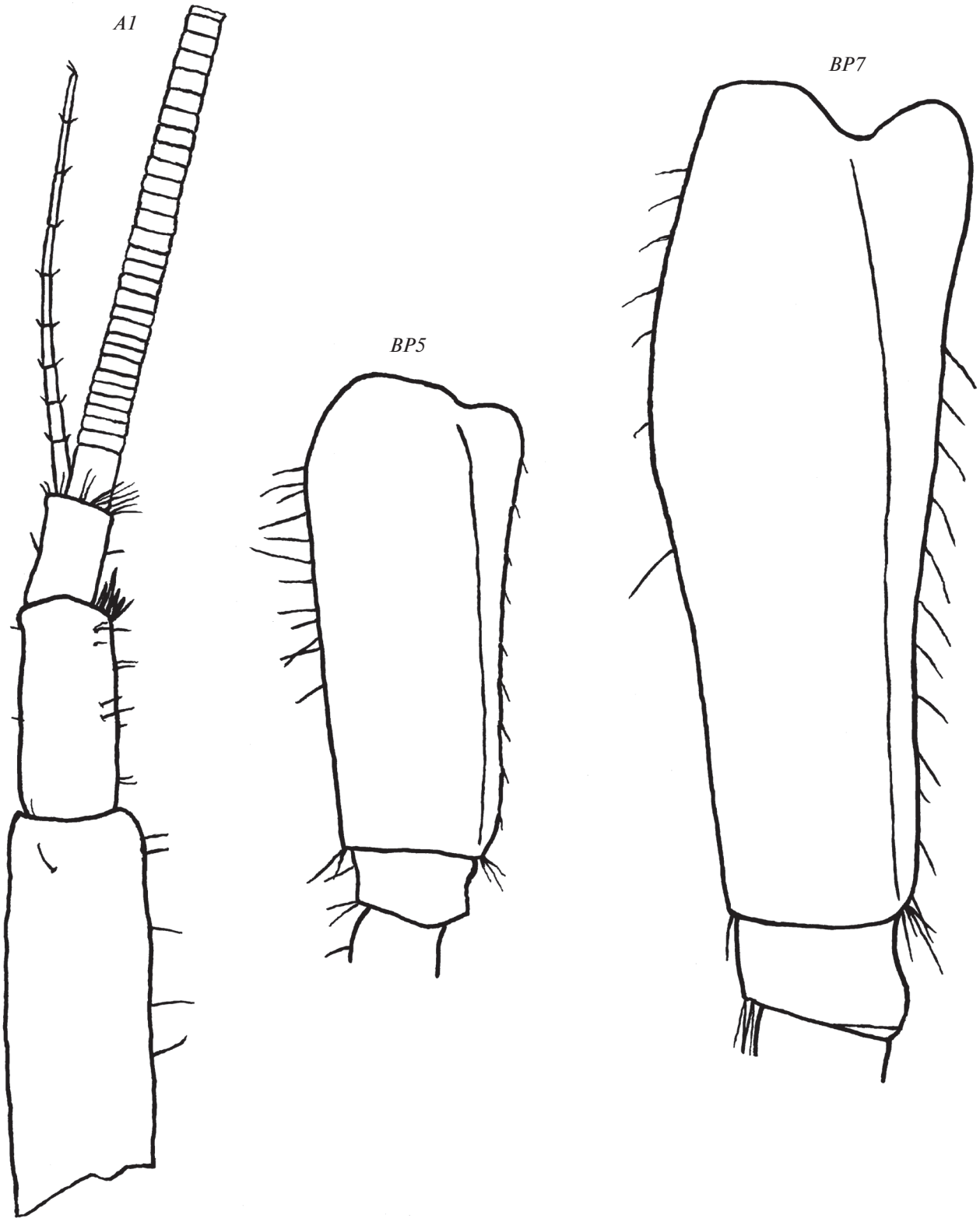

Рис. 3. *Leptostenus leptocerus* (Dybowsky), пол и длина тела не указаны. Из коллекции ZMK. *A1* – антенна 1 (жгут изображен частично), *BP5* – базиподит переопода 5, *BP7* – базиподит переопода 7. Масштаб произвольный.

4 ♂♂. 1871 г. Оз. Байкал (Б.И. Дыбовский, В.И. Годлевский). Хранятся в ZMH, № 37960. Обнаружены мною в 1995 г. под № 21696 с маркировкой "*Carinogammarus rhodophthalmus* var. *micophthalma* Dybowsky" и карандашной припиской "Paratypen", пробирка была помечена "type". В опубликованном каталоге типовых экземпляров (Andres, Lott, 1977) не значились. В пробирке оказались 3 экз. (♂♂) *Echiuropus rhodophthalmus rhodophthalmus* (Dybowsky 1874) и 4 экз. *Leptostenus leptocerus*.

Серия экземпляров, определенных В.К. Совинским из материалов экспедиции А.А. Коротнева (1900–1902 гг.) на оз. Байкал. Хранятся в ZMK, № 128, 275, 400 (просмотрены мною в 1990 г.).

2 экз. 25.10–03.11.1949. Оз. Байкал, напротив пос. Листвянка, глубина 200–300 м (А.Я. Базикалова). Хранятся в ЛИН СО РАН, № 414 (Механикова и др., 2010–2011).

1 экз. 17.11.1948. Оз. Байкал, напротив пади Баранчик, глубина 100 м (А.Я. Базикалова). Хранился в ЛИН СО РАН; в изданном каталоге (Механикова и др., 2010–2011) не значится; возможно, утерян.

Серия множества экземпляров. 14.08.1949. Оз. Байкал, напротив пос. Листвянка, глубина 200 м (А.Я. Базикалова). Хранились в ЛИН СО РАН; в изданном каталоге (Механикова и др., 2010–2011) не значатся; возможно, утеряны.

3 экз. 25.08.1991. Оз. Байкал, напротив бух. Фролиха, глубина 420 м, ил с примесью песка и растительного детрита (район рассеянного гидротермального высачивания). Сбор с глубоководного обитаемого аппарата (ГОА) "Pisces". Хранятся на КЗБ ИГУ, № 21/101.

5 экз. 02.09.1991. Там же, глубина 410 м, черный ил с примесью растительного детрита (район рассеянного гидротермального высачивания). Сбор с ГОА "Pisces" с поверхности бактериальных матов. Хранятся на КЗБ ИГУ, № 21/102.

О п и с а н и е. Длина тела особей с признаками пола 7–24 мм. Тело тонкое, гладкое. Все сегменты мета- и уросомы с шипами и единичными короткими щетинками по заднему краю. Голова сверху умеренно выпуклая; рострум короткий, покатый. Межантеннальная лопасть короткая и высокая, ее передний край прямой. Глаза очень крупные, неправильно-овальные, близко сходятся на дорсальной стороне головы и занимают большую часть ее боковой поверхности. Задний край глаза может быть с выемками (не всегда).

Антенны 1 не менее чем в 2–3 раза длиннее тела, по данным Механиковой и Ситниковой (Mekhanikova, Sitnikova, 2014) (концы жгутов у фиксированных особей почти всегда оторваны). При анализе видеозаписей эти же авторы отмечают, что антенны в 1–4 раза длиннее тела. В антенне 1 базальный членик стержня довольно толстый, цилиндрический, с суженными концами, равен длине головы или немного короче ее; 2-й членик стержня на 2/5 короче базального; 3-й членик очень короткий, сверху слегка вогнутый, его длина лишь немного превышает ширину. Жгут состоит более чем из 65 члеников, очень коротких в проксимальной части и более длинных в дистальной. В придаточном жгутике 5–10 члеников.

В антеннах 2 стержни значительно (более чем на треть) длиннее стержней антенн 1 и как минимум вдвое тоньше их. Антеннальный конус равен длине 3-го членика стержня, направлен прямо вперед; 5-й членик стержня немного длиннее 4-го или равен ему по длине, оба несут короткие щетинки. В жгуте 15–35 члеников, кальцеолы отсутствуют.

Верхняя губа плавно округленная. Пальпус мандибулы крупный, его концевой членик заостренный, серповидный, с выемкой по краю; щетка занимает более половины его длины; средний членик широкий; базальный членик без щетинок. В максилле 1 наружная пластинка снабжена косо-гребневидными иглами, "гребенка" хорошо развита, с многочисленными зубцами; внутренняя пластинка широкая, с многочисленными (не менее 20–22) перистыми щетинками. В максилле 2 внутренняя пластинка также с длинным косым рядом щетинок. В максиллипедах пальпус с длинным коготком, немного короче концевого членика; наружная пластинка с рядом зубчиков на внутреннем крае, на верхнем крае переходящих в щетинки; внутренняя пластинка с тремя зубцами на верхней стороне и перистыми щетинками на боковой.

Гнатоподы самца с ладонями умеренной ширины, толстыми в проксимальной части, с длинными тонкими когтями (дактилоподитами). Ладони гнатоподов 1 миндалевидные, достигают максимальной ширины в проксимальной трети; пальмарный край сильно скошен и плавно переходит в нижний. Ладони гнатоподов 2 наиболее широки в средней части, с более выраженным углом пальмарного края. Вдоль последнего в обеих парах по два ряда шипиков.

У самки ладони гнатоподов 1 узко-миндалевидные, со слабо выраженным углом пальмарного края. Ладони гнатоподов 2 бокаловидные – узкие, удлиненные, с коротким пальмарным краем, расположенным почти под прямым углом к нижнему краю.

Коксальные пластинки 1–4 пар короткие, с плавно округленными нижне-передними углами и с редкими, но не короткими щетинками.

Переоподы 3 и 4 с тонкими и длинными члениками, несущими немногочисленные редко расставленные щетинки; меро-, карпо- и проподиты почти равны по длине; когти длинные, тон-

кие, слабо изогнутые, достигают половины длины проподита.

В переоподах 5–7 пар базиподиты одинаковой формы, но последовательно увеличиваются в длину; их передний край несет шипики. Крыловидный край (утонченная задняя часть членика) неширокий, сужается книзу, не образует оттянутой вниз лопасти ни в одной из пар, может варьировать по ширине (см. рис. 2, 3). Прочие членики несут шипы, проподиты – еще и единичные очень длинные щетинки. Когти длинные, тонкие, равны 1/2–1/3 длины проподита. Длина переоподов 6 и 7 составляет 80–90% длины тела (Mekhanikova, Sitnikova, 2014), при анализе видеозаписей эти же авторы указывают, что "длина переоподов в 2 раза больше длины тела", оговаривая, что это может быть лишь визуальным эффектом (с. 1509–1511).

Эпимеральные пластинки широкие, во 2-й и 3-й парах (либо только в 3-й) с оттянутыми в тонкое острие нижне-задними углами.

В уроподах 1 и 2 и стержни, и ветви вооружены шипами и довольно многочисленными перистыми щетинками, на стержне могут иметься также простые щетинки. Ветви уроподов 1 равной или почти равной длины, в уроподах 2 наружная на 1/3–1/4 короче внутренней. В уроподах 3 наружная ветвь двучленистая, ее второй членик длинный и тонкий; внутренняя ветвь немного длиннее основного членика наружной, стержень несет шипы на наружной стороне и щетинки на внутренней. Обе ветви вооружены шипами и перистыми щетинками по обоим краям, на концах ветвей сидят простые щетинки.

Тельсон рассечен до основания (по: Базикалова, 1945, на 3/4), ветви конические, несут шипы и щетинки на концах и часто по наружному или внутреннему краю; выемка широкая. У части экземпляров внутренние края ветвей вогнутые, и тельсон имеет клешневидную форму.

Окраска тела красновато-желтая (Dybowsky, 1874) или белая (Базикалова, 1945). На подводных видеозаписях из района мыса Горевой Утес (Mekhanikova, Sitnikova, 2014) видны только белые особи.

Примечание. Дыбовский (Dybowsky, 1874), помимо номинативной формы, выделял глубоководную разновидность "*Gammarus leptocerus* var. *nematocerus*", отмечая у нее беловатую окраску и более тонкие придатки тела. Валидность ее в качестве подвида (*Leptostenus leptocerus nematocerus*) принимал Камалтынов (2001, с. 673), ссылаясь на неназванные различия в рисунках Дыбовского для форм номинативной и var. *nematocerus*. Однако мелко выполненные рисунки Дыбовского оказываются не всегда точными. Так, применительно к рассматриваемому виду, стержни антенн 1 и 2 на его рисунках (Dybowsky, 1874, Taf. VIII, fig. 2a, 3a) почти равны по толщине, что противоречит приводимому там же на с. 85 описанию. На основании этих рисунков и кратких замечаний Дыбовского нет возможности составить дифференциальный диагноз подвида *L. l. nematocerus*, и я воздерживаюсь от его признания в этом статусе. Различие же в окраске в зависимости от глубины обитания проявляется у разных видов байкальских амфипод, более глубоководные особи одного и того же вида обычно светлее.

Распространение и экология. Долгое время род *Leptostenus* считался не только монотипическим, но и крайне редко встречающимся. Дыбовский (Dybowsky, 1874) указывал глубины нахождения 150–670 м – скорее всего, для района пос. Култук, где он занимался исследованиями, отбывая политическую ссылку. Базикалова (1945) упоминала местонахождение у с. Лиственничного (ныне пос. Листвянка), глубину 877 м и илистый грунт. В дальнейшем на протяжении нескольких десятилетий не отмечалось ни одной находки. На этом основании автор данной статьи даже выдвигал предположение о том, что *Leptostenus leptocerus* является гибридным псевдовидом (Tachteew, 1995, p. 62).

Однако в дальнейшем вид был определен мною из сборов в районе подводного метансодержащего источника напротив бухты Фролиха (Северный Байкал) (Takhteev, 1997). Материал собран в 1991 г. манипулятором ГОА "Pisces". На глубинах 410–425 м обнаружены целые скопления *Leptostenus leptocerus* (Тахтеев, 2009). В этом районе происходит рассеянный выход термальных вод, просачивающихся через илы, и формирование бактериальных матов, состоящих из бактерий-хемосинтетиков (Кузнецов и др., 1991; Гебрук и др., 1993).

Наконец, в 2008–2009 гг. исследования с ГОА "Мир-1" и "Мир-2" нефтяных и метановых сипов в районе мыса Горевой Утес (Средний Байкал, в интервале глубин 800–900 м) показали, что *Leptostenus leptocerus* является характерным и многочисленным видом в местах подводной разгрузки метана и нефти и может служить индикатором таких участков (Mekhanikova, Sitnikova, 2014). Пищей амфиподам, очевидно, служат бактериальные маты, которые также формируются в таких участках, и придонная взвесь. Наблюдения из ГОА показали, что этот вид является хорошим пловцом, однако для отдыха и питания ему требуется твердый субстрат (Mekhanikova, Sitnikova, 2014). На фото, приводимом авторами, а также на имеющихся видеозаписях видно, что особи *L. leptocerus* в состоянии покоя сидят в разных положениях практически на вертикальных поверхностях битумных построек. Вид в массе отмечен и плавающим над постройками (Mekhanikova, Sitnikova, 2014).

Таким образом, *L. leptocerus* обитает во всех трех котловинах Байкала: северной (напротив бухты Фролиха и мыса Фролова), средней (напротив мыса Горевой Утес) и южной (Култук, Листвянка), на глубинах от 150 до 900 м. Образ жизни вида – нектобентический. Спаривающиеся особи и самки с яйцами в выводковой камере визуально отмечены в ходе погружений на ГОА в августе 2008 и 2009 гг. (Mekhanikova, Sitnikova, 2014), однако период размножения может быть круглогодичным, как у ряда других глубоководных амфипод.

Leptostenus westschevi Tachteew sp. n.
(рис. 4–6)

Материал. Голотип самка 13.3 мм, 1-й стадии развития, согласно классификации Базикаловой (1941), с зачаточными оостегитами. 02.03.2009. Оз. Байкал, бухта Большие Коты, перед падью Жилище, над уступом обрывистой скалы. Сеть Джеди, тотальный подледный лов, глубина от 38 до 0 м. Время 00:35 (В.В. Тахтеев, Н.А. Поляков, А.С. Мишарин). Хранится на КЗБ ИГУ, № 21/104.

Паратип ♂ 13.5 мм. 20.03.2014. Оз. Байкал, в том же месте. Сеть Джеди, тотальный подледный лов, глубина от 32 до 0 м. Время 07:25, начало рассвета (В.В. Тахтеев, Д.Ю. Карнаухов). Хранится на КЗБ ИГУ, № 21/105.

Паратип 1♂ 9.0 мм. 21.03.2014. Оз. Байкал, в том же месте. Сеть Джеди, тотальный подледный лов, глубина от 32 до 0 м. Время 01:30 (В.В. Тахтеев, Д.Ю. Карнаухов, И.А. Махов). Хранится в ЛИН СО РАН, № 1131.

Паратип 1♀ 19.0 мм, 2-й стадии зрелости, по классификации Базикаловой (1941) – с нормально развитыми оостегитами без щетинок. 14.07.2017. Оз. Байкал, напротив пос. Клюевка. Сеть Джеди, тотальный лов от дна до поверхности, глубина от 15 до 0 м, над пологой мелководной платформой. Грунт – слабо заиленный рыжий песок с примесью гальки, встречаются немногочисленные крупные глыбы (по данным видеосъемки и дночерпательной пробы). Время 23:35. НИС “Профессор Кожов” (В.В. Тахтеев, И.О. Еропова, Е.Б. Говорухина). Хранится на КЗБ ИГУ, № 21/106.

Описание. Длина тела особей с признаками пола 9.0–19.0 мм. Тело гладкое, стройное. Все сегменты мета- и уросомы по заднему краю несут редкие щетинки и короткие шипы, иногда едва заметные.

Голова короткая, ее дорсальный профиль прямой или слабо выпуклый, рострум очень короткий. Глаза крупные, черные, высокие, широкопочковидные или неправильно овальные, могут быть немного сужены в верхней либо нижней части, их задний край не изрезан.

Длина антенн 1 не менее чем вдвое превышает длину тела (концы жгутов оторваны у трех экземпляров из четырех имеющихся). Стержни антенн 1 примерно в 1.5 раза короче стержней антенн 2 и в 3 раза (базальный членик) превышают их по толщине. Членики стержня последовательно уменьшаются в длину и толщину, снабжены редкими короткими и тонкими щетинками; 2-й и 3-й членики могут иметь единичные слабые шипы. Базальный членик стержня утолщенный, цилиндрический, суженный к концам; 2-й членик на 1/3 короче базального, 3-й вдвое короче 2-го, слабо вогнутый сверху, его длина не более чем в 2 раза превышает ширину. В основном жгуте у самого крупного экземпляра более 82 члеников; в проксимальной части жгута членики очень короткие (длина меньше ширины), в дистальной части – длинные и тонкие. В придаточном жгутике от 5 до 8 длинных и тонких члеников, и короткий, рудиментарный концевой членик.

В антеннах 2 стержень тонкий, почти нитевидный. Антеннальный конус равен длине 3-го членика стержня или чуть короче, направлен вперед и немного вниз. 3-й членик умеренной длины, 4-й членик равен по длине 5-му или немного короче, несет шипы на верхней стороне и редкие щетинки на нижней. 5-й членик также с шипами на верхней стороне и пучками длинных слабых щетинок на нижней. В жгуте до 29 члеников, членики и щетинки на них удлиняются к дистальному концу.

Верхняя губа почти круглая, с тонкими волосками (сетулами) на дистальном крае. Левая мандибула с 8 зубцами на режущем крае и с 8 на режущей пластинке; в зубном ряду – 10 щетинок; пальпус с серповидно изогнутым концевым члеником, его нижний край сильно вогнут. В максиллах 1 пальпус слегка длиннее наружной пластинки, немного расширяется дистально, несет серию длинных щетинок; наружная пластинка с 11 иглами, имеющими одностороннее оперение; на внутренней пластинке 26 перистых щетинок. Максиллы 2 с густыми щетинками, в диагональном ряду на внутренней пластинке 27 перистых щетинок. В максиллипедах наружная пластинка достигает половины длины пальпуса, внутренняя на 1/3 короче. Коготок пальпуса равен 1/2 длины последнего членика.

Коксальные пластинки недлинные, с единичными короткими щетинками по краю; в 1–3-й парах с закругленным нижне-передним углом; в 4-й паре расширенные в нижней части, задний край закругленный, нижний прямой.

Гнатоподы слабые у самцов и самок, ладони в 1-й паре миндалевидные, во 2-й длинные и тонкие (“бокаловидные”), со слабыми граничными шипами. Карподиты в обеих парах удлиненные. Коготь 2-й пары слабый.

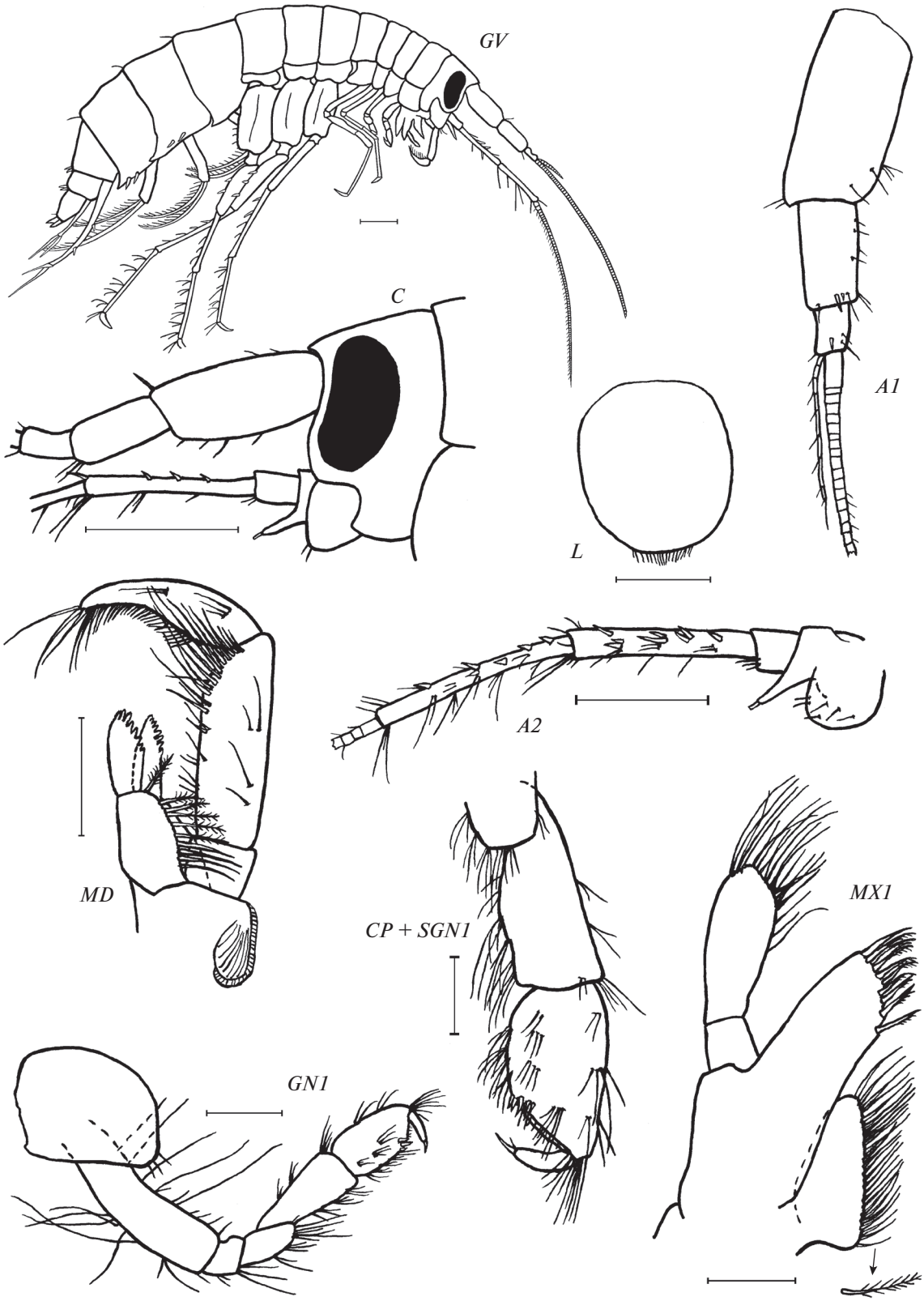

Рис. 4. *Leptostenus westschevi* Tachteew sp. n.: *GV* – общий вид, без уроподов 3, жгут *A1* показан частично (рис. Д.А. Батранина); *C* – голова, *A1* – антенна 1 (жгут изображен частично), *A2* – антенна 2 (жгут изображен частично), *L* – верхняя губа, *MD* – левая мандибула, *MX1* – максилла 1, *GN1* – гнатопод 1, *CP* + *SGN1* – карподит и ладонь гнатопода 1. *GV*, *C* – паратип самец 13.5 мм, остальные элементы – голотип самка 13.3 мм. Масштаб: *GV*, *C*, *A1*, *A2* – 1 мм, остальные элементы – 0.5 мм.

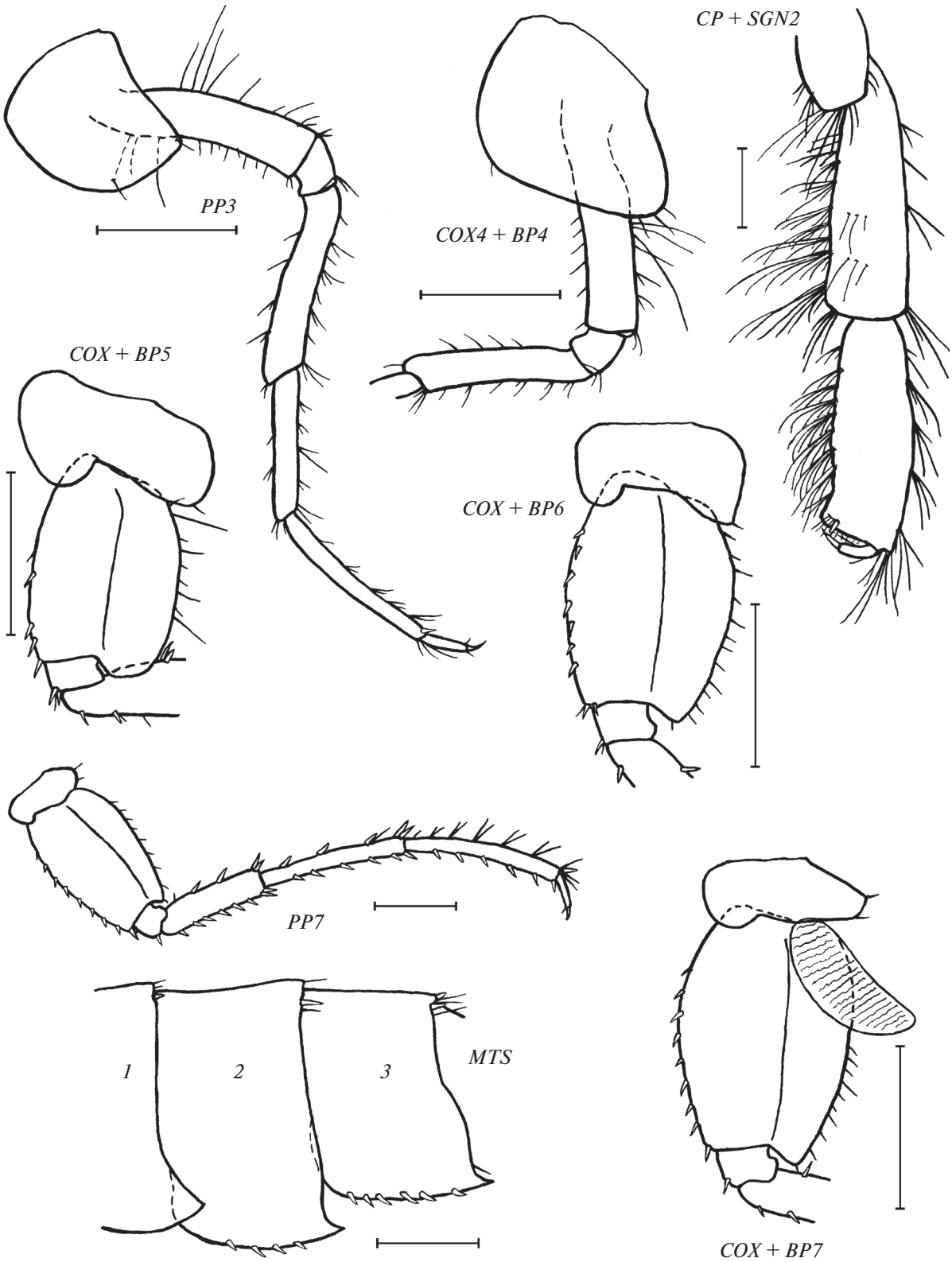

Рис. 5. *Leptostenus westschevi* Tachteew sp. n., голотип самка 13.3 мм. *CP + SGN2* – карподит и ладонь гнатопода 2, *PP3* – переопод 3, *COX4 + BP4* – коксальная пластинка и базиподит переопода 4, *COX5 + BP5* – коксальная пластинка и базиподит переопода 5, *COX6 + BP6* – коксальная пластинка и базиподит переопода 6, *PP7* – переопод 7, *COX7 + BP7* – коксальная пластинка и базиподит переопода 7, *MTS* – сегменты метасомы. Масштаб: *CP + SGN2* – 0.5 мм, остальные элементы – 1 мм.

Переоподы 3 и 4 с удлиненными тонкими члениками и пучками недлинных щетинок по заднему краю; длинные щетинки имеются только в верхней части базиподита. Карпоподиты немного короче меро- и проподитов, равных по длине. Когти тонкие, слабо изогнутые.

Переоподы 5–7 длинные и тонкие, немного короче длины тела. В базиподитах крыловидный край широкий, образует хорошо развитую, спускающуюся вниз лопасть, особенно широкую в 5-й паре; задние края с рядом щетинок средней длины, 5-я пара с единичными длинными щетинками. Мероподиты немного короче карпо- и проподитов, равных по длине; меро- и карпоподиты несут шипы по обоим краям, могут иметься немногочисленные щетинки; проподиты снабжены шипиками по переднему краю и пучками длинных или средней длины щетинок по заднему. Когти удлиненные, острые, почти прямые.

Эпимеральные пластинки широкие, с заостренным нижне-задним углом, 2-я и 3-я пары с рядом шипиков вдоль нижнего края.

Уроподы 1 и 2 тонкие, стержни и ветви только с острыми шипами, щетинки отсутствуют (рис. 11). Ветви в 1-й паре почти равной длины, во 2-й наружная на 1/3–1/4 короче внутренней. Уроподы 3 хорошо развиты; ветви равной длины либо наружная слегка короче внутренней; наружная ветвь двучленистая, второй членик удлиненный, конический. Стержень несет единичные шипы, обе ветви – густые перистые щетинки по обоим краям, среди которых встречаются шипы и простые щетинки.

Тельсон удлиненный, рассечен почти до основания, ветви дистально сужены, выемка широкая. На концах ветвей по 2–3 шипа и 2–3 щетинки; единичные слабые шипы сидят по обоим краям ветвей.

Прижизненная окраска светлая, грязно-оранжевая или красновато-коричневая, задняя половина сегментов окрашена темнее передней; сегменты уросомы могут быть темно-красными.

Изменчивость. У экземпляра из района пос. Клюевка некрупные шипы сидят не только по заднему краю, но и на дорсальной поверхности сегментов метасомы в их задней половине. Уроподы 1 и 2 у него с гораздо бóльшим количеством шипов, чем у особей из района Больших Котов, сами шипы более длинные.

Дифференциальный диагноз. В отличие от *L. leptocerus*, *L. westschevi* имеет крупные широкие ярко-черные глаза. В отличие от *L. solontsovii*, 3-й членик стержня антенны 2 умеренной длины, в 1.5–2 раза превышающей ширину. В отличие от обоих названных видов, базиподиты переоподов 5–7 с широким крыловидным краем, который в нижней части образует оттянутую вниз лопасть, в 5-й паре достигающую конца исхиоподита. Щетинки на уроподах 1 и 2 совершенно отсутствуют. Тельсон не клешневидный, выемка с прямыми краями.

Распространение и экология. Все имеющиеся экземпляры отловлены в южной части Байкала, в бухте Большие Коты (северо-западный берег, в подледный период) и напротив пос. Клюевка (юго-восточный берег, летом), на глубинах от 15 до 38 м. Все они добыты планктонной сетью Джеди в темное время суток из состава ночного миграционного комплекса. Этот комплекс состоит из облигатных пелагобионтов и бентосных видов (в основном амфипод), поднимающихся в темное время суток в пелагиаль. При этом особи *L. westschevi* из района Больших Котов отловлены на одной и той же точке рядом с почти отвесным подводным обрывом, имеющим узкие “ступени”. Особь из района пос. Клюевка поймана над пологой мелководной платформой. Однако на указанной выше точке путем подводных видеонаблюдений и сетного лова мы неоднократно отмечали присутствие в ночных миграционных скоплениях облигатно пелагического вида амфипод *Macrohectopus branickii* (Dybowsky 1874) (Karnaukhov et al., 2016; Тахтеев и др., 2019; Батранин и др., 2019). Это свидетельствует о том, что в ходе суточных вертикальных миграций обитатели бóльших глубин способны проникать на меньшие. Вполне возможно, основная зона обитания *L. westschevi*, в которой он находится в дневное время, располагается глубже, чем были сделаны его ночные находки. Как и другие виды рода, он, очевидно, ведет нектобентический образ жизни, в пользу которого свидетельствуют длинные и тонкие переоподы 5–7.

Этимология. Вид назван в честь Сергея Николаевича Вещева, многолетнего капитана НИС “Профессор Кожов”, знатока научной навигации. В экспедициях с С.Н. Вещевым мы с коллегами исследовали самые труднодоступные участки дна Байкала и неоднократно добывали новые для науки таксоны фауны (амфипод, моллюсков, губок).

Leptostenus solontsovii Tachteew sp. n.
(рис. 7, 8)

Материал. Голотип самец 13.5 мм. 24.06.2002. Оз. Байкал, банка Дриженко напротив мысов Большой Солонцовый и Саган-Морян, глубина 78–120 м. Бимтрал. НИС “Профессор Тресков” (В.В. Тахтеев). Хранится на КЗБ ИГУ (№ 21/103). Вид известен по одному экземпляру.

Описание (по голотипу). Длина тела 13.5 мм. Тело гладкое, слабое. Все сегменты метасомы с рядом недлинных, но хорошо заметных шипов по заднему краю, среди которых имеются единичные щетинки, не превышающие по длине

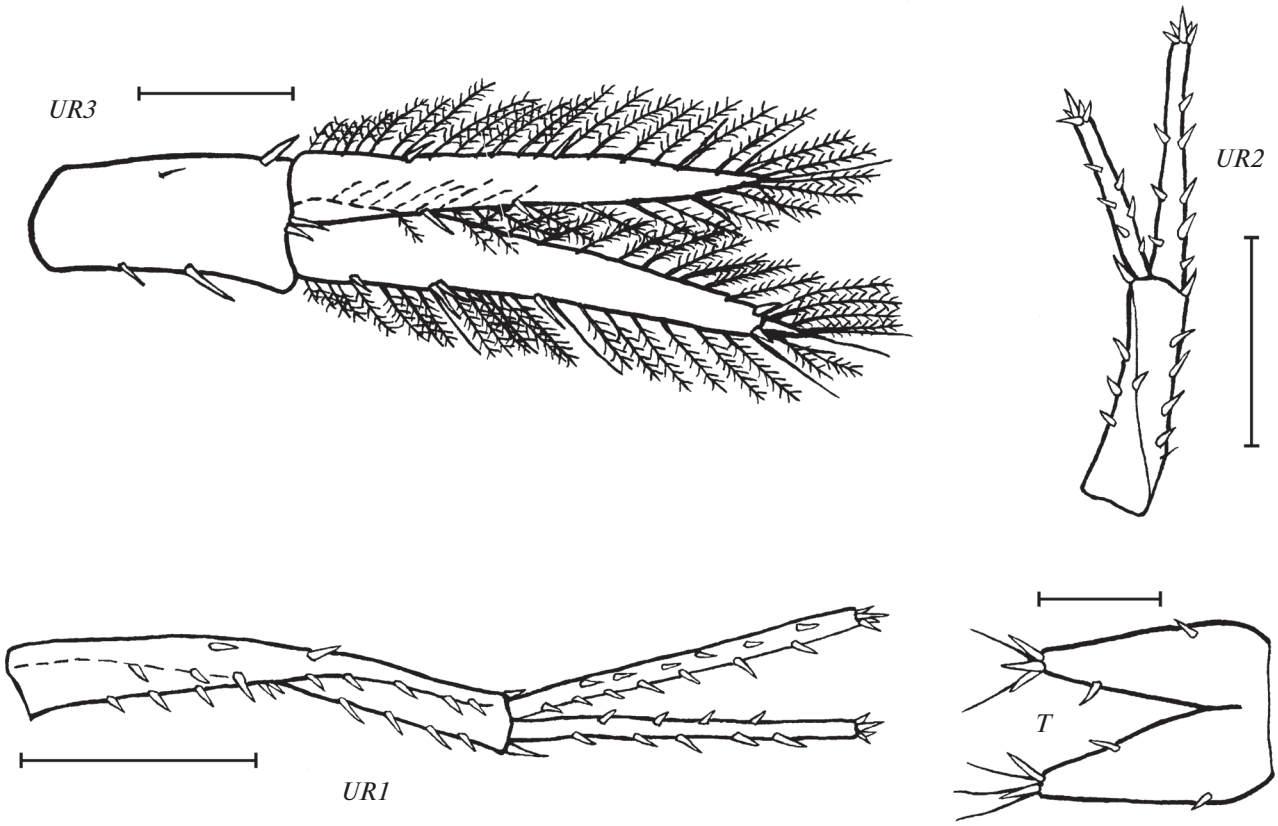

Рис. 6. *Leptostenus westschevi* Tachteew sp. n., голотип самка 13.3 мм. *UR1* – уропод 1, *UR2* – уропод 2, *UR3* – уропод 3, *T* – тельсон. Масштаб: *UR1*, *UR2* – 1 мм, *UR3*, *T* – 0.5 мм.

шипы. Сегменты уросомы 1 и 2 также с шипами, но объединенными в 3 группы, одну срединную и две боковых, без щетинок. 3-й сегмент уросомы несет лишь 2 латеральных шипа.

Голова сверху слабо выпуклая, рострум едва заметный, межантеннальные лопасти короткие и высокие. Глаза темно-бурые у фиксированного экземпляра, высокие, почковидные, их задние края не изрезаны.

В антенне 1 базальный членик стержня толстый, не менее чем вдвое толще стержня антенны 2, длиннее головы, сужен к концам. 2-й членик стержня почти в 2 раза тоньше базального и вдвое короче его. 3-й членик стержня короткий, чуть длиннее половины 2-го членика, немного тоньше его, сверху слегка вогнутый. Членики стержня без шипов. Основной жгут (конец его оборван) с несколькими десятками члеников, очень коротких в проксимальной части, далее постепенно удлиняющихся. Придаточный жгутик из 11 удлиненных члеников.

В антенне 2 антеннальный конус длинный и тонкий, направлен вперед и лишь слегка вниз, немного длиннее 3-го членика стержня. Сам 3-й членик длинный, длина в 2.5 раза превышает ширину. 4-й и 5-й членики практически равной длины, несут редкие короткие щетинки, по верхней стороне также слабые шипы. Конец жгута также оторван, но жгут, несомненно, длиннее 5-го членика стержня; членики жгута короткие.

Длина верхней губы меньше ее ширины; на дистальном крае группа тонких волосков. Пальпус мандибулы с концевым члеником немного короче среднего, серповидным, заостренным, щетка занимает 2/3 его длины. В максилле 1 пальпус на 1/3 длиннее наружной пластинки, почти равен ей по ширине. На наружной пластинке 11 игл, среди которых имеются неразветвленные, двуветвистые и односторонне оперенные. Внутренняя пластинка неправильно-яйцевидная, с 14 перистыми щетинками. В максилле 2 пластинки удлиненные, внутренняя с 12 перистыми щетинками в диагональном ряду. В максиллипедах пальпус с расширенным в средней части концевым члеником, коготь на 1/3 короче него; наружная пластинка длиннее половины среднего членика пальпуса, внутренняя пластинка с 4 шипиками на вершине.

Гнатоподы самца слабые; ладонь в 1-й паре миндалевидная, почти равна по ширине карпо-

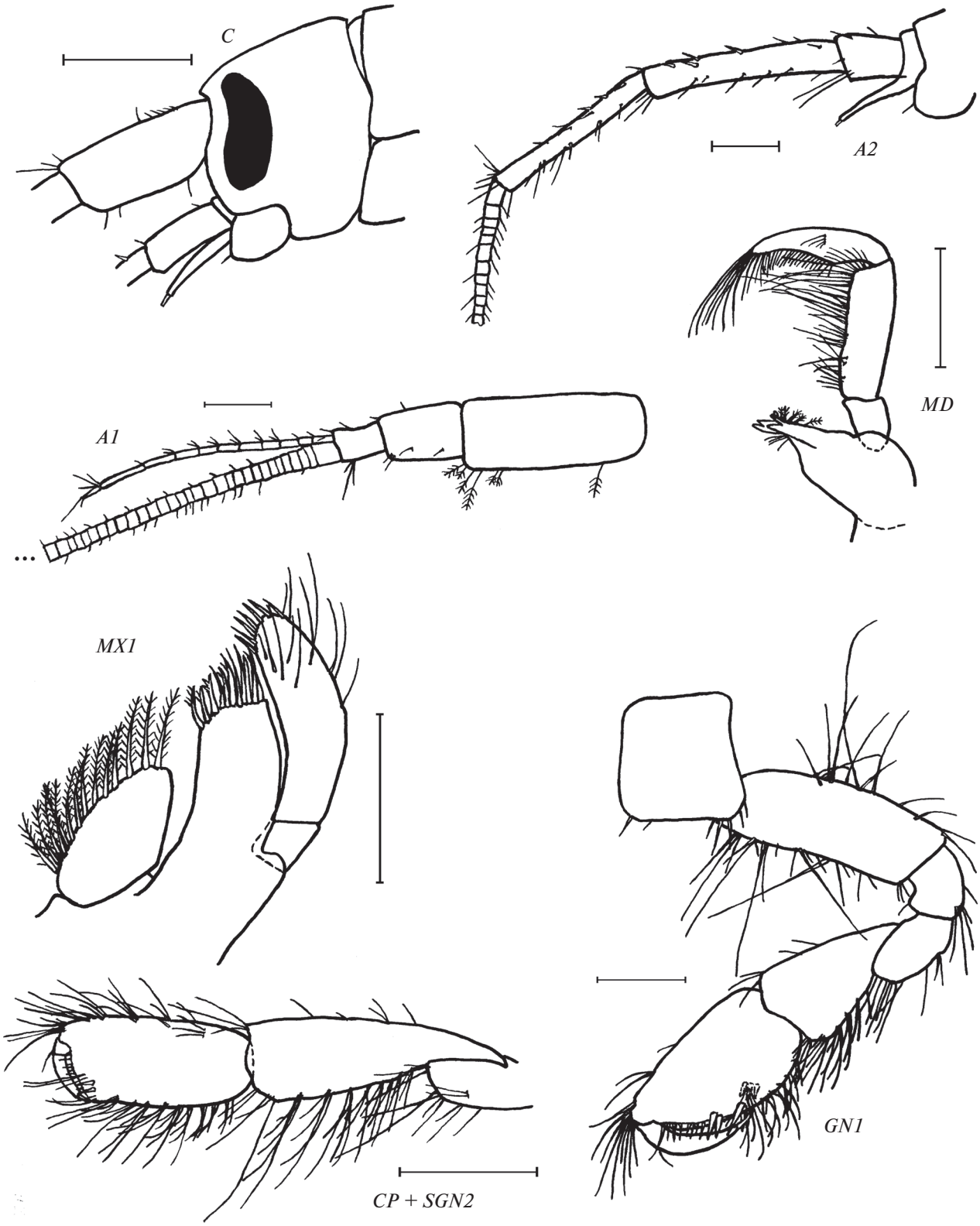

Рис. 7. *Leptostenus solontsovii* Tachteew sp. n., голотип самец 13.5 мм. Жгуты антенн показаны частично. *C* – голова, *A1* – антенна 1, *A2* – антенна 2, *MD* – мандибула, *MX1* – максилла 1, *GN1* – гнатопод 1, *CP* + *SGN2* – карпоподит и ладонь гнатопода 2. Масштаб: *C* – 1 мм, *MX1* – 0.25 мм, остальные элементы – 0.5 мм.

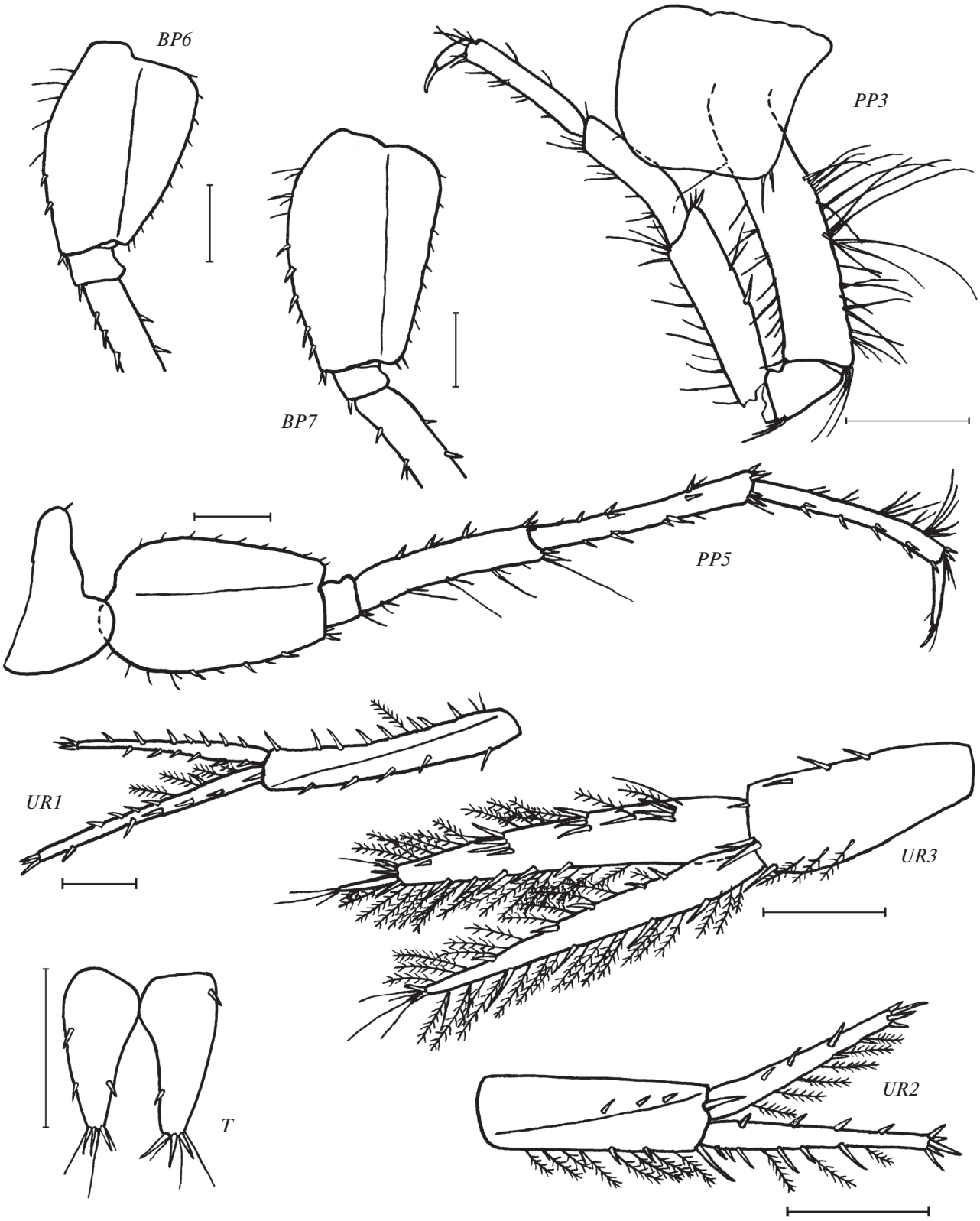

Рис. 8. *Leptostenus solontsovii* Tachteew sp. n., голотип самец 13.5 мм. *PP3* – переопод 3 (надломлен по мероподиту), *PP5* – переопод 5, *BP6* – базиподит переопода 6, *BP7* – базиподит переопода 7, *UR1* – уропод 1, *UR2* – уропод 2, *UR3* – уропод 3, *T* – тельсон. Масштаб 0.5 мм.

подиту, с двумя парами тонких граничных шипов и несколькими шипиками на внутренней стороне ближе к нижнему краю. В гнатоподах 2 ладонь узкая, почти прямоугольная, с едва заметной парой граничных шипов; коготь короткий.

Коксальные пластинки 1 почти квадратные, во 2-й паре передний угол плавно срезан, в 3-й паре длина превышает высоту, в 4-й паре задний край в нижней половине образует выдающуюся назад плавно округленную лопасть. В угловых частях коксальных пластинок сидят немногочисленные щетинки.

Переоподы 3 и 4 тонкие, несут щетинки (длинные – только по заднему краю базиподита) и единичные тонкие слабые шипы; мероподиты немного длиннее карпо- и проподитов, почти равных по длине; когти слабые, заостренные.

Переоподы 5–7 длинные и тонкие; базиподиты недлинные, умеренной ширины, задний край в 5-й паре слегка выпуклый, в 6-й и 7-й парах почти прямой, с короткими щетинками, в нижней части во всех трех парах имеется короткая лопасть, не достигающая середины исхиоподита; мероподиты немного короче карпо- и проподитов. Когти очень длинные, тонкие, почти прямые.

Эпимеральные пластинки метасомы в 1-й паре со слегка заостренным нижне-задним углом, во 2-й и 3-й – с резко заостренным, оттянутым. 2-я и 3-я пары широкие, с несколькими шипиками вдоль нижнего края.

Уроподы 1 и 2 тонкие, наружная ветвь в 1-й паре на 1/3, во 2-й паре слегка короче внутренней. 1-я пара вооружена шипами и редкими перистыми щетинками на стержне и внутренней ветви (по наружному краю); во 2-й паре перистые щетинки более многочисленные на стержне и ветвях, на обеих ветвях сидят только по внутренним краям.

В уроподах 3 стержень длинный, вооружен шипами на конце и по наружному краю, несколькими перистыми щетинками по внутреннему. Ветви равномерно суживаются дистально, наружная двучленистая, немного длиннее внутренней, 2-й членик длинный и тонкий, на конце с пучком простых щетинок. Оба края внутренней ветви и основного членика наружной с довольно густыми перистыми щетинками и с единичными простыми, а также с шипами, на внешнем крае наружной ветви образующими группы.

Тельсон удлиненный, с широкой выемкой. Ветви с вырезанными внутренними краями (из-за чего форма тельсона клешневидная), несут по 3 апикальных шипа и 3 щетинки; единичные мелкие шипики беспорядочно сидят и на поверхности ветвей.

Особенности морфологии самок и прижизненная окраска неизвестны.

Дифференциальный диагноз. От *L. leptocerus* вид отличается хорошо пигментированными и узкими глазами, более короткими базиподитами переоподов, крыловидный край которых образует в 5–7 парах в нижней части слабо развитую закругленную лопасть. От *L. westschevi* отличается большей длиной головы; более узкими глазами; более длинным 3-м члеником стержня антенны 2 (длина в 2.5 раза превышает ширину); слабым развитием лопасти крыловидного края базиподитов переоподов 5–7, не достигающей даже середины исхиоподита; наличием перистых щетинок на уроподах 1 и 2.

Распространение. Известен только из типового местонахождения. Поскольку трал, судя по очень небольшому улову, шел в придонном слое воды, лишь зацепляя глыбы на гребне банки Дриженко, сделан вывод о том, что вид ведет нектобентический образ жизни.

Этимология. Вид назван по месту нахождения (напротив м. Большой Солонцовый).

ОБСУЖДЕНИЕ

При обобщении имеющегося материала, как оригинального, так и из публикации Механиковой и Ситниковой (Mekhanikova, Sitnikova, 2014), можно констатировать, что все три вида рода *Leptostenus* по своему образу жизни – нектобентические, активно плавают в придонном слое воды. Вид *L. westschevi* входит в состав ночного миграционного комплекса в литоральной и сублиторальной зонах. Пока неизвестно, где он проводит дневное время – на дне или в придонном пространстве.

L. leptocerus характеризуется редко расставленными фасетками глаз, с неправильными их очертаниями, что говорит об его глубоководности. Это массовый обитатель глубоководных районов с гидротермальными, нефтяными и метановыми высачиваниями, в том числе с бактериальными матами. По-видимому, ими он и питается; хищничество с активным захватом жертвы маловероятно, так как у рачков слабые гнатоподы, особенно у самок, а ротовой аппарат с многочисленными щетинками, чем отчасти напоминает таковой фильтрующего типа. Морфологически *L. leptocerus* имеет ряд сходств с глубоководными представителями рода *Poekilogammarus* – *P.* (*Bathygammarus*) *semenkewitschi* (Sowinsky 1915) и *P.* (*B.*) *unguisetosus* (Sowinsky 1915). С двумя этими видами у него сходное устройство переоподов, в особенности удлиненные базиподиты 7-й пары. Сходны они также по наличию короткого покатого рострума, шипов на задних краях сегментов метасомы, по устройству гнатоподов и уроподов 1 (но щетинки на них у представителей *Poekilogammarus*, в отличие от *L. leptoceus*, простые). Также у упомя-

нутых видов *Poekilogammarus* стержни антенн 2 тоньше таковых антенн 1, хотя и не настолько сильно, как у видов *Leptostenus*, и к тому же 3-й членик стержня антенны 1 длинный (у *Leptosenus* – короткий) (Tachteew, 1995). Материал для молекулярно-генетического анализа пока добыть не удалось, а указанные сходства могут оказаться конвергентными.

Большинство местонахождений видов *Leptostenus* привязаны к необычным по своим геологическим особенностям условиям обитания: гидротермальным, нефтяным и метановым высачиваниям, изолированным подводным поднятиям с твердыми грунтами и постоянной окислительной обстановкой; к крутым и скалистым подводным склонам.

Одним из таких своеобразных мест является банка Дриженко, расположенная в северной части Байкала в 6 км от западного берега, напротив мыса Большой Солонцовый и бухты Солонцовая, и обследованная нами в 2017 г. с помощью подводной видеотехники (Тахтеев, 2018). В историческом плане банка была официально открыта недавно – в 1984 г., во время работы гидрографической экспедиции Военно-Морского Флота СССР (Колотило, 2001), и до сих пор отсутствует на многих издаваемых картах. Вершина банки находится на глубине 56 м, за ней немного глубже (80–82 м) располагается вытянутый гребень. Как удалось установить по видеозаписи и материалу, принесенному бентосной драгой, грунт на гребне банки представлен щебнем, острыми неокатанными валунами, разбросанными глыбами. Поверхность камней со стороны воды имела бурый налет из гидроксидов железа и марганца, что свидетельствует об окислительной обстановке (Тахтеев, 2018).

На гребне банки Дриженко, кроме описываемого в данной статье *L. solontsovii* sp. n., обнаружены два других новых для науки вида из рода *Eulimnogammarus* (подрод *Eurybiogammarus*) (неопубликованные данные), редчайший вид *Corophiomorphus gracilicornis* (Bazikalova 1945) (Тахтеев, 2018), прежде известный всего из трех местонахождений с крутым подводным склоном (Базикалова, 1945).

Ранее оригинальный состав фауны амфипод нами выявлен для глубоководной части северного подводного склона острова Большой Ушканий (глубина 470–600 м), на котором, по данным минералогического анализа донных отложений и другим косвенным признакам, имеет место гидротермальная активность (Бухаров, Фиалков, 1996; Тахтеев и др., 2001) и открыты действующие и потухшие грязевые вулканы (Хлыстов и др., 2017). В частности, из амфипод идентифицирован еще один редчайший вид *Lobogammarus latus* Bazikalova 1945, его единственная прежняя находка сделана в первой половине XX столетия.

Таким образом, значительную часть еще не выявленного таксономического разнообразия байкальских амфипод, а также многие виды, считающиеся редкими, в будущем следует искать именно в участках озера с необычными геологическими условиями (Хлыстов и др., 2009; Zemskaya et al., 2012, и др.), многие из которых до сих пор ни разу не предстали взору исследователя.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Д.А. Батранина за помощь в подготовке иллюстраций и выполнение рисунка общего вида *Leptostenus westschevi*; О.А. Тимошкина за предоставление сборов амфипод с ГОА “Pisces”; А.С. Мишарина, Д.Ю. Карнаухова и И.А. Махова за помощь в отборе материала со льда Байкала в районе пос. Большие Коты.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (16-04-00786-а, 17-29-05067-офи-м).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базикалова А.Я., 1941. Материалы по изучению размножения байкальских амфипод // Известия АН СССР. Отд. биол. наук. № 3. С. 407–426.

Базикалова А.Я., 1945. Амфиподы озера Байкала // Труды Байкальской лимнологической станции. Т. 11. С. 1–440.

Батранин Д.А., Тахтеев В.В., Еропова И.О., Говорухина Е.Б., 2019. Структура ночного миграционного комплекса гидробионтов в различных районах оз. Байкал летом 2017 г. и проблема изменения трофического статуса озера // Известия Иркутского госуд. ун-та. Сер. Биология. Экология. Т. 27. С. 62–86. https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.27.62

Бухаров А.А., Фиалков В.А., 1996. Геологическое строение дна Байкала: Взгляд из “Пайсиса”. Новосибирск: Наука. Сиб. издат. фирма РАН. 118 с.

Гебрук А.В., Кузнецов А.П., Намсараев Б.Б., Миллер Ю.М., 1993. Роль бактериальной органики в питании глубоководных донных животных в бухте Фролиха (оз. Байкал) в условиях повышенного теплового потока // Известия РАН. Серия биологическая. № 6. С. 903–908.

Камалтынов Р.М., 2001. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. I: Озеро Байкал, кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 572–831.

Колотило Л.Г., 2001. Проблемы физико-географического изучения озера Байкал: гидрографический аспект. СПб.: Русское географическое общество. 309 с.

Кузнецов А.П., Стрижов В.П., Кузин В.С., Фиалков В.А., Ястребов В.С., 1991. Новое в природе Байкала. Сообщество, основанное на бактериальном хемосин-

тезе // Известия АН СССР. Серия биологическая. № 5. С. 766–772.

Механикова И.В., Ситникова Т.Я., Петряшов В.В., Пензина М.М., Тимошкин О.А., 2010–2011. Каталог коллекции амфипод (включая типовые экземпляры), хранящейся в Лимнологическом институте СО РАН (г. Иркутск) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. II: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и северной Монголии, кн. 2. Новосибирск: Наука. С. 1270–1325.

Совинский В.К., 1915. Amphipoda оз. Байкал // Зоологические исследования Байкала. Т. 9. Вып. 1. Киев. 381 с. 37 табл. рис.

Тахтеев В.В., 2000. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 355 с.

Тахтеев В.В., 2009. Глубоководные амфиподы озера Байкал, собранные с подводных обитаемых аппаратов "Пайсис" // Байкальский зоологический журнал. № 2. С. 13–16.

Тахтеев В.В., 2018. Банка Дриженко в озере Байкал // Природа. № 5. С. 62–67.

Тахтеев В.В., Бухаров А.А., Провиз В.И., Ситникова Т.Я., Галкин А.Н., 2001. Своеобразие донной фауны в необычных геологических условиях северного подводного склона Большого Ушканьего острова (оз. Байкал) // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири: Сб. науч. тр. Иркутск: Иркутский университет. С. 3–8.

Тахтеев В.В., Карнаухов Д.Ю., Говорухина Е.Б., Мишарин А.С., 2019. Суточные вертикальные миграции гидробионтов в прибрежной зоне оз. Байкал // Биология внутренних вод. № 2. С. 50–61. https://doi.org/10.1134/S0320965219020141

Хлыстов О.М., Земская Т.И., Ситникова Т.Я., Механикова И.В., Кайгородова И.А., Горшков А.Г., Тимошкин О.А., Шубенкова О.В., Черницына С.М., Ломакина А.В., Лихошвай А.В., Сагалевич А.М., Москвин В.И., Пересыпкин В.И., Беляев Н.А., Слипенчук М.В., Тулохонов А.К., Грачев М.А., 2009. Донные битумные постройки и населяющая их биота по данным обследования озера Байкал с глубоководных обитаемых аппаратов "Мир" // Доклады Академии наук. Т. 428. № 5. С. 682–685.

Хлыстов О.М., Минами Х., Хачикубо А., Ямашита С., Де Батист М., Наудс Л., Хабуев А.В., Ченский А.Г., Губин Н.А., Воробьева С.С., 2017. Возраст грязевой брекчии грязевых вулканов Академического хребта озера Байкал // Геодинамика и тектонофизика. Т. 8. № 4. С. 923–932. https://doi.org/10.5800/GT-2017-8-4-0324

Andres H.G., Lott N., 1977. Verzeichnis der Typen aus der Sammlung Crustacea des Zoologischen Institut und Zoologischen Museums der Universität Hamburg. Amphipoda, Gammaridae // Mitt. Hamb. Zool. Mus. und Inst. 1977. Bd. 74. S. 53–64.

Barnard J.L., Barnard C.M., 1983. Freshwater Amphipoda of the world. Virginia: Mt. Vernon. 830 p.

Dybowsky B.N., 1874. Beiträge zur näheren Kenntnis der in dem Baikal-See vorkommenden niederen Krebse aus der Gruppe der Gammariden / Herausgegeben von der Russ. Entomol. Gesellsch. zu St. Petersburg. St. Petersburg: Buchdr. Von W. Besobrasoff und Comp. 190 S. 14 Taf.

Karnaukhov D.Yu., Bedulina D.S., Kaus A., Prokosov S.O., Sartoris L., Timofeyev M.A., Takhteev V.V., 2016. Behaviour of Lake Baikal amphipods as a part of the night migratory complex in the Kluevka settlement region (South-Eastern Baikal) // Crustaceana. V. 89. № 4. P. 419–430. https://doi.org/10.1163/15685403-00003530

Mekhanikova I.V., Sitnikova T.Ya., 2014. Amphipods (Amphipoda, Gammaridea) at the Gorevoy Utes oil and methane seep, Lake Baikal // Crustaceana. V. 83. № 13. P. 1500–1520. https://doi.org/10.1163/15685403-00003367

Stebbing T.R.R., 1899. Amphipoda from the Copenhagen Museum and other sources. Part II // Transactions Linn. Soc. London. 2nd Ser. Zoology. V. 7. Part 8. P. 395–432. Plates 30–35.

Stebbing T.R.R., 1906. Amphipoda I. Gammaridea // Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen. 21. Lieferung. P. I–XXXIX, 1–806.

Tachteew V.V., 1995. The gammarid genus *Poekilogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // Arthropoda Selecta. V. 4. № 1. P. 7–64.

Takhteev V.V., 1997. The gammarid genus *Plesiogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // Arthropoda Selecta. V. 6. № 1/2. P. 31–54.

Takhteev V.V., 2019. On the current state of taxonomy of the Baikal Lake amphipods (Crustacea: Amphipoda) and the typological ways of constructing their system // Arthropoda Selecta. V. 28. № 3. P. 374–402. https://doi.org/10.15298/arthsel.28.3.03

Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A., 2015. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // Arthropoda Selecta. V. 24. № 3. P. 335–370.

Zemskaya T.I., Sitnikova T.Y., Pogodaeva T.V., Mekhanikova I.V., Naumova T.V., Shubenkova O.V., Chernitsina S.M., Kotsar O.V., Khlystov O.M., Kiyashko S.I., Kalmychkov G.V., Chernyaev E.S., 2012. Faunal communities at sites of gas- and oil-bearing fluids in Lake Baikal // Geo-Marine Letters. V. 32. № 5–6. P. 437–451. https://doi.org/10.1007/s00367-012-0297-8

ON THE TAXONOMY AND ECOLOGY OF THE GENUS *LEPTOSTENUS* (CRUSTACEA, AMPHIPODA) FROM LAKE BAIKAL, WITH THE DESCRIPTION OF TWO NEW SPECIES

V. V. Takhteev[1, 2]

[1]*Irkutsk State University, Irkutsk, 664003 Russia*

[2]*Baikal Museum of Irkutsk Scientific Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Listvyanka, Irkutsk Region, 664520 Russia*

e-mail: zoozhurn@mail.ru

Revision of the monotypic genus *Leptostenus* Bazikalova 1945, endemic to Lake Baikal, is presented, the type species, *L. leptocerus* (Dybowsky 1874), being redescribed in due detail, and further two species, *L. westschevi* sp. n. and *L. solontsovii* sp. n., described as new. Representatives of the genus are characterized by a thin and slender body with more or less strongly developed spines on the segments of the pleon and urosome, very long antennae, the peduncle of antenna 1 being at least 2 times thicker than that of antenna 2, and segment 3 of the peduncle much shorter than the 2nd. The rami of uropods 3 are almost equal in length, with dense plumose setae, the outer ramus being 2-segmented. The new species *L. westschevi* is distinguished by the large, dark and reniform eyes, the presence of only spines on uropods 1 and 2 (vs. with plumose setae in the other species); the posterior margin of the basipodites of pereopods 5–7 forms a large rounded lobe descending downwards, and in the 5th pair reaching the end of the ishiopodite. The new species *L. solontsovii* has dark, but narrower and reniform eyes; the posterior margin of the basipodite of pereopod 5 forms a small lobe descending down and reaching only the middle of the ishiopodite; in the basipodites of pereopods 6 and 7, the posterior margin is regularly rounded, almost without lobe. Large irregular eyes with scattered light pigment are characteristic of *L. leptocerus*; in the basipodites of pereopods 5–7, the wing-shaped (posterior) margin is strongly narrowed in the lower part and forms no descending lobe. All three species of *Leptostenus* are nektobenthic in life-style, *L. leptocerus* being the most deep-water species; it is rare but, being most abundant in places with oil, methane and hydrothermal discharges at the bottom of the lake, it can serve as indicator of such areas. All specimens *L. westschevi* were captured using plankton netting in the southern basin of Lake Baikal, as part of the nocturnal migratory complex near the steep underwater slope or over the vast shallow shoal in the littoral and sublittoral zones. Material of *L. solontsovii* was obtained during beemtrawl sampling in the near-bottom water layer over a separate elevation, the Drizhenko Bank, in the northern basin of the lake. Taking into account the newly described species, the taxonomic diversity of the amphipod fauna of Baikal Lake has reached 278 species and 78 subspecies. It is assumed that more new or rare amphipod species can be found in areas of the lake with unusual geological and landscape conditions.

Keywords: Lake Baikal, amphipods, taxonomy, *Leptostenus*, underwater slope, night migratory complex, Dryzhenko Bank

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 1002–1006

УДК 591.522;595.341.4

MESOCYCLOPS PEHPEIENSIS HU 1943 (COPEPODA, CYCLOPIDAE) – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2021 г. О. А. Чабан[a], *, В. Р. Алексеев[a], **

[a] *Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия*

**e-mail: och.zin@gmail.com*

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

Поступила в редакцию 11.06.2020 г.
После доработки 25.06.2020 г.
Принята к публикации 30.06.2020 г.

Mesocyclops pehpeiensis Hu 1943 был найден в р. Богатая, соединяющей Богатинское водохранилище и бухту Бражникова близ Владивостока. Это – первая находка данного вида на Дальнем Востоке России. Описывается и иллюстрируется морфология найденного вида и приводится ключ для его определения.

Ключевые слова: веслоногие раки, фаунистика, зоогеография, новая находка, Приморье

DOI: 10.31857/S0044513421070047

Род *Mesocyclops* характерен, в основном, для тропиков и субтропиков, что по мнению Рылова (1948) отражает его генезис. В России на конец XX века было зарегистрировано лишь 4 вида: типовой для рода *M. leuckarti* (Claus 1857), два очень близких ему таксона (*M. bodanicola* Kiefer 1929 и *M. arakhlensis* Alekseev 1993), а также азиатский вид *M. dissimilis* Defaye et Kawabata 1993, найденный в озере Ханка (Алексеев, 1995; Алексеев, Барабанщиков, 2006). Недавно в Крыму был найден еще один вид азиатского комплекса *Mesocyclops pehpeiensis,* предположительно занесенный птицами (Anufriieva et al., 2014).

Этот вид широко распространен в Китае, откуда и был описан в 1943 г., однако, к сожалению, в описании Ху (Hu, 1943) отсутствовали некоторые важные признаки, на которых базируется современная дифференциация видов рода *Mesocyclops* (Reid, Ueda, 2003). К их числу относятся орнаментация базиподита антенн и строение семяприемника, что привело к появлению его повторных описаний. Гуо (Guo, 2000) в своей работе помимо переописания *M. pehpeiensis* синонимизировал этот вид и *M. ruttneri* Kiefer 1981. Кифер нашел свой вид в оранжерее в Австрии и предположил его азиатское происхождение. Отдельные находки *M. ruttneri* (=*M. pehpeiensis*) регистрировались в Казахстане, Узбекистане (Mirabdullayev et al,, 1995; Mirabdullayev, 1996), на юге США (Reid, 1993). Вид, судя по всему, активно расселяется по миру, отражая, вероятно, направления и масштабы грузовых перевозок из Юго-Восточной Азии. В частности, недавно он был документирован методами молекулярной генетики в Мексике и Испании (Montoliu et al., 2015). В целом, находки *M. pehpeiensis* регистрировались в пределах широт от 42° с.ш. до 7° ю.ш. (Connolly et al., 2019).

В августе 2019 г. в ходе экспедиции на Дальний Восток *M. pehpeiensis* был найден в Приморье, что существенно ближе к месту его первоописания и, скорее всего, соответствует естественным границам ареала.

Материал – Приморский край, р. Богатая в черте г. Владивосток, в 100 м от места впадения в бухту Бражникова (43°14′28.8″ с.ш., 132°0′47.7″ в.д.) (рис. 1). Глубина в месте сбора (с моста в середине реки) составляла около 1.5 м, температура воды 19.5°C, pH 6.7, электропроводность Tds 0.047 ppt. В пробе планктона, собранного сеткой Джели диаметром 25 см, были найдены 4 взрослых самки (*M. pehpeiensis*), что соответствует плотности около 80 особей на 1 м^3.

Краткое описание самки (рис. 2). Длина тела без каудальных щетинок 1240–1331 мкм. Поверхность четвертого торакального сомита лишена волосков. Соотношение длины и ширины генитального сомита примерно равно 1. Семяприемник с широкими боковыми лопастями; поровый канал длинный и тонкий, изогнут вправо; попе-

Рис. 1. Место исследования, где был обнаружен *Mesocyclops pehpeiensis* Hu 1943: *a* – карта-схема района, стрелкой обозначено место сбора; *b* – общий вид места сбора.

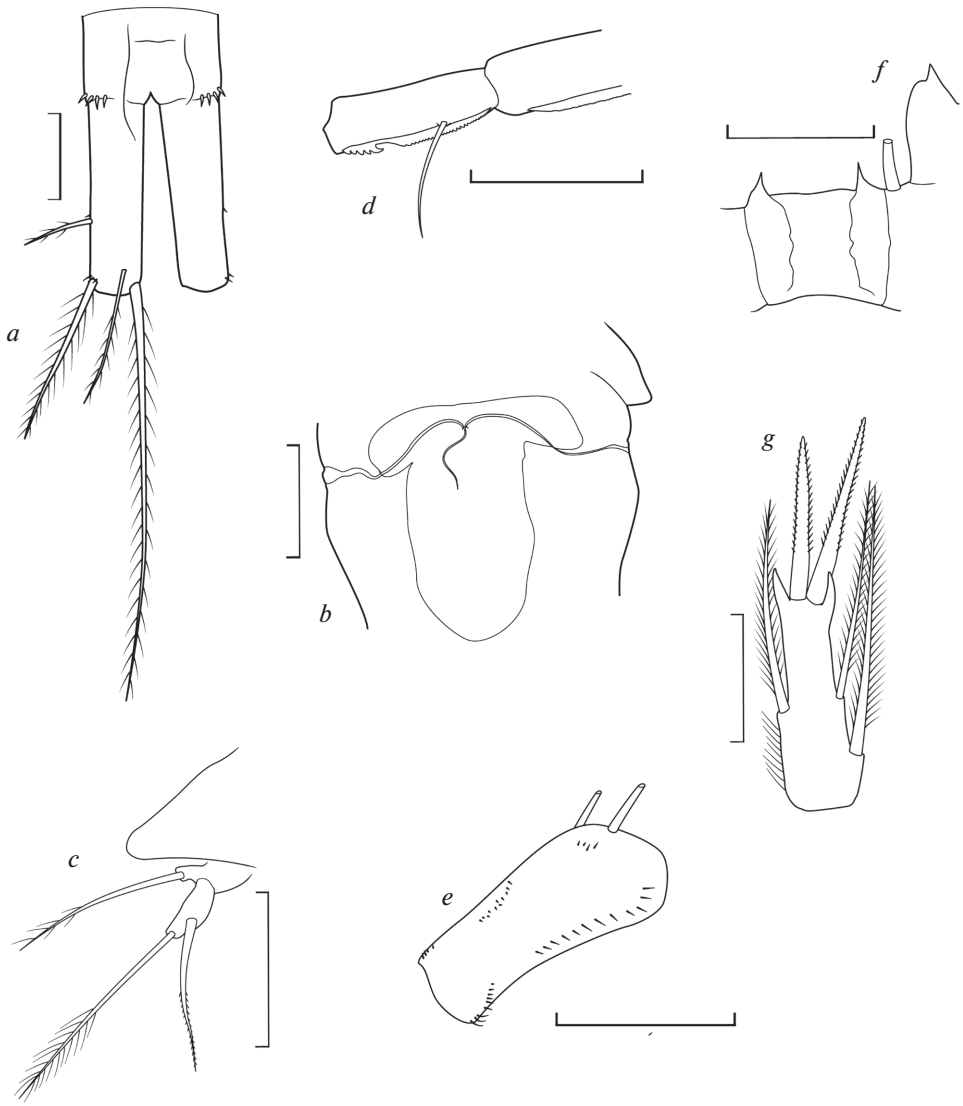

Рис. 2. *Mesocyclops pehpeiensis* Hu 1943: *a* – каудальные ветви, дорсально; *b* – семяприемник; *c* – P5; *d* – последние сегменты A1; *e* – базиподит A2, фронально; *f* – соединительная пластинка P4; *g* – последний членик эндоподита P4. Масштаб 70 мкм.

речные каналы встречаются у копуляторной поры под острым углом. Каудальные ветви (с соотношением длины к ширине 3.4–3.6) гладкие без волосков. У мест прикрепления боковой и наружной щетинок имеются мелкие шипики. Дорсальная и наружная щетинки соотносятся как 0.8–0.9 : 1. Соотношение длин каудальных щетинок, начиная от наружной: 1/3.8–4.1/5.2–5.6/2.4–2.6.

Антеннулы 17-члениковые, достигают нижней границы второго торакального сомита; их концевые членики несут широкую пилообразную гиалиновую мембрану с одним глубоким вырезом. Базиподит антенн с орнаментацией, подобной орнаментации *M. leuckarti*, дополнительно к которой имеются несколько мелких шипиков на фронтальной стороне у места прикрепления медиальных щетинок. Второй членик эндоподита антенн с 7 щетинками. Первая пара плавательных ног без щетинки на внутреннем выросте базиподита. Коксальная пластинка ног четвертой пары без волосков, по наружному краю с остроконечными выростами средней длины. Внутренние выросты базиподита этих ног без волосков. Дистальный членик эндоподита четвертой пары длинный и узкий (отношение длины и ширины 3.1–3.3), на конце с двумя крепкими шипами, внутренний в 1.1–1.2 раза длиннее наружного и в 0.9 раз короче членика. Рудиментная пятая пара ног (P5) двучлениковая, ее базальный членик с длинной оперенной щетинкой, конечный членик

апикально с оперенной щетинкой, которая в 1.2–1.3 раза длиннее медиальной шипообразной щетинки.

Вид внешне напоминает типовой *M. leuckarti*. И для их различения необходим детальный анализ семяприемника и строения ног четвертой пары. В своих исходных местах обитания представители этого вида крупнее, они достигают 1.7 мм (1.32 мм в среднем) (Hu, 1943; Guo, 2000), в то время как для инвазийных представителей характерен меньший размер (1.1–1.2 мм) (Reid, 1993; Anufriieva et al., 2014). Присутствие в водоемах большого количества *M. pehpeiensis*, как активного хищника, угнетает популяции кладоцер (Hwang et al., 2009) и способно контролировать численность личинок комаров (Marten et al., 2000).

Ключ для определения видов *Mesocyclops* из водоемов России

1. Латеральная поверхность последнего торакального сомита покрыта волосками..... *M. dissimilis* Defaye et Kawabata 1993

– Последний торакальный сомит не покрыт волосками.....(2)

2. Поровый канал семяприемника длинный и узкий, с боковым изгибом.....*M. pehpeiensis* Hu 1943

– Этот канал очень короткий и широкий, прямой при просмотре препарата строго вентрально без бокового разворота.....(3)

3. Шип P5 почти в два раза короче апикальной щетинки и примерно равен по длине латеральной.....*M. bodanicola* Kiefer 1929

– Этот шип почти равен апикальной щетинке и явственно длиннее латеральной щетинки..... (4)

4. Каудальные ветви относительно короткие, L/W < 4; все членики ExpP4 по наружному краю с волосками; дорсальная щетинка каудальных ветвей существенно короче наружной....*M. leuckarti* (Claus 1857)

– Каудальные ветви длиннее, L/W > 4; первый (проксимальный) членик ExpP4 по наружному краю с крепкими шипиками; дорсальная щетинка каудальных ветвей почти равна наружной.....*M. arakhlensis* Alekseev 1993.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке федеральной программы по изучению биоразнообразия животного мира АААА-А19-119020690091-0 РАН и при частичной финансовой поддержке РФФИ (20-04-00035). При подготовке данного исследования была задействована Федеральная коллекция Зоологического института РАН #96-03-16.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.Р., 1995. Cyclopoida // Определитель беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные: в 3 т. / Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб. Т. 2. 627 с.

Алексеев В.Р., Барабанщиков Е.И., 2006. Новый для фауны России вид *Mesocyclops* (Cyclopoida, Copepoda) из озера Ханка // Зоологический журнал. Т. 85. № 10. С. 1257–1260.

Рылов В.М., 1948. Cyclopoida пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. № 3. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 319 с.

Anufriieva E., Hołyńska M., Shadrin N., 2014. Current invasions of Asian Cyclopid species (Copepoda: Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the hypersaline and freshwater fauna // Annales Zoologici. V. 64. № 1. P. 109–130.

Connolly J.K., Watkins J.M., Hinchey E.K., Rudstam L.G., Reid J.W., 2019. The Asian cyclopoid copepod *Mesocyclops pehpeiensis* Hu 1943 reported from the western basin of Lake Erie // Journal of Great Lakes Research. V. 45. P. 196–201.

Guo X., 2000. A redescription of *Mesocyclops pehpeiensis* Hu, 1943 and notes on *Mesocyclops ruttneri* Kiefer, 1981 (Copepoda, Cyclopidae) // Hydrobiologia. V. 418. № 1. P. 33–43.

Hu Y.T., 1943. Notes on fresh-water copepods from Pehpei, Szechwan // Sinensia. V. 14. P. 115–128.

Hwang J.S., Kumar R., Kuo C.S., 2009. Impacts of predation by the copepod, *Mesocyclops pehpeiensis*, on life table demographics and population dynamics of four cladoceran species: a comparative laboratory study // Zoological Studies. V. 48. № 6. P. 738–752.

Marten G.G., Nguyen M., Ngo G., 2000. Copepod predation on *Anopheles quadrimaculatus* larvae in rice fields // Journal of vector ecology. V. 25. P. 1–6.

Mirabdullayev I.M., 1996. The genus *Mesocyclops* (Crustacea: Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. V. 81. № 1. P. 93–100.

Mirabdullayev I.M., Stuge T.S., Kuzmetov A.R., 1995. On *Mesocyclops ruttneri* Kiefer, 1981 a species new to Kazakstan // Selevinia. V. 2. P. 31–32.

Montoliu L., Miracle M.R., Elías-Gutiérrez M., 2015. Using DNA barcodes to detect non-indigenous species: the case of the Asian copepod *Mesocyclops pehpeiensis* Hu, 1943 (Cyclopidae) in two regions of the world // Crustaceana. V. 88. № 12-14. P. 1323–1338.

Reid J.W., 1993. New records and redescriptions of American species of *Mesocyclops* and of *Diacyclops bernardi* (Petkovski 1986) (Copepoda: Cyclopoida) // Bijdragen tot de Dierkunde. V. 63. № 3. P. 173–191.

Reid J.W., Ueda H. (Eds), 2003. Copepoda: Cyclopoida: Genera *Mesocyclops* and *Thermocyclops* // Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. V. 20. P. 1–318.

FIRST RECORD OF *MESOCYCLOPS PEHPEIENSIS* HU 1943 (COPEPODA, CYCLOPIDAE) IN THE FAR EAST OF RUSSIA

O. A. Chaban[1, *], V. R. Alekseev[1, **]

[1]*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab., 1, St. Petersburg, 199034 Russia*

**e-mail: och.zin@gmail.com*

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

Mesocyclops pehpeiensis Hu 1943 has been found in the Bogataya River, which connects the Bogatinskoe Reservoir to the Brazhnikov Bay, both near Vladivostok. This is the first record of this species from the Russian Far East. The morphology of this species is described and illustrated, and an identification key to this species is given.

Keywords: copepods, faunistics, zoogeography, first record, Primorye

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 1007–1018

УДК 595.768.12:591.9

РЕВИЗИЯ МАЛОИЗУЧЕННОЙ ВИДОВОЙ ГРУППЫ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ *CHRYSOLINA* (*SAHLBERGIANA*) ПОДРОДА *PEZOCROSITA* (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2021 г. Ю. Е. Михайлов[a, b, *], С. В. Решетников[c]

[a]*Уральский федеральный университет, Екатеринбург, 620002 Россия*

[b]*Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, 620100 Россия*

[c]*Русское энтомологическое общество, Новосибирск, 630111 Россия*

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

Поступила в редакцию 07.06.2020 г.
После доработки 20.07.2020 г.
Принята к публикации 24.07.2020 г.

Подрод *Pezocrosita*, первоначально выделенный Г.Г. Якобсоном в роде *Crosita*, позже был перенесен в род *Chrysolina* и в настоящее время включает 38 видов. *Pezocrosita* разделен на 7 видовых групп, среди которых группа *Chrysolina* (*sahlbergiana*) остается самой малоизученной, хотя включает типовой вид подрода. У *Ch. sahlbergiana* нами показано существование двух подвидов. Дано переописание локального эндемика гор Северного Урала в Свердловской области *Ch. hyperboreica* Mikhailov, ранее известного по единственному самцу. Из Западного Алтая описан новый вид *Ch. korgonica* sp. n. Приведен определительный ключ видов группы, обсуждаются реликтовый характер ее разорванного ареала, его связь с тундростепными сообществами.

Ключевые слова: жуки-листоеды, *Chrysolina*, *Pezocrosita*, Северный Урал, Минусинская котловина, Алтай, разорванный ареал, тундростепные виды, реликты

DOI: 10.31857/S0044513421070072

Подрод *Pezocrosita* был установлен Якобсоном (Jacobson, 1901) с типовым видом *Crosita kuznetzowi* Jacobson 1901 по первоначальному обозначению и монотипии. В другой работе Якобсон (Jacobson, 1901a) описал еще один вид, *Crosita sahlbergiana* Jacobson 1901, и поместил его в этот же подрод, ясно указав, что его типовым видом является *C. kuznetzowi* (с. 120). Обе работы вышли в разных журналах примерно в одно время, но для вида *Crosita kuznetzowi* и подрода *Pezocrosita* долгое время допускался разброс года описания с 1900 до 1902 (Mohr, 1966; Лопатин, 1970; Bienkowski, 2001). Точную дату указанной публикации в журнале "Труды Русского энтомологического общества"/ "Horae Societatis Entomologicae Rossicae" (в данном случае не всего тома, а оттисков этой статьи, согласно ст. 21.8 МКЗН) можно установить благодаря работе Кержнера (1984). Это декабрь 1900 г., что из-за смены календарного стиля и согласно ст. 21.3.1 МКЗН следует считать как 31 января 1901 г. Журнал "Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar", где была описана *C. sahlbergiana*, вышел в 1901 г. Отдельные оттиски из него тоже существуют (Bienkowski, 2019), но для этого журнала данных о точных датах публикации нет, поэтому согласно ст. 21.3.1 МКЗН (Международный кодекс ..., 2004) датой выхода тома нужно считать 31.12.1901 г.

Сам Якобсон (Jacobson, 1901, 1901a) отмечал, что оба описанных им вида по окраске и строению голеней стоят особняком в роде *Crosita* Motschulsky 1860. В этом роде все виды имеют металлическую окраску, а *C. kuznetzowi* и *C. sahlbergiana* внешне напоминают *Chrysolina limbata* (Fabricius 1775). Контканен (Kontkanen, 1957) на основании изучения формы эдеагуса предложил перенести этот подрод из рода *Crosita* в род *Chrysomela* Linnaeus 1758. Хотя намного раньше перенес свой вид *C. sahlbergiana* в род *Chrysomela* сам Якобсон (1925). Странно только, что в той же работе он никак не упомянул *C. kuznetzowi*. Перенос подрода *Pezocrosita* в род *Chrysomela*, окончательно оформленный Мором (Mohr, 1966), вызвал вторичную омонимию *Chrysomela kuznetzowi* (Jacobson 1901) с другим, ранее описанным тем же автором, видом *Chrysomela kuznetzowi* Jacobson 1897. На это обратил внимание Лопатин (1970) и дал *Chrysomela kuznetzowi* (Jacobson 1901) новое замещающее название *C. jacobsoni* Lopatin 1970. Оно в дальнейшем не пригодилось, т.к. Медведев (1982) синонимизировал *C. kuznetzowi* с *C. sahlbergiana*, впрочем, никак не пояснив свое решение.

Добавлять уже известные и вновь описанные виды в подрод *Pezocrosita* начали Мор (Mohr, 1966) и Лопатин (1970), а Беньковский (Bienkowski, 2001) довел число видов до 48, разделив на 9 видовых групп. Позже часть этих видов была перенесена в другие подрода – *Allohypericia* Bechyne 1950, *Chalcoidea* Motschulsky 1860, *Jeanclaudia* Mikhailov 2009 и *Hypochalcoidea* Bourdonné 2012. По мнению Бурдонэ (Bourdonné, 2012), подрод *Pezocrosita* должен включать всего 7 видов. В недавно вышедшем мировом обзоре рода *Chrysolina* Беньковский (Bienkowski, 2019) оставил в составе *Pezocrosita* sensu lato 38 видов и 7 видовых групп, указав на гетерогенность и возможный парафилетический характер этого подрода. Действительно, это единственный подрод *Chrysolina*, где обозначены видовые группы, ряд признаков в диагнозе подрода характерен только для отдельных групп, а в определительный ключ видовых групп (Bienkowski, 2019) пришлось включить представителей близких подродов *Allohypericia* и *Jeanclaudia*. Но при любом взгляде на подрод в нем присутствует группа наиболее близких к *C. sahlbergiana* видов, представляющая фактически *Pezocrosita* s. str.

В видовую группу *C.* (*sahlbergiana*) первоначально было включено 7 видов (Bienkowski, 2001), 5 из которых позже были перенесены в подрод *Jeanclaudia*. Остались в группе только *C. sahlbergiana* и *C. medvedevi* Lopatin 1970. Второй вид описан из низкогорного массива Кент в Центральном Казахстане, что на 1200 км юго-западнее типового местонахождения первого вида (Лопатин, 1970). Третьим видом группы стал *C. hyperboreica* Mikhailov 2002, единственный самец которого был найден одним из авторов Ю.Е. Михайловым в горах Северного Урала в 2000 г. Во время последующих экспедиций на этот же горный массив попытки снова найти этот вид не увенчались успехом, и лишь в 2016 г. была собрана серия жуков. Поскольку первоописание вида (Mikhailov, 2002) было сделано по единственному самцу, и в нем не был упомянут ряд признаков, необходимых для точного отнесения к подроду или видовой группе (Bienkowski, 2019), здесь будет дано переописание *C. hyperboreica*.

Дополнительным стимулом к написанию работы стала находка на Западном Алтае в 2019 г. экспедицией новосибирских энтомологов, в состав которой входил один из авторов С.В. Решетников, еще не описанного вида. Этот вид оказался очень близок к предыдущим, и тем самым стал четвертым видом группы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В июле 2016 г. при обследовании вершин Кытлымского массива в горной части Свердловской обл. в рамках международной программы GLORIA (Global Observation Research Initiative in Alpine Environments) впервые с момента находки в 2000 г. единственного типового экземпляра *C. hyperboreica* этот вид был пойман снова. В этот раз уже было предположение, что кормовым растением является полынь норвежская (*Artemisia norvegica*), и при тщательном обследовании ее куртинок были найдены еще жуки и личинки *C. hyperboreica*.

Особенность видов этой группы состоит в том, что они активны в ночное время, поэтому наиболее эффективным оказался сбор при наступлении темноты с помощью фонаря.

Упомянутые в работе экземпляры, включая типовые, хранятся в следующих коллекциях: ЗИН – Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург), ИСиЭЖ – Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), ЗМУХ – Зоологический музей Университета Хельсинки (Финляндия), КЛМ – коллекция Л.Н. Медведева (ныне передана в ЗИН), КСР – коллекция С.В. Решетникова (Новосибирск), КХК – коллекция Х. Киппенберга (Герцогенаурах, Германия), КЮМ – коллекция Ю.Е. Михайлова (Екатеринбург).

Изучение и измерения коллекционных экземпляров проводились под бинокулярным микроскопом МБС-10 с помощью окуляр-микрометра.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Подрод ***Pezocrosita*** Jacobson 1901

Типовой вид *Crosita kuznetzowi* Jacobson 1901 [*Chrysolina sahlbergiana jacobsoni* (Lopatin 1970)], по первоначальному обозначению.

Группа видов ***Chrysolina* (*sahlbergiana*)** [***Pezocrosita*** s. str.]

Chrysolina* (*Pezocrosita*) *sahlbergiana
(Jacobson 1901a: 120)

Crosita kuznetzowi была описана Якобсоном (Jacobson, 1901) по единственному самцу из Узунжула (Uzun-shul), теперь в Аскизском р-не Хакасии, где находились золотой прииск и дача Петра Ивановича Кузнецова (Калеменева, 2018), в честь которого был назван этот вид.

Crosita sahlbergiana Jacobson 1901 была описана по серии экземпляров (7♂♂, 3♀♀) из окрестностей Минусинска (Jacobson, 1901a). Т.е. оба вида описаны из Минусинской котловины, но разделены долиной р. Енисей, представляющей значимую зоогеографическую границу. При описании второго вида Якобсон (Jacobson, 1901a) указал на его отличия от первого, оговорившись, что *C. kuznetzowi* может оказаться уродливым экземпляром. Хотя различия двух видов были указаны достаточно четкие, после того, как Медведев (1982) свел *C. sahlbergiana* и *C. kuznetzowi* в синонимы, к этому вопросу последующие авторы больше не

возвращались, приняв предложенную трактовку (Bienkowski, 2001, 2019; Mikhailov, 2002; Kippenberg, 2010).

Однако в нашем распоряжении оказались экземпляры, которые являются топотипами обоих таксонов, описанных Якобсоном, и они имеют те же различия (см. определительный ключ ниже). А именно, самец из левобережной (хакасской) части Минусинской котловины (соответствует *C. kuznetzowi*) имеет явственно блестящие покровы, более правильную пунктировку надкрылий (рис. 1*a*), сильнее выраженную бороздку на передних голенях и очень сильно расширенные передние лапки (рис. 2*a*). В то же время, самцы из правобережной части Минусинской котловины (включая синтипы *C. sahlbergiana*) имеют слабо или шелковисто-блестящие покровы, менее правильную пунктировку надкрылий (рис. 1*b*), слабую бороздку на передних голенях и заметно расширенные передние лапки (рис. 2*b*). Самки обоих таксонов сверху матовые, но и у них обнаружились различия (самка *C. kuznetzowi* Якобсону известна не была). У самки из Хакасии голая линия снизу на первых члениках лапок широкая, а у самок из окрестностей Минусинска – более узкая. Т.е. оба описанных Якобсоном таксона хорошо различимы. Но поскольку по окраске и по форме эдеагуса значимых различий у экземпляров из Хакасии и Красноярского края не выявлено, их можно рассматривать в ранге подвидов.

Chrysolina* (*Pezocrosita*) *sahlbergiana sahlbergiana
(Jacobson 1901a)

Crosita (Pezocrosita) sahlbergiana Jacobson 1901a: 120 ("Fl. Jenissej: Ajatschinskaja, ad ripam Taganskoi protok et Minussinsk", синтипы в ЗИН, ЗМУХ, КЛМ, КХК, изучены).

Chrysomela sahlbergiana: Якобсон, 1925: 26.

Pezocrosita sahlbergiana: Kontkanen, 1957: 89.

Chrysomela (*Pezocrosita*) *sahlbergiana*: Mohr, 1966: 90.

Chrysolina (*Pezocrosita*) *sahlbergiana* (partim): Медведев, 1982: 245; Медведев, Дубешко, 1992: 100; Bienkowski, 2001: 182 (nota); Mikhailov, 2002: 70; Kippenberg, 2010: 410 (nota); Bienkowski, 2019: 133 (nota), 503–504.

Материал. Синтипы, 2♂♂, 2♀♀, с этикетками: "Minusinsk", "K. Ehnberg" или "Hammarstr.", "*Crosita* (*Pezocrosita*) *sahlbergiana* Jacobs. typ. G. Jacobson det." (ЗИН, ЗМУХ, КЛМ, КХК);

2♂♂, 2♀♀, Красноярский край, 5 км СЗ Минусинска, остепненные сопки, под куртинками *Potentilla sericea*, 31.VII.2002, Ю.Е. Михайлов (КЮМ).

1♀ без географической привязки с этикетками: "Coll. Mannh.", "cruenta Gebler. ex Sibir", "Ny för Samlingen" (ЗМУХ).

Распространение (рис. 3). Правобережная часть Минусинской котловины в Красноярском крае (окрестности Минусинска). Указания из Дархатской котловины в Северной Монголии (Медведев, 1982) требуют подтверждения.

Биотопы – каменистая степь на сопках периферии котловин, под куртинками *Potentilla sericea* и камнями (Михайлов, 2006).

Кормовое растение – полынь (*Artemisia* spp.) (Asteraceae). Питание жуков и личинок подтверждено в садках (Михайлов, 2006).

Этимология. Не указана автором (Jacobson, 1901a), однако из введения к статье с описанием ясно, что название дано в честь известного финского энтомолога Йона Зальберга (John Sahlberg) (1845–1920).

Chrysolina* (*Pezocrosita*) *sahlbergiana jacobsoni
(Lopatin 1970) stat. resurr., comb. n.

Crosita (*Pezocrosita*) *kuznetzowi* Jacobson 1901: 78 (Uzun-shul).

Chrysomela (*Pezocrosita*) *kuznetzovi*: Mohr, 1966: 90 (неправильное последующее написание).

Chrysolina kusnetzovi: Kontkanen, 1957: 89; Медведев, 1982: 245 (неправильное последующее написание).

Chrysomela (*Pezocrosita*) *jacobsoni* Lopatin, 1970: 183 nom subst. pro *Chrysomela kuznetzowi* Jacobson, 1901a non *Chrysomela kuznetzowi* Jacobson, 1895.

Chrysolina jacobsoniana Medvedev & Korotyaev 1976: 243 (неправильное последующее написание).

= *Chrysolina* (*Pezocrosita*) *sahlbergiana*: Медведев, 1982: 245.

Chrysolina (*Pezocrosita*) *sahlbergiana* (partim): Медведев, 1982: 245; Медведев, Дубешко, 1992: 100; Bienkowski, 2001: 182 (nota); Mikhailov, 2002: 65, 66 (рисунки переднеспинки и передней лапки), 70; Kippenberg, 2010: 410 (nota); Bienkowski, 2019: 133 (nota), 503–504.

Материал. Голотип (?), 1♂ с этикетками: "1150", "Cr. (Pezocrosita) rufolimbata G. Jacobs. typ. G. Jacobson det." (кЛМ).

1♂, 1♀, Респ. Хакасия, Аскизский р-н, 8 км ЮВ п. Бирикчуль, степные склоны, 18–19.VII.1990, С.Э. Чернышев, Д.В. Логунов (ИСиЭЖ).

Распространение (рис. 3) – левобережная часть Минусинской котловины (Аскизский р-н Хакасии).

Биотопы – остепненные склоны сопок.

Кормовые растения – вероятно, полынь (*Artemisia* spp.).

Этимология. Замещающее название дано в честь Г.Г. Якобсона. Первоначально таксон был назван в честь Петра Ивановича Кузнецова, у ко-

Рис. 1. Внешний вид представителей видовой группы *Chrysolina* (*sahlbergiana*): *a* – *C. sahlbergiana jacobsoni*, самец (Хакасия, окрестности п. Бирикчуль); *b* – *C. sahlbergiana sahlbergiana*, самец (Красноярский край, окрестности Минусинска); *c* – *C. sahlbergiana sahlbergiana*, самка (Красноярский край, окрестности Минусинска); *d* – *C. medvedevi*, голотип, самец (Казахстан, горы Кент ЮВ Каркаралинска); *e* – *C. hyperboreica*, голотип, самец (Свердловская обл., г. Серебрянский Камень); *f* – *C. hyperboreica*, типичная форма, самка; *g* – *C. hyperboreica*, красная форма, самец; *h* – *C. hyperboreica*, красная форма, самка (все Свердловская обл., Тылайско-Конжаковско-Серебрянский горный массив); *i* – *C. korgonica*, голотип, самец; *j* – *C. korgonica*, паратип, самка; *k*, *l* – *C. korgonica*, паратипы, самцы (все Алтайский край, Коргонский хребет). Масштаб 1 мм.

торого во время экспедиции по Южной Сибири в 1897 г. останавливался брат Г.Г. Якобсона Алексей.

Chrysolina* (*Pezocrosita*) *medvedevi (Lopatin 1970)

Chrysomela (*Pezocrosita*) *medvedevi* Lopatin 1970: 186 (Казахстан: Карагандинская обл.: горы Кент на юго-запад от Каркаралинска, 1464 м, голотип в ЗИН, изучен); Арнольди, Медведев, 1969: 413 (nomen nudum); Арнольди, Медведев, 1975: 1636, 1639 (экология).

Chrysolina (*Pezocrosita*) *medvedevi*: Лопатин, 1977: 152; Лопатин, Куленова, 1986: 105; Bienkowski, 2001: 182 (nota); Mikhailov, 2002: 67 (рис.), 70; Kippenberg, 2010: 410 (nota); Bienkowski, 2019: 133 (nota), 503–504.

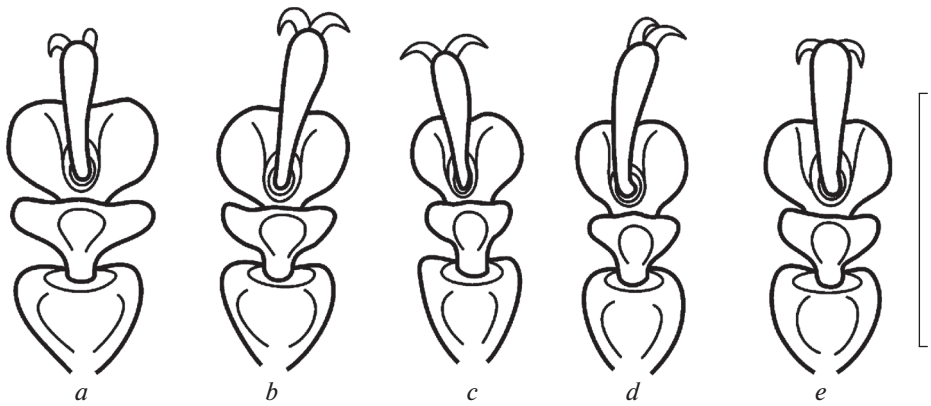

Рис. 2. Передняя лапка самцов видовой группы *Chrysolina* (*sahlbergiana*): *a* – *C. sahlbergiana jacobsoni*, *b* – *C. sahlbergiana sahlbergiana*, *c* – *C. medvedevi*, *d* – *C. hyperboreica*, *e* – *C. korgonica*. Масштаб 1 мм.

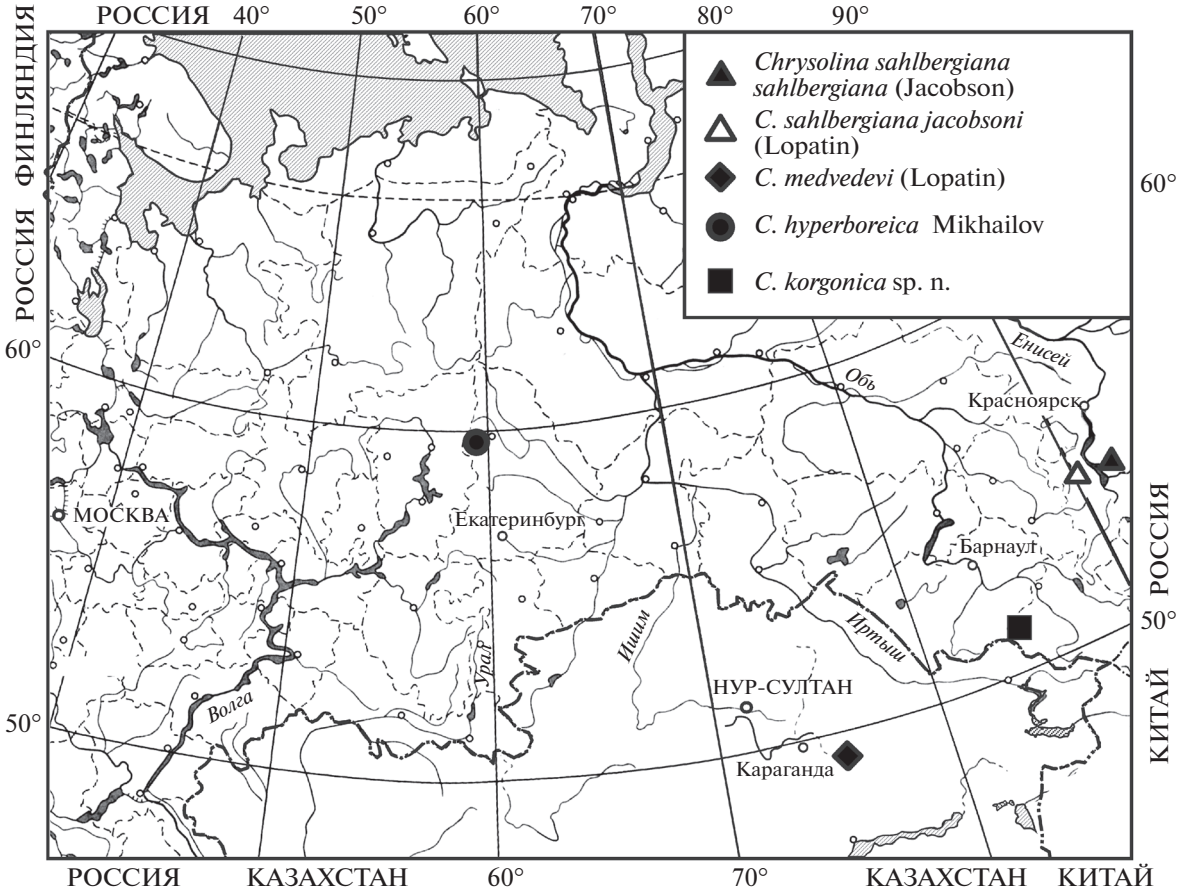

Рис. 3. Распространение жуков-листоедов видовой группы *Chrysolina* (*sahlbergiana*).

Материал. Голотип, самец, с этикетками: “г. Кент SO Каркаралинска Караг., Г. Медведев, 21 VII 962” [печатн.], “*Chrysom*. (*Pezocrosita*) *medvedevi* sp.n. [рукописн.] I.K. Lopatin det. 1967 [напечат.]”, “Holotypus [напечат.] *Chrysomela* (*Pezocrosita*) *medvedevi* Lopatin [рукописн.]”, *Chrysolina* (*Pezocrosita*) *medvedevi* (Lopatin 1970), Yu. Mikhailov det., 2010 (ЗИН).

Распространение (рис. 3). Локальный эндемик горного массива Кент (Каркаралинско-Кентский горный узел) в Карагандинской обл. Казахстана. Известен только из типового место-

нахождения (Арнольди, Медведев, 1969, 1975; Лопатин, 1970).

Биотоп – скалистые и щебнистые вершинные плато в наиболее возвышенной юго-восточной части горного массива на высотах 1300–1464 м (Арнольди, Медведев, 1975).

Кормовые растения – вероятно, полынь *Artemisia* spp.

Этимология (Лопатин, 1970). Вид назван в честь известного специалиста по жукам-чернотелкам, сотрудника ЗИН РАН, профессора Глеба Сергеевича Медведева (1931–2009).

Chrysolina* (*Pezocrosita*) *hyperboreica Mikhailov 2002

Chrysolina (*Pezocrosita*) *hyperboreica* Mikhailov, 2002: 64 (Северный Урал: горный массив Конжаковский Камень, г. Серебрянский Камень, голотип в ИСиЭЖ); Kippenberg, 2010: 413 (nota); Bienkowski, 2019: 132 (nota), 503–504.

Материал. Голотип, самец с этикетками: “Сев. Урал, массив Конжак. Камень, юж. отрог г. Серебрянский Камень, г. тундра, 9.VIII.2000, Ю.Е. Михайлов leg.”, “HOLOTYPE *Chrysolina hyperboreica* n. sp. Yu. Mikhailov det., 2000” (ИСиЭЖ).

1♀, Свердловская обл., Тылайско-Конжаковско-Серебрянский массив, вершинное плато г. Трапеция, h = 1200 м, горная тундра, почвенные ловушки, 25.07.2016, Ю.Е. Михайлов leg. (КЮМ); 2♂♂, 3♀♀, там же, западный склон горы Трапеция, h = 1150 м, горная тундра, в куртинках *Artemisia norvegica*, 25.07.2016, Ю.Е. Михайлов leg. (КЮМ); 2♂♂, 3♀♀, там же, восточный отрог горы Трапеция, h = 1150 м, горная тундра, в куртинках *Artemisia norvegica*, 29.07.2016, Ю.Е. Михайлов leg. (КЮМ).

Описание. Самцы удлиненно-овальные, шелковисто блестящие, длина тела (мм) 6.2–7.1, ширина 4.0–4.3. Самки продолговато-яйцевидные, матовые, длина тела (мм) 6.9–8.3, ширина 4.2–5.0. Надкрылья бронзовые, голова, переднеспинка и щиток бронзово-зеленые (бронзовая форма) (рис. 1*e*–1*f*) или надкрылья кирпично-красные с зачерненным швом и точками пунктировки, переднеспинка темно-бурая (красная форма) (рис. 1*g*–1*h*). Ноги черные, усики, челюстные щупики и лапки темно-бурые, 1-й и 2-й членики усиков снизу и коготки рыжие.

Наличник густо и мелко пунктирован, лоб в более редкой пунктировке. Фронтальный шов слабо прочерчен, углублен только по краям, эпикраниальный шов намечен только в верхней половине (у самок часто вообще не выражен). Последний членик челюстных щупиков у самцов поперечный, топоровидно расширенный, с прямо срезанной вершиной, в 1.2 раза шире длины, в 1.6 раза длиннее и в 1.5 раза шире предыдущего членика; у самок – продолговато-овальный, с прямо срезанной вершиной, в 1.3 раза длиннее ширины, в 1.7 раза длиннее и в 1.1 раза шире предыдущего членика.

Антенна прикреплена в 1.4 раза ближе к наличнику, чем к глазу. Отношение длины 1–3 члеников усиков как 8 : 4 : 6. 10-й членик в 1.2 раза длиннее ширины, 11-й членик – в 2 раза. Орбитальные линии выражены и углублены только в верхней четверти глаза.

Переднеспинка в 1.8–1.9 раза шире длины, с наибольшей шириной перед серединой, диск слабо равномерно выпуклый, заметно шагренированный, густо и мелко пунктированный, кроме гладкой средней линии (размер пунктировки диска не отличается у самцов и самок). Бока округлены только в дистальной части, а в основной части почти прямолинейно сужаются, редко у самок могут быть слегка выемчатые. Ширина между передними углами в 1.3 раза меньше ширины в основании у обоих полов. Передние углы умеренно выдающиеся, округло-треугольные, базальные углы почти прямые или тупоугольные у самцов, а у самок могут быть приострены. Передний край окаймлен и широко вырезан, покрыт многочисленными короткими щетинками; задний край посредине заметно дуговидно выступающий. Передние шетинконосные поры отсутствуют. Боковые валики широкие, пунктированы несколько мельче, но так же густо как диск; у обоих полов в основании составляют от 1/4 до 1/3 ширины переднеспинки. Боковые вдавления дуговидные, непрерывные и отчетливые по всей длине, состоят из полностью слившихся грубых точек, а в базальной четверти или трети имеют отвесные стенки и сильно углублены.

Проплевры продольно выпуклые, снаружи с сетью поперечных и продольных морщинок, без наружного окаймления, базальная складка неглубокая. Межтазиковый отросток простернума у обоих полов со слабым продольным углублением, покрытым крупными грубыми точками. Длины простернума и метастернума равны. Метастернум глубоко окаймлен на переднем крае, он в 1.4 раза короче первого стернита брюшка.

Щиток треугольный с округленной вершиной, одинаковой длины и ширины, либо в 1.2 раза шире длины, пунктирован так же, как и диск переднеспинки. Надкрылья в основании едва шире основания переднеспинки, максимально расширены перед серединой, без плечевого бугорка, в 2.2–2.3 раза длиннее ширины (у обоих полов). Первичная пунктировка надкрылий мелкая, у самцов несколько крупнее, чем у самок, образует попарно сближенные ряды, которые частично маскируются густой вторичной пунктировкой; вторичная пунктировка лишь в 1.5 раза мельче первичной, широкие четные междурядья пунктированы заметно чаще узких нечетных. Почти все

точечные ряды в разной степени спутанные, особенно ряды 4–7 за серединой, где ряды 5 и 6 могут даже не прослеживаться. Прищитковый ряд короткий, из 7–9 точек. Междурядья плоские, изредка только третье междурядье слабо выпуклое. Точки боковой бороздки крупнее и реже, чем в рядах надкрылий. Пришовная бороздка отсутствует. Эпиплевры наклонные, видны по всей длине, в мелких морщинках. Густые, короткие щетинки расположены лишь в дистальной части эпиплевры. Крылья рудиментарные, узкие, лишь едва заходят за задний край метастернума.

Передние лапки самцов умеренно расширены (рис. 2*d*), в 2.3 раза длиннее ширины, отношение ширины 1–3 члеников передних лапок как 3.1 : 2.8 : 3.4. Волосяная щетка на подошве всех лапок самцов цельная. Лапки самок узкие, в 2.5–2.7 раза длиннее ширины, отношение ширины 1–3 члеников передних лапок как 2.4 : 2.0 : 2.7, 1-е членики всех лапок снизу с узкой голой линией.

Пигидий со слабо углубленным широким вдавлением в базальной трети у обоих полов. Первый стернит брюшка широко окаймлен на переднем крае, выступ между задними тазиками покрыт крупной грубой и морщинистой пунктировкой, остальная поверхность пунктирована мелко и редко. Последний стернит брюшка самца посредине очень слабо выпуклый, почти плоский, пунктирован рядом точек среднего размера только вдоль заднего края, по бокам слегка вдавлен и покрыт морщинками; его вершина окаймлена и слегка дуговидно вырезана. Последний стернит брюшка самки равномерно выпуклый, редко пунктирован в задней части точками среднего размера, в передней части – мелкими; его вершина прямо срезана. Эдеагус (рис. 4*c*) латерально слабее изогнут, его вершина коротко сужена.

Дифференциальный диагноз. От *C. sahlbergiana* и *C. medvedevi* отличается более стройным (узким) телом и полностью металлической окраской (у типичной формы); боковые валики переднеспинки широкие, отделены от диска сплошными неглубокими бороздками, которые в базальной четверти сильно углублены и имеют отвесные стенки (рис. 1*e*–1*h*). Эдеагус имеет общую для группы характерную форму и флагеллум, но заметно меньше и у́же, отличается слабым латеральным изгибом и формой вершины (рис. 4*c*–4*d*).

Распространение (рис. 3). Североуральский горно-тундровый вид. Локальный эндемик Кытлымского (Тылайско-Конжаковско-Серебрянского) горного массива в Свердловской обл.

Биотопы – мохо-травяно-кустарничковая горная тундра.

Кормовое растение – *Artemisia norvegica* (Asteraceae). В куртинках этого растения были собраны жуки и личинки, питание подтверждено в садках.

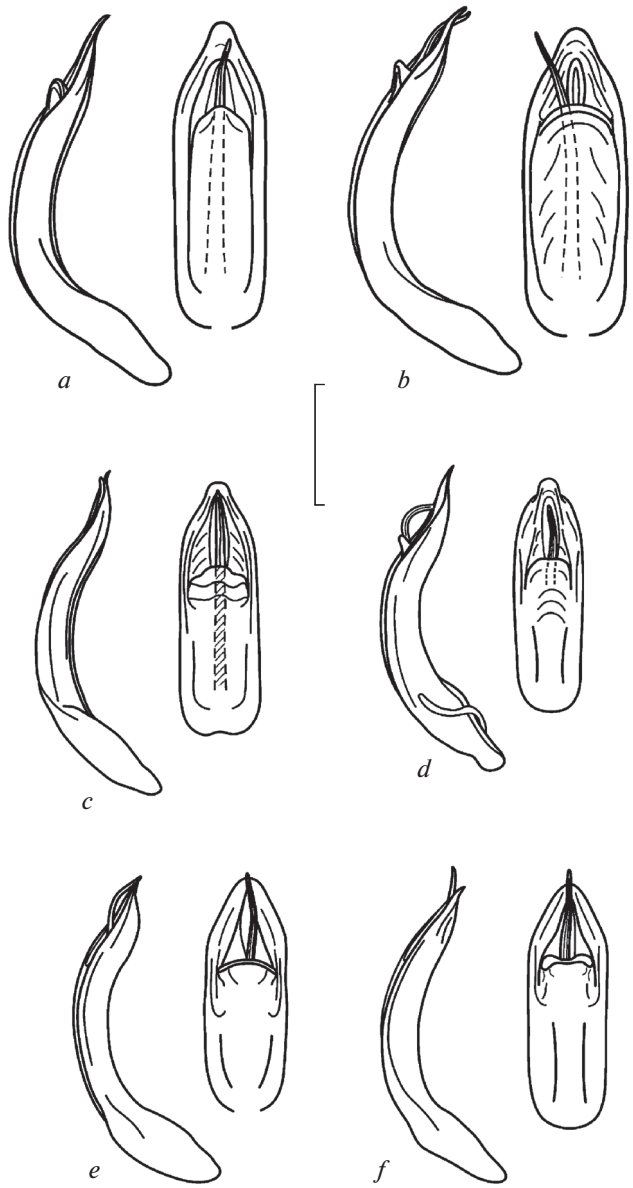

Рис. 4. Эдеагус сверху (слева) и сбоку (справа): *a* – *Chrysolina sahlbergiana sahlbergiana*, топотип (окрестности Минусинска); *b* – *C. medvedevi*, голотип; *c* – *C. hyperboreica*, голотип; *d* – *C. hyperboreica* (гора Трапеция); *e*, *f* – *C. korgonica*, голотип и паратип. Масштаб 1 мм.

Этимология (Mikhailov, 2002). Название происходит от Гиперборейских гор, древнего названия северной части Уральского хребта.

Chrysolina (*Pezocrosita*) *korgonica*
Mikhailov et Reshetnikov sp. n.

Материал. Голотип, самец с этикетками: “Алтай, Коргонский хр., верх. р. Кума, 10 км ЮЗ

с. Усть-Кумир, 2150–2200 м, 6.07.2019, А.А. Гурина, Р.Ю. и Е.Р. Дудко", "HOLOTYPE *Chrysolina korgonica* n. sp. Yu. Mikhailov et S. Reshetnikov design., 2019" (ИСиЭЖ); паратипы: 14♂♂, 1♀, там же, 6.07.2019, А.А. Гурина, Р.Ю. и Е.Р. Дудко leg. (КЮМ); 13♂♂, 8♀♀, там же, 6.07.2019, С.В. Решетников leg. (КСР).

Описание. Самец (голотип) продолговато-овальный, длина тела 7.4 мм, ширина 4.7 мм. Надкрылья темно-зеленые, голова, переднеспинка и щиток темно-бронзовые. Ноги черные, усики, челюстные щупики и лапки темно-бурые, 1-й и 2-й членики усиков снизу и коготки рыжие.

Наличник густо и крупно пунктирован, лоб в такой же крупной пунктировке. Фронтальный шов слабо прочерчен, углублен только по краям, эпикраниальный шов намечен только в верхней половине. Последний членик челюстных щупиков поперечный, топоровидно расширенный, с прямо срезанной вершиной, в 1.3 раза шире длины, в 1.6 раза длиннее и в 1.3 раза шире предыдущего членика.

Антенна прикреплена в 1.4 раза ближе к наличнику, чем к глазу. Отношение длины 1–3 члеников усиков как 9 : 5 : 7. 10-й членик длиннее ширины в 1.2 раза, 11-й членик – в 1.8 раза. Орбитальные линии узкие, углублены только в верхней четверти глаза.

Переднеспинка в 2.0 раза шире длины, с наибольшей шириной перед серединой, диск равномерно выпуклый, мелко шагренированный, густо пунктированный точками среднего размера. Бока широко и правильно округлены (рис. 1*i*). Ширина между передними углами в 1.4 раза меньше ширины в основании. Передние углы сильно выдающиеся, округленные, базальные углы слабо тупоугольные, почти прямые. Передний край широко окаймлен и покрыт щетинками, задний край посредине заметно дуговидно выступающий. Передние щетинконосные поры отсутствуют. Боковые валики широкие, пунктированы намного мельче, чем диск; в основании составляют 1/4 ширины переднеспинки. Боковые вдавления дуговидные, непрерывные и отчетливые по всей длине, состоят из полностью слившихся грубых точек, а в базальной трети имеют отвесные стенки. Проплевры продольно выпуклые, снаружи с неправильными поперечными морщинками, без наружного окаймления, базальная складка неглубокая. Межтазиковый отросток простернума покрыт крупными грубыми точками, без выраженного продольного углубления. Длины простернума и метастернума равны. Метастернум глубоко окаймлен на переднем крае, он в 1.25 раза короче первого стернита брюшка.

Щиток треугольный с заостренной вершиной, в 1.1 раза шире длины, гладкий, не пунктированный. Надкрылья в основании едва шире основания переднеспинки, максимально расширены за серединой, без плечевого бугорка, в 2.3 раза длиннее ширины. Первичная пунктировка надкрылий средней величины, плотная, образует попарно сближенные, слегка спутанные ряды, которые маскируются густой вторичной пунктировкой. Вторичная пунктировка ненамного мельче первичной, широкие четные междурядья пунктированы чаще и крупнее узких нечетных, покрыты морщинками. Прищитковый ряд короткий, плохо заметный, из 5–6 точек. Все междурядья плоские. Точки боковой бороздки крупнее и реже, чем в рядах надкрылий. Пришовная бороздка отсутствует. Эпиплевры наклонные, видны по всей длине, в мелких морщинках. Густые, короткие щетинки расположены лишь в дистальной части эпиплевры. Крылья рудиментарные, короткие, округленные, достигают лишь заднего края метастернума.

Все лапки умеренно расширены (рис. 2*e*), передние в 2.4 раза длиннее ширины, отношение ширины их 1–3 члеников как 3.2 : 3.0 : 4.0. Волосяная щетка цельная на подошве всех лапок.

Пигидий со слабо углубленным широким вдавлением в базальной трети. Последний стернит брюшка поперечно выпуклый, крупно и грубо пунктирован, его вершина окаймлена и слегка дуговидно вырезана. Эдеагус (рис. 4*e*–4*f*) латерально сильнее изогнут, не сужается дуговидно к вершине, которая широко округлена и имеет треугольную форму.

Изменчивость. Самцы. Длина тела (мм) 6.8–7.5, ширина 4.2–4.7. Преобладает окраска как у голотипа, реже весь верх фиолетовый с зеленым отливом или черно-бронзовый (рис. 1*k*–1*l*).

Самки (рис. 1*j*) продолговато-овальные или яйцевидные, матовые, длина тела (мм) 7.4–8.0, ширина 4.5–4.9. Надкрылья темно-зеленые, голова, переднеспинка и щиток темно-бронзовые. Реже весь верх фиолетовый с зеленым отливом или черно-бронзовый. Лапки узкие, 1-е членики всех лапок с узкой голой линией (пробором). Последний стернит брюшка слабо поперечно выпуклый, пунктирован точками среднего размера, его вершина очень слабо дуговидно вырезана.

Этимология. Название происходит от Коргонского хребта на Алтае, где был найден этот вид.

Среди бескрылых (с редуцированными крыльями) жуков-листоедов *Chrysolina* группа видов *C.* (*sahlbergiana*) в подроде *Pezocrosita* габитуально ближе всего к видовой группе *C.* (*convexicollis*), а в

роде *Chrysolina* – к подроду *Jeanclaudia* Mikhailov 2006. Различия даны в ключе:

1(2) Надкрылья в спутанной пунктировке, иногда лишь со следами точечных рядов. Переднеспинка с сильно углубленной и расширенной боковой бороздкой лишь в основной трети. Лапки самцов слабо расширены .....Подрод *Pezocrosita* (видовая группа *C. convexicollis*)

2(1) Надкрылья с точечными рядами

3(4) Пигидий с глубокой продольной бороздкой в апикальной половине. Переднеспинка с передними щетинконосными порами, ее боковая бороздка узкая, слабо углубленная и непрерывная по всей длине, у некоторых видов – только в основной трети. Эдеагус без флагеллума либо флагеллум короткий и не выступающий ..... Подрод *Jeanclaudia*

4(3) Пигидий без глубокой продольной бороздки в апикальной половине. Передние шетинконосные поры на переднеспинке отсутствуют. Боковая бороздка переднеспинки узкая, непрерывная по всей длине, умеренно или сильно углубленная. Флагеллум эдеагуса узкий, бичевидный, всегда выступает из вершинного отверстия.....подрод *Pezocrosita* (видовая группа *C. sahlbergiana*)

Определительная таблица видов группы *C. sahlbergiana*

1(6) Переднеспинка черная, надкрылья с широкой красной каймой или почти полностью красные (рис. 1*a*–1*d*). Брюшко красное. Боковые валики переднеспинки широкие, выпуклые, отделены от диска умеренно углубленной бороздкой с отвесной наружной стенкой. У самок 1-й членик всех лапок снизу с более или менее широкой голой линией

2(5) Тело более продолговатое. Надкрылья черные, их широкое базальное и постепенно суживающееся кзади боковое окаймление, а также эпиплевры рыжевато-красные (рис. 1*a*–1*c*). Лапки самца сильно расширенные. Переднеспинка с правильно округленными боковыми краями. Эдеагус более узкий, параллельносторонний, плавно сужается к сильнее оттянутой вершине (рис. 4*a*)

3(4) У самцов верх шелковисто-блестящий, передние лапки сильно расширенные (рис. 2*b*). Голая линия снизу на первых члениках лапок самок средняя. Щиток полуовальный. Ряды пунктировки надкрылий более спутанные, у самцов точки в рядах менее крупные. Длина 6.0–7.5 мм (самцы), 7.5–8.2 мм (самки), ширина 4.1–4.9 мм (самцы), 5.0–5.5 мм (самки). Минусинская котловина в Красноярском крае, (?) Дархатская котловина в Северной Монголии ..... *C. sahlbergiana sahlbergiana* (Jacobson 1901)

3(4) У самцов верх блестящий, передние лапки очень сильно расширенные (рис. 2*a*). Голая линия снизу на первых члениках лапок самок широкая. Щиток треугольный. Ряды пунктировки надкрылий правильные, у самцов точки в рядах более крупные. Длина 7.4–8.0 мм (самцы), 8.0 мм (самки), ширина 4.5–5.0 мм (самцы), 5.2 мм (самки). Минусинская котловина в Хакасии .....*C. sahlbergiana jacobsoni* (Lopatin 1970)

5(2) Тело более округлое. Надкрылья одноцветные, от кирпично-красных до красновато-коричневых, с узким черным окаймлением основания, боковых краев и шва (рис. 1*d*). Лапки у самца умеренно расширенные (рис. 2*c*). Боковые края переднеспинки слабо округленные, в средней части почти прямые. Щиток широко-треугольный (в 1.5 раза шире длины), блестящий, в редких точках, его вершина остроугольная. Первичная пунктировка надкрылий средняя, собрана в попарно сближенные ряды. Эдеагус более массивный и широкий, слабее сужается к менее оттянутой вершине (рис. 4*b*). Длина 7.0–8.0 мм (самцы), 7.0–9.0 мм (самки), ширина 5.4 (самцы). Центральный Казахстан: Карагандинская обл.: горный массив Кент .....*C. medvedevi* (Lopatin 1970)

6(1) Верх полностью металлической окраски, если же надкрылья кирпично-красные, то переднеспинка коричневая. У самок 1-й членик всех лапок снизу с узкой голой линией

7(8) Мельче, тело более стройное (узкое): длина 6.2–7.0 мм (самцы), 6.9–8.3 мм (самки), ширина 4.0–4.3 мм (самцы), 4.2–5.0 мм (самки). Переднеспинка у́же (в 1.8–1.9 раза шире длины), ее бока в основной части почти прямые, и к основанию слегка сужаются, а у самок могут быть слегка выемчатые. Надкрылья бронзовые, переднеспинка и щиток бронзово-зеленые (типичная форма) или надкрылья кирпично-красные с зачерненным швом и точками пунктировки, переднеспинка темно-бурая (красная форма). Боковые валики переднеспинки широкие, отделены от диска сплошными неглубокими бороздками, которые в базальной четверти сильно углублены. Эдеагус (рис. 4*c*–4*d*) латерально слабее изогнут, его вершина коротко сужена. Свердловская обл.: Тылайско-Конжаковско-Серебрянский горный массив ..... *C. hyperboreica* Mikhailov 2002

8(7) Крупнее (длина 6.8–7.5 мм (самцы),7.4–8.0 мм (самки), ширина 4.2–4.7мм (самцы), 4.5–4.9 мм (самки)), переднеспинка шире (в 2.0 раза шире длины), ее бока широко и правильно округленные. Надкрылья темно-зеленые, голова, пе-

реднеспинка и щиток черно-бронзовые; реже весь верх фиолетовый с зеленым отливом или черно-бронзовый. Эдеагус (рис. 4*e*–4*f*) латерально сильнее изогнут, его вершина треугольной формы и широко округлена. Алтайский край: Коргонский хребет ..... *Ch. korgonica* sp. n.

ОБСУЖДЕНИЕ

Виды в группе *Chrysolina* (*sahlbergiana*) очень близки по строению эдеагуса (рис. 4) и ряду важных систематических признаков, но при этом легко различаются по окраске и форме тела (рис. 1). Представители видовой группы также экологически близки, хотя *Chrysolina sahlbergiana* встречается в каменистой степи на склонах невысоких сопок в Минусинской котловине, а *C. medvedevi* – на вершинных плато горного массива Кент в Центральном Казахстане на высоте около 1400 м над ур. м. При этом нужно учесть, что в горах Кент выражена высотная поясность и только в наиболее возвышенных частях есть каменистые полынные степи. Географически ближе к первым двум видам оказался описанный в данной работе *C. korgonica*, найденный в горах Западного Алтая на высоте 2200 м над ур. м. А наиболее удаленная от всех находка – это североуральский вид *C. hyperboreica*. Однако и эти виды предпочитают каменистые вершинные плато, разница лишь в том, что в горах Алтая и Урала это пояс горных тундр.

Впрочем, различия между современными горно-тундровыми и степными ландшафтами нивелируются, если учесть, что на обширных пространствах Голарктики в течение четырех холодных периодов (стадиалов) плейстоцена существовали криоаридные растительные сообщества, сочетавшие элементы тундровой и степной биоты. Во время сартанского стадиала (МИС-2) в конце плейстоцена так называемые тундростепи распространились почти по всей территории России (Матросова, 2009). В настоящее время от обширного в прошлом зонального биома остались лишь небольшие фрагменты, а виды жесткокрылых, которые в плейстоценовых отложениях северо-востока или юго-запада Сибири встречались совместно, теперь приурочены к различным, и даже весьма удаленным территориям (Жерихин, 2003; Gurina et al., 2019).

Классическими примерами тундростепных видов листоедов являются *Chrysolina* (*Allohypericia*) *arctica* L. Medvedev 1980 и *C.* (*Chalcoidea*) *brunnicornis vrangeliani* Voronova 1982 с о-ва Врангеля (Хрулева, 2009). Они относятся к другим подродам *Chrysolina*, чем рассматриваемая здесь видовая группа, но при этом также питаются на различных видах полыни.

Виды группы *C.* (*sahlbergiana*) также можно рассматривать в качестве реликтовой тундростепной группировки жуков-листоедов. Типовой вид группы описан из Аскизского р-на Хакасии, где по отрогам Абаканского хребта в Минусинской котловине как раз сохранились участки реликтовых типчаково-дриадовых тундростепей (Ершова, Маскаев, 1998–2000). Помимо этого, все известные виды группы – локальные эндемики, ареал которых ограничен одним горным массивом или межгорной котловиной, а расстояния между точками находок разных видов могут составлять более 1000 км (рис. 3). Характер столь сильно фрагментированного ареала (в Минусинской котловине, Казахском мелкосопочнике и Алтае) нельзя объяснить только сложностью сбора, но можно привлечь данные палеоэнтомологии. Ведь оказалось, что у значительной части видов жесткокрылых из позднеплейстоценовых комплексов юга Западно-Сибирской равнины в настоящее время ареалы смещены в северном, южном или восточном направлении. И виды, ареалы которых сместились на юг и восток, обитают сейчас в горных степях Центрального и Восточного Казахстана либо в межгорных котловинах Алтае-Саянской горной страны (Gurina et al., 2019).

Несколько особняком стоит *C. hyperboreica* из горных тундр Северного Урала. Но состав высокогорной флоры массивов Кытлымский и Денежкин Камень указывает на то, что в плейстоцене и на этих массивах существовали тундростепные сообщества, от которых в современных условиях сохранились только отдельные виды растений, чему способствовали особенности термического и водного режима ультраосновных пород (Куликов, 2002). А целый ряд видов членистоногих из реликтовых тундростепей на северо-востоке Азии в настоящее время отмечен в горах не только Южной Сибири, но и Урала (Хрулева, 2009). Среди жесткокрылых к тундростепным видам в горах Урала, кроме *C. hyperboreica*, можно отнести также листоеда *Chrysolina* (*Lithopteroides*) *exanthematica gemmifera* Motschulsky 1860 и жужелицу *Carabus sibiricus* Fischer von Waldheim 1822.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность Р.Ю. Дудко (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск) за предоставленный материал, А.Г. Мосейко (ЗИН, С.- Петербург) за возможность изучения типов и помощь в фотофиксации экземпляров, Л.Н. Медведеву (ИПЭЭ, Москва) и Х. Киппенбергу (Герцогенаурах, Германия) за возможность изучения их коллекций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди Л.В., Медведев Л.Н., 1969. Состав и анализ фауны Западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника и пустыни Бетпакдала. Листоеды (Chrysomelidae) // Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Ч. 1. Л.: Наука. С. 408–417.

Арнольди Л.В., Медведев Л.Н., 1975. Эколого-фаунистический обзор фауны листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Центрального Казахстана // Зоологический журнал. Т. 54. Вып. 11. С. 1634–1642.

Ершова Э.А., Маскаев Ю.М., 1998–2000. Типчаково-дриадовые тундростепи (*Festuca pseudovina* + *Dryas oxyodonta*) // Электронный атлас "Биоразнообразие животного и растительного мира Сибири" [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.nsc.ru/win/elbib/bio/green/26.html. Дата обращения: 04.04.2020

Жерихин В.В., 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 548 с.

Калеменева Н., 2018. В Минусинскую степь // Газета "Хакасия". № 133–134 от 19 июня 2018 г. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://gazeta19.ru/index.php/pechatnaya-versiya/item/14139-v-minusinskuyu-step. Дата обращения: 04.04.2020

Кержнер И.М., 1984. Даты публикации издания "Труды Русского энтомологического общества" и "Horae Societatis Entomologicae Rossicae", 1861–1932 // Энтомологическое обозрение. Т. 63. Вып. 4. С. 849–856.

Куликов П.В., 2002. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре массива Денежкин Камень и их значение для познания генезиса высокогорной флоры Урала // Экологические проблемы горных территорий. Материалы междунар. науч. конф. Екатеринбург: Академкнига. С. 89–93.

Лопатин И.К., 1970. Обзор видов рода *Chrysomela*, подрода *Pezocrosita* Jcbs. (Coleoptera: Chrysomelidae) из Средней Азии и Казахстана // Энтомологическое обозрение. Т. 49. Вып. 1. С. 183–196.

Лопатин И.К., 1977. Жуки-листоеды (Chrysomelidae) Средней Азии и Казахстана. Л.: Наука. 270 с.

Лопатин И.К., Куленова К.З., 1986. Жуки-листоеды (Chrysomelidae) Казахстана: определитель. Алма-Ата: Наука. 200 с.

Матросова Т.В., 2009. Изменение растительности и климата Северной Чукотки за последние 350 тыс. лет (по палинологическим данным осадков оз. Эльгыгытгын) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 23–30.

Медведев Л.Н., 1982. Листоеды МНР: определитель. М.: Наука. 304 с.

Медведев Л.Н., Дубешко Л.Н., 1992. Определитель листоедов Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутск. гос. ун-та. 224 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2004. Изд. четвертое: Пер. с англ. и фр. Второе, исправленное изд. русского перевода. М.: Товарищество научных изданий КМК. 223 с.

Михайлов Ю.Е., 2006. Преимагинальные стадии и экология *Chrysolina* (*Pezocrosita*) *sahlbergiana* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. Т. 85. № 7. С. 906–909.

Хрулева О.А., 2009. Группировки членистоногих острова Врангеля в контексте особенностей современных и плейстоценовых тундростепных энтомофаун северо-востока Азии // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. Отв. ред. Бабенко А.Б. и др. Москва-София: Товарищество научных изданий КМК и PENSOFT. С. 124–167.

Якобсон Г.Г., 1925. Жуки-листоеды Южного Енисея // Ежегодник Гос. Музея им. Н.М. Мартьянова. Т. 3. Вып. 1. С. 1–52.

Bienkowski A.O., 2001. A study on the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860, with a checklist of all the described subgenera, species, subspecies, and synonyms (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // Genus. V. 12. Fasc. 2. P. 105–235.

Bienkowski A.O., 2019. *Chrysolina* of the world – 2019 (Coleoptera: Chrysomelidae). Taxonomic review. Livny: Mukhametov G.V. Publ. 919 p.

Bourdonné J.-C., 2012. Révision du genre *Chalcoidea* Motschulsky, 1860 avec description d'une espèce nouvelle, *Chalcoidea* (s. str.) *hollandei* (1ère partie) (Coleoptera, Chrysomelidae, Chrysomelinae) // Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.). V. 28. Fasc. 2. P. 99–181.

Gurina A.A., Dudko R.Yu., Prosvirov A.S., Tshernyshev S.E., Legalov A.A., Zinovyev E.V., 2019. Coleoptera assemblages from the Quaternary deposits of Kizikha river, the southernmost late Pleistocene insects of the West Siberian Plain // Invertebrate Zoology. V. 16. № 2. P. 165–182.

Jacobson G., 1901. Chrysomelidae Sibiriae occidentalis // Труды Русского энтомологического общества / Horae Societatis Entomologicae Rossicae. Т. 35. № 1–2. С. 73–102.

Jacobson G., 1901a. Symbola ad Cognitionem Chrysomelidarum Rossiae asiaticae // Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. V. 43. P. 99–147.

Kippenberg H., 2010. Chrysomelinae // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Löbl I., Smetana A. (eds). V. 6. Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books. P. 390–443.

Kontkanen P., 1957. Zur Kenntnis der Gattung *Crosita* Motsch. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Annales Entomologici Fennici. V. 23. № 2. P. 87–90.

Mikhailov Yu.E., 2002. Contribution to the knowledge of the subgenus *Chrysolina* (*Pezocrosita* Jacobson, 1901): three new species from Tuva and the Urals (Coleoptera, Chrysomelidae) // Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.). V. 19. P. 57–71.

Mohr K.-H., 1966. Bestimmungstabelle der Untergattung *Pezocrosita* Jacobson 1902 (*Allohypericia* Bechyne 1950) // Reichenbachia. V. 8. № 13. P. 89–104.

REVISION OF LEAF BEETLES FROM THE POORLY STUDIED *CHRYSOLINA* (*SAHLBERGIANA*) SPECIES GROUP IN THE SUBGENUS *PEZOCROSITA* (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

Yu. E. Mikhailov[1, 2, *], S. V. Reshetnikov[3]

[1]*Ural Federal University, Yekaterinburg, 620002 Russia*
[2]*Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg, 620100 Russia*
[3]*Russian Entomological Society, Novosibirsk, 630111 Russia*
**e-mail: yuemikhailov@gmail.com*

The subgenus *Pezocrosita* Jacobson 1901, genus *Chrysolina* Motschulsky 1860, is known to presently include 38 species, being divided into seven species groups. Among them, the *Chrysolina* (*sahlbergiana*) group remains the least studied, although it comprises the type species of the subgenus. The latter, *Chrysolina sahlbergiana* (Jacobson 1901), is shown to encompass two subspecies: *C. sahlbergiana sahlbergiana* and *C. sahlbergiana jacobsoni* (Lopatin 1970). *Chrysolina hyperboreica* Mikhailov 2002, the local species endemic to the northern Ural Mountains within the Sverdlovsk Region, and previously known from the male holotype alone, is redescribed based on new material. A new species, *C. korgonica* sp. n., is described from the western Altais. A key is given to all four species of the group. The relict character of the *Chrysolina* (*sahlbergiana*) group is discussed based on its disjunct species distributions and their relations to former tundra-steppe communities.

Keywords: leaf beetles, *Chrysolina*, *Pezocrosita*, northern Urals, Minusinsk Hollow, Altais, disjunct distribution, tundra-steppe species, relicts

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 1019–1027

УДК 597.556.331.591.111.1.591.473.3

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОЧНОГО СОСТАВА КРОВИ И ГИСТОЛОГИИ МЫШЦ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ САМОК И САМЦОВ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА (*SEBASTES MENTELLA*)

© 2021 г. В. П. Панов[a, *], С. С. Сафонова[a], Г. И. Пронина[a, b], А. М. Орлов[c, d, e, f, g, h], А. Ю. Рольский[i, j], Д. В. Артеменков[d]

[a] *Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева (РГАУ – МСХА), ул. Тимирязевская, 49, Москва, 127550 Россия*

[b] *Всероссийский научно-исследовательский институт ирригационного рыбоводства (ВНИИР), ул. Сергеева, 24, пос. Воровского, Ногинский район, Московская область, 142460 Россия*

[c] *Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН (ИО РАН), Нахимовский проспект, 36, Москва, 117218 Россия*

[d] *Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), ул. Верхняя Красносельская, 17, Москва, 107140 Россия*

[e] *Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН), Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия*

[f] *Дагестанский государственный университет (ДГУ), ул. Гаджиева, 43а, Махачкала, 367000 Россия*

[g] *Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН (ПИБР ДФИЦ РАН), ул. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000 Россия*

[h] *Томский государственный университет (ТГУ), проспект Ленина, 36, Томск, 634050 Россия*

[i] *Полярный филиал ФГБНУ "ВНИРО" (ПИНРО имени Н.М. Книповича), ул. Книповича, 6, Мурманск, 183038 Россия*

[j] *Мурманский государственный технический университет (ФГБОУ ВО МГТУ), ул. Спортивная, 13, Мурманск, 183010 Россия*

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

Поступила в редакцию 22.05.2020 г.
После доработки 19.10.2020 г.
Принята к публикации 19.01.2021 г.

Изученные материалы гистоструктуры и клинических показателей крови половозрелых самок и самцов окуня-клювача (*Sebastes mentella*) из пелагиали моря Ирмингера (северо-восточная Атлантика) позволили впервые описать особенности морфологической структуры их тела и представить характеристику клеток крови. Диаметр белых и красных мышечных волокон вдоль тела (от головы до хвоста) у самок и самцов клювача значимо различается. Кроме того, самки отличаются от самцов по распределению плотности волокон вдоль тела. Морфология и размеры клеток эритропоэтического ряда и лейкоцитов у самок и самцов клювача схожи с таковыми других видов рыб. Тем не менее эритропоэз и лейкопоэз самцов и самок протекают неодинаково. Значимые различия в составе соматической мускулатуры самок и самцов свидетельствуют о более высокой скорости обменных процессов у самок. В лейкограмме самок доля зрелых сегментоядерных нейтрофилов, которые являются основными микрофагами с высокой антигенной активностью, значительно больше, чем у самцов. Поэтому у самок более высокий клеточный фактор врожденного иммунитета.

Ключевые слова: окунь-клювач (*Sebastes mentella*), половой диморфизм, белые и красные мышцы, эритропоэз, лейкограмма, море Ирмингера, северо-восточная Атлантика

DOI: 10.31857/S0044513421070084

Морские окуни рода *Sebastes* – одна из наиболее таксономически разнообразных групп костистых рыб, насчитывающая около 111 видов (Love et al., 2002; Барсуков, 2003; Froese, Pauly, 2020), большинство из которых обитают в северной части Тихого океана (Снытко, 2001; Love et al., 2002), а четыре вида (*S. fasciatus*, *S. mentella*, *S. norvegicus* и *S. viviparus*) населяют северную часть Ат-

лантического океана и сопредельный сектор Северного Ледовитого океана и только два вида (*S. capensis* и *S. oculatus*) представлены в южном полушарии. Наиболее массовыми видами, обитающими в Северной Атлантике и морях Северного Ледовитого океана, являются окуни клюворылый (*S. mentella*) и золотистый (*S. norvegicus*) (Павлов, Шибанов, 1991; Muus, Nielsen, 1999; Planque et al., 2013).

Североатлантические морские окуни, как и другие представители рода *Sebastes*, способны обитать в широком (от нескольких метров до более 1000 м) диапазоне глубин (Барсуков и др., 1984; Hureau, Litvinenko, 1986; Павлов, 1988; Барсуков, 2003). Среди них самым глубоководным является клюворылый морской окунь (окунь-клювач, клювач) (*S. mentella* Travin 1951), максимальная глубина распределения скоплений которого в районе хребта Рейкьянес составляет свыше 1000 м (Павлов, 1988). Поэтому изучение образа жизни этого вида, способного обитать на больших глубинах в условиях высокого давления, низких температур, абсолютной темноты и других суровых биотических и абиотических факторов (Haedrich, 1996), приобретает особую актуальность для выявления закономерностей морфологических и физиологических адаптаций.

Особенности морфологической структуры тела, соматическая или скелетная мускулатура, определяют интенсивность роста рыб (Панов, Смирнов, 1996). Клетки крови выполняют разнообразные физиологические и иммунологические функции, защищают организм от чужеродных тел и обеспечивают адаптацию рыб (Микряков, Балабанова, 1979; Secombes, 1996; Галактионов, 2005). Клеточная часть крови представлена эритроцитами, лейкоцитами, тромбоцитами и их предшественниками. Наличие бластных клеток в крови рыб объясняется тем, что в отличие от высших позвоночных они лишены красного костного мозга, и функцию гемопоэза выполняют другие органы и ткани: жаберный аппарат, слизистая оболочка кишечника, сердце, почки, селезёнка, эндотелий сосудов, лимфоидный орган под крышкой черепа и др. (Иванов и др., 2018).

Вопросам биологии, экологии, особенностям внутривидовой структуры и распространению окуня-клювача посвящен ряд работ (Барсуков и др., 1984; Hureau, Litvinenko, 1986; Павлов, 1988, Magnússon et al., 1995; Мельников, 2006; Рольский, 2016 и др.). Однако сведения о морфологии осевых мышц и физиологии крови самцов и самок этого вида в доступной литературе отсутствуют. Поэтому изучение гистологической структуры скелетных мышц, гемопоэза и лейкограммы крови половозрелых самок и самцов окуня-клювача важно для понимания морфофизиологических перестроек в процессе его адаптации к глубоководным условиям обитания.

Целью настоящего исследования является определение морфофункциональных особенностей осевой мускулатуры и клинических параметров периферической крови половозрелых самок и самцов пелагического окуня-клювача (*S. mentella*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала для изучения гистоструктуры и клинических показателей крови окуня-клювача осуществлен в период научно-исследовательских работ в июне–июле 2018 г. на борту НИС “Атлантида” в море Ирмингера (59°60′–64°60′ с.ш., 26°20′–41°50′ з.д.) в районе регулирования НЕАФК (Комиссия по рыболовству в северо-восточной части Атлантики), включая открытые воды и исключительные экономические зоны (ИЭЗ) Гренландии и Исландии. При проведении траловых работ использовали разноглубинный трал 78.7/416 м проекта 2492-02, канатная и сетная части которого изготовлены из современных облегченных материалов, размеры ячеи в крыльях 68 мм и кутце 16 мм.

Для изучения гистоструктуры мышечной ткани и клинических показателей крови клюворылого окуня отобраны 9 и 7 проб соответственно из уловов 10 тралений на глубинах 325 и 700 м (табл. 1). Видовую идентификацию рыб в уловах осуществляли с помощью определителя морских окуней (Барсуков и др., 1984). Объектами настоящего исследования послужили половозрелые самки и самцы клюворылого окуня длиной 37–40 см и массой 608– 996 и 376–748 г соответственно. Состояние гонад окуня-клювача определяли согласно специально разработанным для морских окуней шкалам зрелости (Алексеев, Алексеева, 1996; Филина и др., 2017).

Образцы мышц были взяты у головы, у основания спинного плавника и в области хвостового стебля. Отбор образцов у всех рыб выполняли по единой схеме (Панов, Смирнов, 1996). Собранные пробы хранили в зафиксированном состоянии в 4% формалине. Желатиновые гистологические срезы толщиной 15 мкм получали на замораживающем микротоме. Окраску осуществляли Суданом III (Вектон, Россия) и гематоксилином Карацци (Абрис+, Россия). На препаратах определяли диаметр белых и красных мышечных волокон и их плотность (Аппельт, 1959). Методом аппликации устанавливали долю поверхностных боковых мышц в области хвостового стебля (Автандилов, 1973).

Для проведения клинических исследований у свежевыловленных рыб на борту судна (в судовой лаборатории) осуществляли взятие проб крови из хвостовой вены. Сразу же вслед за этим изготов-

Таблица 1. Информация о поимках клюворылого окуня

Пол	Длина общая, см	Масса, г	Стадия зрелости гонад	Дата поимки	Координаты		Глубина, м
					с.ш.	з.д.	
Гистологические пробы							
Самки	370	608	9–3	15.06.2018	64°05′	34°42′	700
	400	940	9–3	23.06.2018	63°06′	28°41′	700
	400	890	9–3	23.06.2018	63°06′	28°41′	700
	380	728	9–3	24.06.2018	62°35′	27°27′	700
Самцы	390	606	3–0	15.06.2018	64°05′	34°42′	700
	400	748	3–0	15.06.2018	64°05′	34°42′	700
	370	618	3–0	15.06.2018	64°05′	34°42′	700
	390	692	3–0	26.06.2018	62°35′	33°32′	700
	370	648	3–0	02.07.2018	62°10′	27°29′	700
Клинические пробы							
Самки	370	996	9–3	22.06.2018	63°05′	31°43′	375
	370	932	9–3	22.06.2018	63°05′	31°43′	375
	380	614	9–3	21.06.2018	63°05′	34°43′	325
	390	696	9–3	17.06.2018	64°05′	30°47′	375
Самцы	370	376	3–0	20.06.2018	63°34′	35°16′	325
	370	630	3–0	18.06.2018	63°48′	27°51′	325
	390	606	3–0	15.06.2018	64°04′	34°15′	700

ляли препараты на предметных стеклах в двух повторностях. Мазки высушивали в темном проветриваемом месте до исчезновения влажного блеска и хранили при комнатной температуре до окончания экспедиции. Обернув в бумагу, транспортировали в лабораторию для анализа, где их окрашивали по методу Паппенгейма (Иванов и др., 2013).

Эритропоэз и лейкоцитарную формулу определяли методом дифференциального подсчета (Пронина, Корягина, 2017). В каждом мазке определяли содержание основных типов клеток и относительное их количество под цифровым микроскопом Optika DM-15 (Польша) с увеличением 10 × 60. Результаты исследований обработаны статистически с использованием *t*-теста при достоверности различий $p \leq 0.05$ с помощью стандартного пакета программ (Statistica v.12).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Окунь-клювач (*S. mentella*) относится к медленнорастущим видам рыб. Известно, что прирост длины у половозрелых особей не превышает 1.0 см в год (Шестова, 1976; Saborido-Rey et al., 2004). Максимальные абсолютные и относительные приросты отмечены у неполовозрелых особей, которые составляют 1.7–2.1 см, или 6.2–9.4% в год, соответственно. Самки обычно растут быстрее самцов, реже сходно с ними (Сорокин, 1977; Литвиненко, 1985; Мельников, Бакай, 2009). По мере созревания приросты снижаются и в возрасте 10–19 лет составляют 1.1–1.7 см и 3.0–4.6% соответственно. Начиная с возраста 21 года, они снижаются еще в большей степени (абсолютные – до 0.5–1.0 см, относительные – до 1.0–2.2%) (Мельников, 2006). Окунь-клювач в массе, независимо от места обитания, созревает поздно – в возрасте 9–19 лет при длине 29–45 см (Мельников, 2016). Его рост в целом определяется ростом отдельных частей тела, поэтому морфологические исследования позволяют определить особенности развития скелетной мускулатуры у самок и самцов.

Скелетная мускулатура самок и самцов клювача состоит из белых (гликолитических) и красных (окислительных) волокон. Красные мышцы располагаются под кожей вдоль средней линии на протяжении туловища и хвоста рыб. Остальная масса осевой мускулатуры представлена более глубоко расположенными белыми (гликолитическими) волокнами. Окунь-клювач, независимо от массы и длины тела, обладает относительно очень крупными как белыми, так и красными мышечными волокнами.

При длине 37–40 см у самок клювача белые мышечные волокна, расположенные вдоль тела в направлении от головы до хвоста, в разных участ-

Таблица 2. Морфометрия белых и красных мышечных волокон в различных частях тела рыб

Группа рыб	Диаметр волокон, мкм			Плотность волокон, %		
	голова	туловище	хвост	голова	туловище	хвост
Белые мышечные волокна						
Самки	160.38 ± 2.53* / 49.42–330.00	143.78 ± 2.36 / 57.75–379.50	132.40 ± 2.38 / 49.50–255.75	82.1	70.2	63.5
Самцы	147.97 ± 1.85* / 57.75–247.50	143.69 ± 2.29 / 57.75–297.00	130.81 ± 2.79 / 66.00–288.50	86.7	81.6	72.6
Красные мышечные волокона						
Самки	46.72 ± 2.68 / 9.90–123.75	59.46 ± 4.58* / 9.90–107.25	51.59 ± 1.21* / 16.50–115.50	52.7	70.3	59.7
Самцы	–	42.59 ± 3.02* / 14.85–99.00	41.94 ± 0.88* / 8.25–132.00	–	60.9	54.8

Примечания. * Различия между самками и самцами достоверны при $p \leq 0.05$. Над чертой – среднее и ошибка среднего. Под чертой – пределы колебания показателя.

ках имеют разный диаметр (табл. 2). По средним значениям, рассчитанным по трем точкам отобранных образцов мышечной ткани, диаметр волокон уменьшается с 160.38 ± 2.53 до 132.40 ± ± 2.38 мкм ($p \leq 0.05$). У головы и под спинным плавником у самок размеры волокон также различаются. У самцов наблюдается обратная картина. Размеры волокон имеют сходные диаметры у головы и под спинным плавником, а в хвостовой части они существенно меньше ($p \leq 0.05$). Диаметр мышечных волокон у самцов и самок различен ($p \leq 0.05$). Диаметр отдельных гликолитических волокон, расположенных у головы, достигает у самцов 248, у самок 330 мкм, под спинным плавником – 297 и 380 мкм, в хвосте – 289 и 256 мкм соответственно.

Плотность волокон у самок клювача постепенно уменьшается от головы к хвосту (табл. 2). У самцов наблюдается сходная плотность белых волокон у головы и под спинным плавником, но в хвосте этот показатель снижается. Таким образом, у самцов и самок обнаруживается тенденция к уменьшению доли мышечного компонента в хвосте рыб.

Красные мышечные волокона у самок и самцов клювача существенно меньше, чем белые волокона. Размеры окислительных волокон у самок в каудальном направлении изменяются достоверно. При этом диаметр мышечных волокон возрастает по направлению от головы к туловищу с 46.72 ± 2.68 до 59.46 ± 2.58 мкм, а далее в хвосте снижается до 51.59 ± 1.51 мкм ($p \leq 0.05$). Диаметры этих волокон у самцов в хвосте и под спинным плавником схожи.

Образцы мышечной ткани, взятые в различных частях тела самцов, оказались неполными. В связи с этим красные мышцы у головы самцов клювача были частично утрачены. Тем не менее на имеющихся образцах мышечной ткани, содержащих окислительные волокна, между самцами и самками можно отметить достоверные различия в размерах волокон под спинным плавником и в хвосте ($p \leq 0.05$). Более крупные красные волокна отмечены у самок.

Плотность волокон у самок клювача увеличивается вдоль тела с 53 до 70% (табл. 2) под спинным плавником и снижается в хвосте до 60%. Плотность красных волокон в хвосте у самцов схожа с таковой у самок (55%). При этом плотность красных волокон от туловища к хвосту снижается и у самцов и у самок.

В количественной структуре красных мышечных волокон самок клювача модальный класс составляют волокна диаметром 20–50 мкм. Их доля в середине туловища составляет 47%, в хвосте – 50%, у головы – 53%. В то же время, их доля у самцов выше в туловище (71%) и в хвосте (66%). Отсутствие нормального распределения волокон в середине туловища у самцов и самок может характеризовать чередующиеся процессы гипертрофии и гиперплазии.

У изученных самцов и самок клювача соотношение размерных групп белых мышечных волокон несколько различается. У самцов модальный класс составляют волокна с диаметром 100–200 мкм (от 78 до 84%) у головы и под спинным плавником, уменьшение волокон до 80–150 мкм (73%) наблюдается в хвосте. Самки имеют схожий модальный класс (100–200 мкм) вдоль всего тела – от 75 до 80%.

Различия мышечных волокон у самок и самцов клювача, выявленные в результате наших ис-

следований, несомненно свидетельствуют о том, что в этих волокнах протекают процессы синтеза и распада белка. В свою очередь, ускоренные синтез и распад характеризуются рядом факторов: запасом аминокислот в клетках (следовательно, более высокой массой тела), повышенной концентрацией анаболических гормонов (Holloszy et al., 1971; Schantz et al., 1983), свободного креатина (Walker et al., 1979) и ионов водорода (Панин, 1983). Приведенные литературные данные и полученные нами достоверные факты различий мышечных волокон у половозрелых особей клювача свидетельствуют о более высокой скорости обменных процессов у самок по сравнению с самцами. Подтверждение этому, действительно, в изученных пробах при одинаковых размерах масса самки в среднем существенно выше массы самца (996 против 748 г). В целом, известно, что энергетические затраты генеративного обмена (овогенез) у самок более значительные по сравнению с самцами (Шестова, 1976; Алексеев, Алексеева, 1996; Филина и др., 2017) и, естественно, это сказывается на скорости их роста. При этом изученные самки имели яичники небольшой массы на стадии посленерестового восстановления (стадия зрелости 9–3).

Вероятно, ввиду усиления обменных процессов для самок клювача характерна бóльшая пищевая, а, следовательно, и плавательная активность, чем для самцов. Сведения об особенностях локомоции и скорости передвижения окуня-клювача отрывочны. Результаты наблюдений за его распределением и поведением в пелагиали моря Ирмингера из подводного аппарата (Павлов, 1988) свидетельствуют о перемещении отдельных особей со скоростью 1.5–2 м/с.

Кроме особенностей поведения окуня, вероятно, на размеры мышечных волокон влияют температурные условия жизни. У видов, подвергающихся влиянию низких температур, размеры мышечных волокон обычно увеличиваются независимо от широты обитания (Egginton, Johnston, 1984; Egginton, Sidell, 1989; Rodnick, Sidell, 1997; Brien et al., 2003, Panov et al., 2019). При этом диаметр волокон у белокровных видов (ледяные рыбы семейства Chaenichthyidae) также больше, чем у рыб, в эритроцитах которых содержится гемоглобин (Fitch et al., 1984; Archer, Johnston, 1991; Johnston et al., 1998; Brien et al., 2003). Эритроциты и лейкоциты характеризуют периферическую кровь, также эти клетки выполняют разнообразные физиологические и иммунологические функции, обеспечивающие адаптацию рыб к условиям внешней среды (Микряков, Балабанова, 1979; Secombes, 1996; Галактионов, 2005).

Клетки эритропоэтического ряда у самок и самцов клювача по морфологии и размерам аналогичны этим клеткам других видов рыб (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989). Среди клеток эритроидного ряда встречались нормобласты, базофильные эритроциты и зрелые полихроматофильные эритроциты (табл. 3). У самцов клювача, кроме того, регистрировались эритробласты – незрелые клетки популяции эритроцитов. У самок эти клетки в эритрограмме отсутствовали, что, по-видимому, объясняется восстановлением организма после вымета предличинок.

На долю созревающих клеток эритроидного ряда приходилось 5.0 и 9.2%, на долю нормобластов – 0.5 ± 0.3 и 0.3 ± 0.1% соответственно у самок и самцов клювача. Зрелые эритроциты – самая многочисленная группа составляет 90.8 ± 3.6% и 95.0 ± 1.2% соответственно. Повышенное содержание зрелых эритроцитов в составе клеток эритропоэтического ряда в сравнении с показателем доли зрелых эритроцитов в эритрограмме у пресноводных рыб (Грушко, 2010), по-видимому, обусловлено выполнением функции переноса кислорода в условиях высокого давления на больших глубинах.

Эритропоэз самцов и самок протекал неодинаково. У самцов выявлена небольшая доля бластных форм, что свидетельствует об активном эритропоэзе. У самок клювача примерно в два раза выше, чем у самцов ($p \leq 0.05$), доля базофильных эритроцитов – незрелых клеток. Такой более активный эритропоэз у самок, вероятно, связан с более высокими энергетическими затратами, чем у самцов (Пронина и др., 2021).

У самок и самцов клювача соотношение (лейкограмма) и размеры лейкоцитов аналогичны таковым у других видов рыб: диаметр лимфоцитов 5.0 мкм, моноцитов, нейтрофилов и эозинофилов – 11.0–12.0 мкм, бластных клеток – 10.0 мкм. Гранулоциты, как и у большинства костистых рыб (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Балабанова, 2002), представляют собой клетки четырех типов: базофилы (у самцов не обнаружены), эозинофилы, палочкоядерные и сегментоядерные нейтрофилы. Необходимо отметить, что при изучении лейкограмм морских костистых рыб из отрядов Clupeiformes, Beloniformes, Gadiformes, Perciformes, Pleuronectiformes и семейств Serranidae, Labridae, Myctophidae, Nototheniidae и Paralepididae были выделены шесть типов клеток (лимфоциты, моноциты, нейтрофилы, нейтро-, эозино- и базофилы, палочкоядерные и сегментоядерные нейтрофилы) (Гордеев и др., 2014; Пронина и др., 2021).

Лейкоциты самок и самцов клювача представлены теми же типами клеток (табл. 3), что у большинства костистых видов рыб. В лейкоцитарной формуле основную долю составляют лимфоциты (90.3 ± 2.93 и 93.7 ± 1.86% соответственно у самок и самцов), далее в порядке убывания следуют сегментоядерные (6.8 ± 1.39 и 2.7 ± 0.33% при $p \leq 0.05$) и

Таблица 3. Параметры периферической крови самок и самцов окуня-клювача

Показатель	Самки	Самцы
Эритропоэз, %		
Гемоцитобласты, эритробласты	–	0.33 ± 0.21
Нормобласты	0.5 ± 0.29	0.33 ± 0.13
Базофильные эритроциты	8.75 ± 1.44*	4.33 ± 0.21*
Сумма зрелых и полихроматофильных эритроцитов	90.75 ± 3.59	95.0 ± 1.15
Лейкоцитарная формула, %		
Миелобласты	–	–
Промиелоциты	–	–
Миелоциты	–	1.0 ± 0.28
Метамиелоциты	–	0.67 ± 0.23
Палочкоядерные нейтрофилы	2.25 ± 0.48	1.00 ± 0.38
Сегментоядерные	6.75 ± 1.39*	2.67 ± 0.33*
Эозинофилы	0.25 ± 0.20	0.33 ± 0.17
Базофилы	0.25 ± 0.13	–
Моноциты	0.25 ± 0.13	0.67 ± 0.47
Лимфоциты	90.25 ± 2.93	93.67 ± 1.86

* Различия между самками и самцами достоверны при $p \leq 0.05$. Указаны среднее и ошибка среднего.

палочкоядерные нейтрофилы (2.3 ± 0.48 и 1.0 ± ± 0.38%), моноциты (0.3 ± 0.13 и 0.7 ± 0.47%), эозинофилы (0.3 ± 0.20 и 0.3 ± 0.17). У самцов миелоидные формы клеток (1.7%) свидетельствуют об интенсивном лейкопоэзе. У самок присутствует небольшая доля базофилов (0.3 ± 0.13%), что соответствует физиологической норме для животных и в частности рыб (Пронина, Корягина, 2015; Иванов и др., 2018). Известно, что функции базофилов связаны с их участием в аллергических и воспалительных реакциях за счет содержания в их гранулах биологически активных веществ, в частности, гистамина и гепарина. Базофилы обеспечивают иммунный ответ: их гранулы содержат гистамин, гепарин, серотонин и другие медиаторы воспаления. Важной функцией базофилов также является их участие в регуляции жирового обмена, так как выделяющийся при дегрануляции базофилов гепарин способен активировать липопротеиновую липазу, регулирующую расщепление В-липопротеидов. Вероятно, при резорбции гонад у самок активируется липидный обмен (Фрейдлин, Тотолян, 2001; Eberlein-Konig et al., 2006).

В лейкограмме самок окуня-клювача доля зрелых сегментоядерных нейтрофилов примерно в 3 раза выше, чем у самцов. По-видимому, данный факт связан с половыми различиями, а именно со степенью зрелости гонад. Семенники исследованных самцов находились на 3 стадии зрелости (созревание), яичники самок – на стадии зрелости 9–3 (посленерестовое востановление). У самок происходила регенерация половых желез и подготовка к новому репродуктивному циклу, активировались клеточные факторы иммунитета – макрофаги. Но так как сегментоядерные нейтрофилы являются фагоцитами, относительно высокое их содержание свидетельствует о значительном потенциале клеточного фактора врожденного иммунитета. Либо повышенное их содержание в крови может говорить о большей способности иммунной системы самок активно поглощать не только бактерии, но и продукты распада клеток и тканей, что тесно связано с высокой интенсивностью обменных процессов организма (Житенева и др., 1989; Головина, Тромбицкий, 1989).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Безусловно, способность к обитанию на больших глубинах в специфических условиях накладывает отпечаток на все стороны жизнедеятельности, связанные с морфологией, биологическими функциями и физиологией самок и самцов окуня-клювача. В состав соматической мускулатуры самок и самцов клювача входят крупные окислительные и гликолитические волокна, которые значимо различаются по числу и диаметру. Структура соматической мускулатуры отмечает более высокую скорость обменных процессов роста самок клювача по сравнению с самцами.

Помимо этого, у самок клювача относительно самцов в крови отмечено большее число незрелых клеток и повышенное содержание фагоцитов. Достоверно бóльшая доля зрелых сегментоядерных нейтрофилов в лейкограмме у самок по

сравнению с самцами свидетельствует о значительном потенциале фагоцитарной активности. Нейтрофильные лейкоциты являются центральным звеном неспецифической резистентности организма. От их деятельности зависит интенсивность фагоцитоза и продукция гуморальных неспецифических факторов защиты: комплемента, лизоцима, интерферона, обеспечивающих бактерицидную активность сыворотки крови, а также миелопероксидазы, лактоферрина, катионных белков. Нейтрофилы первыми прибывают к месту повреждения тканей за счет целенаправленного движения клеток к объектам фагоцитоза (хемотаксис). В последние годы обсуждается участие нейтрофилов в регенераторных процессах (Черешнев и др., 2004; Чеснокова и др., 2015) и, соответственно, наличие у них репаративной функции, что подтверждает наше предположение о появлении этих клеток крови у самок в период восстановления после вымета предличинок.

Поскольку окунь-клювач является важным объектом промысла, неизбежно возникает необходимость его дальнейшего исследования и, прежде всего, онтогенетического характера. Изучение индивидуального развития позволит выявить морфофункциональные особенности рыб в процессе роста от выклева до половозрелости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Автандилов Г.Г., 1973. Морфометрия в патологии. М.: Медицина. 248 с.

Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И., 1996. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб // Методическое пособие. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. 73 с.

Аппельт Г., 1959. Введение в методы микроскопического исследования. М.: МЕДГИЗ. 426 с.

Балабанова Л.В., 2002. Ультраструктура гранулоцитов некоторых видов окунеобразных рыб // Биология внутренних вод. № 1. С. 79–84.

Барсуков В.В., 2003. Аннотированный и иллюстрированный каталог морских окуней Мирового океана // Труды ЗИН РАН. Т. 295. 319 с.

Барсуков В.В., Литвиненко Н.И., Серебряков В.П., 1984. Методические указания по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилегающих морей. Калининград: АтлантНИРО. 28 с.

Галактионов В.Г., 2005. Эволюционная иммунология: учебное пособие. М.: Академкнига. 408 с.

Головина Н.А., Тромбицкий И.Д., 1989. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца. 156 с.

Гордеев И.И., Микряков Д.В., Балабанова Л.В., Микряков В.Р., 2014. Состав лейкоцитов периферической крови антарктического клыкача *Dissostichus mawsoni* (Nototheniidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 54. № 3. С. 1–4.

Грушко М.П., 2010. Морфофизиологические особенности кроветворения у костистых рыб (на примере воблы (*Rutilus rutilus caspicus*)) // Вопросы рыболовства. Т. 11. № 2 (42). С. 327–340.

Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А., 1989. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов н/Д.: Ростовское книжное изд-во. 111 с.

Иванов А.А., Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., Петрушин А.Б., 2013. Клиническая лабораторная диагностика в аквакультуре // Методические указания. М.: Изд-во ТСХА. 50 с.

Иванов А.А., Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., 2018. Гематология пойкилотермных гидробионтов. Иркутск: ООО “Мегапринт”. 133 с.

Иванова Н.Т., 1983. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность. 184 с.

Литвиненко Н.И., 1985. Морские окуни (род *Sebastes*) Северной Атлантики – их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 22 с.

Мельников С.П., 2006. Океанический окунь-клювач Северной Атлантики. Мурманск: ПИНРО. 111 с.

Мельников С.П., Бакай Ю.И., 2009. Структура скоплений и основные популяционные характеристики окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопросы ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 200–213.

Мельников С.П., 2016. Внутривидовая структура окуня-клювача *Sebastes mentella* Атлантического и Северного Ледовитого океанов // Вопросы ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 52–71.

Микряков В.Р., Балабанова Л.В., 1979. Клеточные основы иммунитета у рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука. С. 57–64.

Павлов А.И., 1988. Распределение и поведение клюворылого морского окуня (*Sebastes mentella* Travin) на хребте Рейкъянес по наблюдениям из подводного аппарата “Север-2” // Биологические ресурсы талассобатиальной зоны Мирового океана. Тезисы докладов Всесоюз. совещания. М.: ВНИРО. С. 54–55.

Павлов А.И., Шибанов В.Н., 1991. Исследования биологических ресурсов пелагиали и талассобатиали открытой части Северной Атлантики // Комплексные рыбохозяйственные исследования ПИНРО на Северном бассейне: итоги и перспективы. Сборник научных трудов ПИНРО. Мурманск: ПИНРО. С. 104–117.

Панин Л.Е., 1983. Биохимические механизмы стресса. Новосибирск: Наука. 232 с.

Панов В.П., Смирнов А.Н., 1996. Гистологическое строение осевой мускулатуры ротана (*Perccottus glehni* Dybowski, 1877) // Известия ТСХА. № 3. С. 191–201.

Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., 2015. Референтные значения физиолого-иммунологических показателей гидробионтов разных видов // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. № 4. С. 103–108.

Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., 2017. Методология физиолого-иммунологической оценки гидробионтов. Учебное пособие. СПб.: Лань. 96 с.

Пронина Г.И., Орлов А.М., Артеменков Д.В., 2021. Параметры периферической крови двух видов глубоководных рыб семейства Веретенниковые (Paralepididae) // Известия РАН. Сер. Биол. № 4 (в печати).

Рольский А.Ю., 2016.Особенности дифференциации морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 26 с.

Снытко В.А., 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-центр. 468 с.

Сорокин В.П., 1977. Род морские окуни // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищевая промышленность. С. 58–90.

Филина Е.А., Рольский А.Ю., Бакай Ю.И., Попов В.И., Макеенко Г.А., 2017. Особенности репродуктивного цикла самок окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 89–95.

Фрейдлин И.С., Тотолян А.А., 2001. Клетки иммунной системы. Т. 3: Лимфоциты. Т. 4: Базофилы и тучные клетки. Т. 5: Эозинофилы. СПб.: Наука. 390 с.

Черешнев В.А., Юшков Б.Г., Абидов М.Т., Данилова И.Г., Храмцова Ю.С., 2004. Морфогенетическая функция иммунокомпетентных клеток при восстановительных процессах в печени // Иммунология. Т. 25. № 4. С. 204–206.

Чеснокова Н.П., Понукалина Е.В., Невважай Т.А., Полутова Н.В., Бизенкова М.Н., 2015. Морфофункциональные и метаболические особенности гранулоцитов периферической крови // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. Т. 4. № 2. С. 285–289.

Шестова Л.М., 1976. О наступлении половой зрелости окуня-клювача Баренцева и Норвежского морей // Труды ПИНРО. Вып. 37. С. 35–42.

Archer S.D., Johnston I.A., 1991. Density of cristae and distribution of mitochondria in the slow muscle fibres of Antarctic fish // Physiological Zoology. V. 64. P. 242–258.

Brien K.M., Skilbeck C., Sidell B.D., Egginton S., 2003. Muscle fine structure may maintain the function of oxidative fibres in haemoglobinless Antarctic fishes // Journal of Experimental Biology. V. 206. P. 411–421.

Eberlein-Konig B., Varga R., Mempel M., Darsow U., Behrendt H., Ring J., 2006. Comparison of basophil activation tests using CD63 or CD203c expression in patients with insect venom allergy // Allergy. V. 61. № 9. P. 1084–5.

Egginton S., Johnston I.A., 1984. Effects of acclimation temperature on routine metabolism muscle mitochondrial volume density and capillary supply in the elver (*Anguilla anguilla* L.) // Journal of Thermal Biology. V. 9. № 3. P. 165–170.

Egginton S., Sidell B.D., 1989. Thermal acclimation induces adaptive changes in subcellular structure of fish skeletal muscle // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 256. № 1. P. 1–9.

Fitch N.A., Johnson, I.A., Wood R.E., 1984. Skeletal muscle capillary supply in a fish that lacks respiratory pigments // Respiration Physiology. V. 57. P. 201–211.

Froese R., Pauly D., 2020. FishBase. *Sebastes* Cuvier, 1829 [Electronic resource]. Accessed through World Register of Marine Species at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=126175 on 22.04.2020

Haedrich R.L., 1996. Deep-water fishes: evolution and adaptation in the earth's largest living spaces // Journal of Fish Biology. V. 49. P. 40–53.

Holloszy J.O., Oscai L.B., Mole, P.A., Don I.J., 1971. Biochemical adaptations to endurance exercise in skeletal muscle // Muscle Metabolism During Exercise. New York: Plenum Press. P. 51–61.

Hureau J.P., Litvinenko N.I., 1986. Scorpaenidae // Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 3. Paris: UNESCO. P. 1211–1229.

Johnston I.A., Calvo J., Guderley H., Fernandes D., Palmer L., 1998. Latitudnal variation in the abundance and oxidative capacities of muscle mitochondria in perciform fish // Journal of Experimental Biology. V. 201. P. 1–12.

Love M.S., Yoklavich M., Thorsteinson L., 2002. The rockfishes of the Northeast Pacific. Berkeley: University of California Press. 404 p.

Magnússon J., Magnússon J.V., Sigurdsson T., 1995. On the distribution and biology of the oceanic redfish in March 1995. ICES C.M.: G40. Copenhagen: ICES Headquarters. 14 p.

Muus B.J., Nielsen J.G., 1999. Sea fish // Scandinavian Fishing Year Book. Hedehusene, Denmark. 340 p.

Panov V.P., Falii S.S., Orlov A.M., Artemenkov D.V., 2019. Histostructure of the locomotor apparatus in the three deep-water species of lanternfishes (Myctophidae): *Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri*, and *Lampanyctus macdonaldi* // Journal of Ichthyology. V. 59. № 6. P. 928-937.

Planque B., Kristinsson K., Astakhov A., Bernreuther M., Bethke E., Drevetnyak K., Nedreaas K., Reinert J., Rolskiy A., Sigurðsson T., Stransky C., 2013. Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // Aquatic Living Resources. V. 26. P. 293–306.

Rodnick K.J., Sidell B.D., 1997. Structural and biochemical analyses of cardiac ventricular enlargement in cold-acclimated striped bass // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 273. P. 252–258.

Saborido-Rey F., Garabana D., Cerviño S., 2004. Age and growth of redfish (*Sebastes marinus*, *S. mentella*, and *S. fasciatus*) on the Flemish Cap (Northwest Atlantic) // ICES Journal of Marine Science. V. 61. № 2. P. 231–242.

Schantz P.G., Henriksson J., Jansson E., 1983. Adaptation of human skeletal muscle to endurance training of long duration // Clinical Physiology. V. 3. P. 141–151.

Secombes C.J., 1996. The nonspecific immune system: cellular defense // The fish immune system: organism, pathogen and environment. London: Acad. Press. P. 63–105.

Walker W.G., Whelton P.K., Saito H., Russell R.P., Hermann J., 1979. Relation between blood pressure and renin, renin substrate, angiotensin II, aldosterone and urinary sodium and potassium in 574 ambulatory subjects // Hypertension. V. 1. P. 287–291.

FEATURES OF BLOOD CELLS AND THE MUSCLE HISTOLOGY OF MATURE FEMALES AND MALES OF THE BEAKED REDFISH, *SEBASTES MENTELLA*

V. P. Panov[1, *], S. S. Safonova[1], G. I. Pronina[1, 2], A. M. Orlov[3, 4, 5, 6, 7, 8], A. Yu. Rolskii[9, 10], D. V. Artemenkov[4]

[1]*Russian State Agrarian University – K.A. Timiryazev Moscow Agricultural Academy (RSAU-MAA), Timiryazevskaya Street, 49, Moscow, 127550 Russia*

[2]*Russian Scientific Research Institute of Irrigation Fisheries (VNIIR), Sergeyeva Street, 24, Vorovsky, Noginsky District, Moscow Region, 142460 Russia*

[3]*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences (IO RAS), Nakhimovsky Prospekt 36, Moscow, 117218 Russia*

[4]*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Verkhnyaya Krasnoselskaya Street, 17, Moscow, 107140 Russia*

[5]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky Prospekt 33, Moscow, 119071 Russia*

[6]*Dagestan State University, Gadzhieva Street 43a, Makhachkala, 367000 Russia*

[7]*Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Gadzhieva Street 45, Makhachkala, 367000 Russia*

[8]*Tomsk State University, Leninsky Prospekt 36, Tomsk, 634050 Russia*

[9]*Knipovich Polar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (PINRO), Knipovich Street 6, Murmansk, 183038 Russia*

[10]*Murmansk State Technical University, Sportivnaya Street, 13, Murmansk, 183010 Russia*

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

The histological structure and clinical blood parameters of mature female and male beaked redfish, *Sebastes mentella*, from the pelagic zone of the Irminger Sea, Northeast Atlantic allowed for the first time to describe the features of the morphological structure of their bodies and to present the characteristics of blood cells. The diameter of white and red muscle fibers along the body (from head to tail) in females and males is significantly different. In addition, females differ from males in the distribution of fiber density along the body. The morphology and sizes of erythropoietic cells and leukocytes in females and males of the beaked redfish are similar to those of other fish species. However, erythropoiesis and leukopoiesis in males and females are not the same. Significant differences in the composition of the somatic muscles of females and males indicate a higher rate of metabolic processes in females. In the leukogram of females, the proportion of mature segmented neutrophils is significantly higher than that in males. Therefore, females have a higher cellular factor of innate immunity. Segmented neutrophils are the main microphages with high antigenic activity, providing phagacytosis due to defensin in lysosomes and performing direct killer actions.

Keywords: beaked redfish (*Sebastes mentella*), sexual dimorphism, white and red muscles, erythropoiesis, leukogram, Irminger Sea, Northeast Atlantic

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 1028–1054

УДК 598.241.2

МИГРАЦИИ КРАСАВКИ (*ANTHROPOIDES VIRGO*, GRUIFORMES): ДИСТАНЦИОННОЕ СЛЕЖЕНИЕ НА ПУТЯХ ПРОЛЕТА И ЗИМОВКАХ

© 2021 г. Е. И. Ильяшенко[a], *, Е. А. Мудрик[b], **, Ю. А. Андрющенко[c], *, В. П. Белик[d], ****, О. В. Белялов, М. Викельски[e], *****, А. Э. Гаврилов[f], ******, О. А. Горошко[g], *******, Е. В. Гугуева[h], ********, М. В. Корепов[i], *********, Р. А. Мнацеканов[j], **********, Д. В. Политов[b], **********, К. А. Постельных[k], **********, Цао Лей[l], **********, В. Ю. Ильяшенко[a], ********** **

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

[b]*Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН, Москва, 119991 Россия*

[c]*Азово-Черноморская орнитологическая станция Института зоологии имени И.И. Шмальгаузена НАНУ, Мелитополь, 72312 Украина*

[d]*Академия биологии и биотехнологии имени Д.И. Ивановского Южного федерального университета, Ростов-на-Дону, 344006 Россия*

[e]*Институт поведения животных Макса Планка, Радольфцелль, 04103 Германия*

[f]*Институт зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан, Алматы, 050040 Казахстан*

[g]*Государственный природный заповедник “Даурский”, Нижний Цасучей, 674495 Россия*

[g]*Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Забайкальский край, Чита, 672014 Россия*

[h]*Природный парк “Волго-Ахтубинская пойма”, Волжск, Волгоградская область, 404147 Россия*

[i]*Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова, Ульяновск, 432700 Россия*

[j]*Региональное отделение Всемирного фонда дикой природы “Северный Кавказ”, Краснодар, 350020 Россия*

[k]*Окский государственный природный биосферный заповедник, Брыкин бор, Рязанская область, 391071 Россия*

[l]*Исследовательский центр по экологии и окружающей среде Китайской Академии наук, Университет Китайской Академии наук, Пекин, 38400 Китай*

**e-mail: eilyashenko@savingcranes.org*

***e-mail: mudrik@vigg.ru*

****e-mail: anthropoides73@gmail.com*

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

******e-mail: wikelski@ab.mpg.de*

*******e-mail: aegavrilov@bk.ru*

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

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

**********e-mail: korepov@list.ru*

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

************e-mail: dmitri.p17@gmail.com*

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

**************e-mail: leicao@rcees.ac.cn*

***************e-mail: valpero53@gmail.com*

Поступила в редакцию 25.05.2020 г.
После доработки 27.12.2020 г.
Принята к публикации 31.12.2020 г.

В 2017–2020 гг. с использованием передатчиков GPS-GSM уточнены маршруты миграций красавок (*Anthropoides virgo*), помеченных на Украине, юге России и в Казахстане. Выявлено восемь миграционных потоков. Журавли из европейской части ареала следуют двумя миграционными потоками к разным местам зимовки, используя осенью и весной один и тот же маршрут. Установлено, что азово-черноморская группировка зимует в Чаде, где нами впервые показана область зимовки, а прикаспийская, волго-уральская и предуральская группировки зимуют в Судане и прилегающих районах Эфиопии и Эритреи. Красавки из азиатской части ареала, за исключением зауральской группировки, совершают кольцевую миграцию. Осенью они используют шесть основных миграционных потоков, прибывая в Северо-Западную Индию с севера, северо-востока и востока, а весной сначала летят узким фронтом до западной оконечности Западного Тянь-Шаня, а затем разлетаются веером в северном, северо-восточном и восточном направлениях. Для каждого миграционного потока выявлены ключевые территории на путях пролета и зимовках. Осенняя миграция проходит в сжатые сроки. При общей протяженности пролетных путей от 2170 до 5600 км, дистанция транзитных перелетов варьирует от 1900 до 4600 км, а длительность от 7 до 13 дней. Весенний пролет у взрослых особей более растянутый, чем осенний, с более короткими дневными перелетами и более длительным отдыхом на транзитных остановках. Некоторые молодые особи весной возвращаются на места рождения с родителями, другие совершают транзитный перелет до первых миграционных остановок, расположенных в пределах миграционного потока. Часть из них остается на этих территориях все лето, остальные постепенно перемещаются, прибывая к местам рождения на 1–1.5 месяца позже родителей. Молодые птицы из Забайкалья и, возможно, Алтая и Хакасии, совершают два транзитных перелета с длительным отдыхом в середине пути.

Ключевые слова: красавка, миграционные потоки, ключевые территории, места зимовки, *Anthropoides virgo*

DOI: 10.31857/S0044513421070059

Красавка (*Anthropoides virgo* (Linneaus 1758)) – широко распространенный вид. Гнездовую часть ареала с середины прошлого века рассматривали как сплошную полосу, тянущуюся по степной и полупустынной зонам Евразии от Украины до Северо-Восточного Китая (Судиловская, 1951; Johnsgard, 1983; Флинт, 1987; Meine, Archibald, 1996). В середине 20 в. еще существовали изолированные популяции в Северной Африке и Турции, которые, вероятно, исчезли к концу века (Ильяшенко, Ильяшенко, 2011; Akarsu et al., 2013). В настоящее время в европейской части ареала выделяют азово-черноморскую (Северное Приазовье, Приазовская возвышенность, Сиваш, Крымский и Таманский полуострова), средне-донскую (Калачская излучина Дона в Волгоградской обл.), прикаспийскую (Восточное Предкавказье и Прикаспийская низменность) и волго-уральскую (Волго-Уральское междуречье) гнездовые группировки (Андрющенко, 1997, 2015; Андрющенко и др., 2008; Белик, 1999; Белик и др., 2011; Ильяшенко, 2018; Ilyashenko, 2019). Азиатская часть ареала условно разделена на казахстанско-среднеазиатскую (Кыргызстан, Казахстан и районы России, граничащие с Казахстаном) и восточноазиатскую (юг Восточной Сибири, Забайкалье, Монголия и Северо-Восточный Китай) (Ильяшенко, 2018; Ilyashenko, 2019). Эта часть ареала также фрагментирована, однако детальные исследования и картирование для выявления гнездовых группировок здесь не проводили.

В представленной работе на основании данных мечения дополнительно выделены следующие группировки: предуральская (запад Оренбургской обл.) в европейской части ареала и зауральская (восток Оренбургской и Актюбинской областей), хакасская (Республика Хакасия), алтайская (Республика Алтай), восточно-казахстанская (Восточно-Казахстанская обл. и восток Алматинской обл.), тянь-шаньская (горная часть Алматинской обл.) и забайкальская (юго-восток Забайкальского края) в азиатской части.

Известны две основные области зимовки – в Северо-Восточной Африке, куда летят журавли из европейской части ареала, и на п-ове Индостан, где зимуют журавли из казахстанско-среднеазиатской и восточноазиатской частей ареала (Судиловская, 1951; Johnsgard, 1983; Флинт, 1987; Urban, Gichuki, 1991; Meine, Archibald, 1996; Ilyashenko, 2019). Случаи зимовки отмечены в Восточном Китае (Ma, Ma, 2001).

История мечения журавлей началась с красавки, впервые в мире окольцованной в 1892 г. в Аскании-Нова (Херсонская обл., Украина). Эта особь была добыта в ноябре того же года в бассейне среднего Нила в Судане в районе г. Дангола (Андрющенко и др., 2006; Забашта, 2020). С началом использования цветных колец в европейской части ареала с 1986 г. красавок метили в Крыму и на Приазовской возвышенности, а в 1989 г. – в Калмыкии. За этот период получена информация о встрече на Кипре двух окольцованных в Крыму птиц (Андрющенко и др., 2006). В азиатской части ареала стандартными металлическими кольцами метили в Казахстане, где к 2017 г. окольцовано 238 молодых и два взрослых журавля, однако возвратов не получено. Не встречены и особи, помеченные в Индии (Mundkur, 1992).

С 1990-х гг. цветными кольцами метили красавок в Забайкалье на Торейских озерах. От одной из них, окольцованной в 1990 г., получен возврат в 1992 г. из Индии, штат Гуджарат (Mundkur, 1992). Мечение цветными кольцами продолжается в Монголии и Китае; меченых там особей регулярно встречают в Индии (Suresh Kumar, Dau Lal Bohra, личн. сообщ.).

В 1995 г. впервые проведено мечение спутниковыми передатчиками в азиатской части ареала красавки в России в Забайкалье, в Западной Монголии и Юго-Восточном Казахстане. Оно позволило проследить весь путь осенней миграции четырех особей – одной из Казахстана и трех из Западной Монголии и отдельные участки путей миграции одной особи из Западной Монголии и трех особей из Забайкалья (Kanai et al., 2000).

В настоящее время активно ведется мечение передатчиками GPS-GSM в Забайкалье и Монголии, результаты которого находятся в обработке (Н. Батбаяр, личн. сообщ.), а также в Китае, где прослежен весь путь миграции трех птиц, помеченных на плато Ордос (Ordos) в автономном районе Внутренняя Монголия (Guo, He, 2017).

Цель нашей работы – уточнение маршрутов миграций, выявление ключевых территорий в предмиграционный период, на путях пролета и зимовках красавок, помеченных в разных географических районах гнездовой части ареала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов и мечение. Полевые работы по отлову и мечению красавки проведены в 2017–2020 гг. на территории Украины, России и Казахстана.

Для того чтобы отловить нелетных птенцов, к ним подъезжали на автомобиле как можно ближе и затем догоняли. Взрослые особи и молодая трехмесячная особь отловлены с использованием транквилизатора альфа-хлоралозы на гнездовых участках и на месте предмиграционного скопления. Отлов и мечение проведены по разрешениям соответствующих государственных природоохранных органов.

Птенцов в возрасте от 15 до 25 дней метили цветными спиральными кольцами, в возрасте от 25 до 35 дней – стандартными металлическими и цветными пластиковыми кольцами с цифровым или буквенно-цифровым кодом. Птенцов старше 35 дней и взрослых особей, кроме того, метили GPS-GSM передатчиками с солнечными батареями. 127 особей помечено передатчиками производства университета г. Констанца (Германия), прикрепленными к двум ножным цветным пластиковым кольцам ELSA (Германия). Общий вес передатчика и колец составлял 30 г. Передатчики помещали на голень правой ноги, цветные пластиковые кольца – на голень левой. Один взрослый журавль на Тянь-Шане GPS-GSM снабжен передатчиком “Lego” (“Druid”, Китай), прикрепленным к спине (рюкзачковый тип), и помечен желтым немецким пластиковым кольцом ELSA, надетым на левую голень.

Всего в 2017–2020 гг. окольцовано 196 красавок. Из них передатчиками помечены 128 особей, включая 12 взрослых, одна трехмесячная птица и 115 нелетных птенцов в возрасте от 35 до 50 дней. Функционировать начали 104 передатчика, из них 16 продолжали работать до ноября 2020 г. (время завершения работы над статьей). Поступление сигналов от большинства передатчиков было недостаточно регулярным.

Подробная информация о мечении (координаты, номера передатчиков, цвет и номера колец) опубликована ранее (Ильяшенко и др., 2018, 2020).

Анализ данных и терминология. Слежение за журавлями, помеченными передатчиками, вели на сайте www.movebank.org в период с 2017 по 2020 гг. При обработке данных использованы программы Microsoft Office Excel и Google Earth Pro. Биотоп локации определяли в программе Google Earth Pro.

Для анализа данных осенней миграции в качестве количественной единицы рассматривали молодую птицу в возрасте одного-двух лет, взрослую особь или семью, в которой помечены родитель или один-два птенца, так как в этот период семьи держатся вместе.

При анализе данных с мест зимовки, на весенней миграции или во время летнего пребывания в качестве количественной единицы рассматривали особь, так как период отделения птенцов от родителей для большинства семей начинается в зимний период и заканчивается весной, как правило, до отлета с зимовок.

При описании миграции мы, используя терминологию Гаврилова (1979), впервые для журавлей разделили ее на два этапа – трофический и транзитный, имеющих различные значения. Во время трофического этапа мигранты накапливают энергетические ресурсы на определенных, часто традиционных территориях, включающих места **трофических предмиграционных скоплений и трофические миграционные остановки**. Во время перемещений между трофическими территориями в начальный период этого этапа журавли могут отклоняться от основного направления миграции, а к концу этапа двигаться в направлении мест зимовки. Они проводят на трофических территориях не менее четырех дней – минимум, необходимый для восполнения энергетических ресурсов, что описано для серого журавля (*Grus grus*) (Hedenström, 2008). Во время транзитного этапа основной задачей птиц является быстрое достижение мест зимовок или летнего пребывания. Этот этап включает перелет на большой высоте

Таблица 1. Длительность и дистанция осеннего пролетного пути красавок разных гнездовых группировок

Гнездовая группировка (*n*)	Длительность и дистанция осеннего пролетного пути				
	Трофический этап	Транзитный этап		Общая дистанция, км	
	дистанция, км	длительность, дней	дистанция, км	всего	над преградами (% от общей дистанции)
Азово-черноморская (*n* = 4)	0–130	8–13 / 11	3480–4070 / 3775	3480–4940 / 3764	2900–3000 (80%)
Прикаспийская и волго-уральская (*n* = 8)	0–570	8–13 / 10	3300–4700 / 4000	3300–4700 / 4000	1000–1150 (30%)
Зауральская (*n* = 3)	0	6–8 / 7	2800–3200*	2800–3200*	1800 (57%)
Хакасская (*n* = 2)	Нет данных	Нет данных	Нет данных	3700–3900 / 3800	1500 (45%)
Алтайская (*n* = 4)	800–900 / 850	7–9 / 8	2650	3435–3585 / 3510	2700 (90%)
Восточно-казахстанская (*n* = 2)	600–800 / 700	8	2300	2900–3100 / 3000	1100 (37%)
Тянь-шаньская (*n* = 1)	300	7	1900	2200	1000 (40%)
Забайкальская (*n* = 5)	1000–1600 / 1120	10–17 / 13	4000–4600 / 4480	5000–6200 / 5600	2250 (50%)

Примечания. Над чертой – округленные минимальные и максимальные значения, под чертой – среднее арифметическое; *n* – количественная единица (семья, взрослая или неполовозрелая особь, совершившие миграцию в течение одного и более сезонов).
* Среднее значение не указано, так как транзитный перелет в 2018 и 2019 гг. начинался с разных географических территорий.

по кратчайшему пути и кратковременные транзитные остановки на 1–2 дня, без существенного восполнения энергетических затрат.

Основываясь на данной терминологии, для указанных выше количественных единиц оценена длительность транзитного этапа осенней и весенней миграций. Длительность трофического этапа осенней миграции не определена, так как в разных географических районах и у различных социальных групп (птенцов, их родителей и неполовозрелых особей) он начинается в разное время с началом интенсивной кормежки, которое можно зафиксировать лишь при проведении специальных суточных наблюдений. Длительность трофического этапа весенней миграции также не определена из-за нерегулярного поступления сигналов, за исключением трех птиц прикаспийской гнездовой группировки, одной – зауральской и одной – забайкальской.

Дистанцию миграционного пути рассчитывали, измеряя расстояния между локациями передатчика. Для определения общей дистанции суммировали расстояния между трофическими территориями на пути пролета и расстояние транзитного перелета. При этом учитывали, что осенью транзитный перелет для одних журавлей начинался с места трофического предмиграционного скопления, для других – с места последней трофической миграционной остановки и для всех птиц заканчивался в области зимовки на территории, где они держались более четырех дней. Расстояние весенней транзитной миграции рассчитывали от места зимовки до места гнездования для взрослых особей, а для неполовозрелых птиц – до первой длительной трофической миграционной остановки. Местные перемещения в пределах трофических территорий в протяженность общего миграционного пути не включали.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Маршруты миграции журавлей разных гнездовых группировок представлены на рис. 1. Длительность и дистанция осеннего пролета даны в табл. 1 для всех гнездовых группировок за исключением хакасской из-за недостатка данных. Длительность и дистанция весенней миграции отражены в табл. 2.

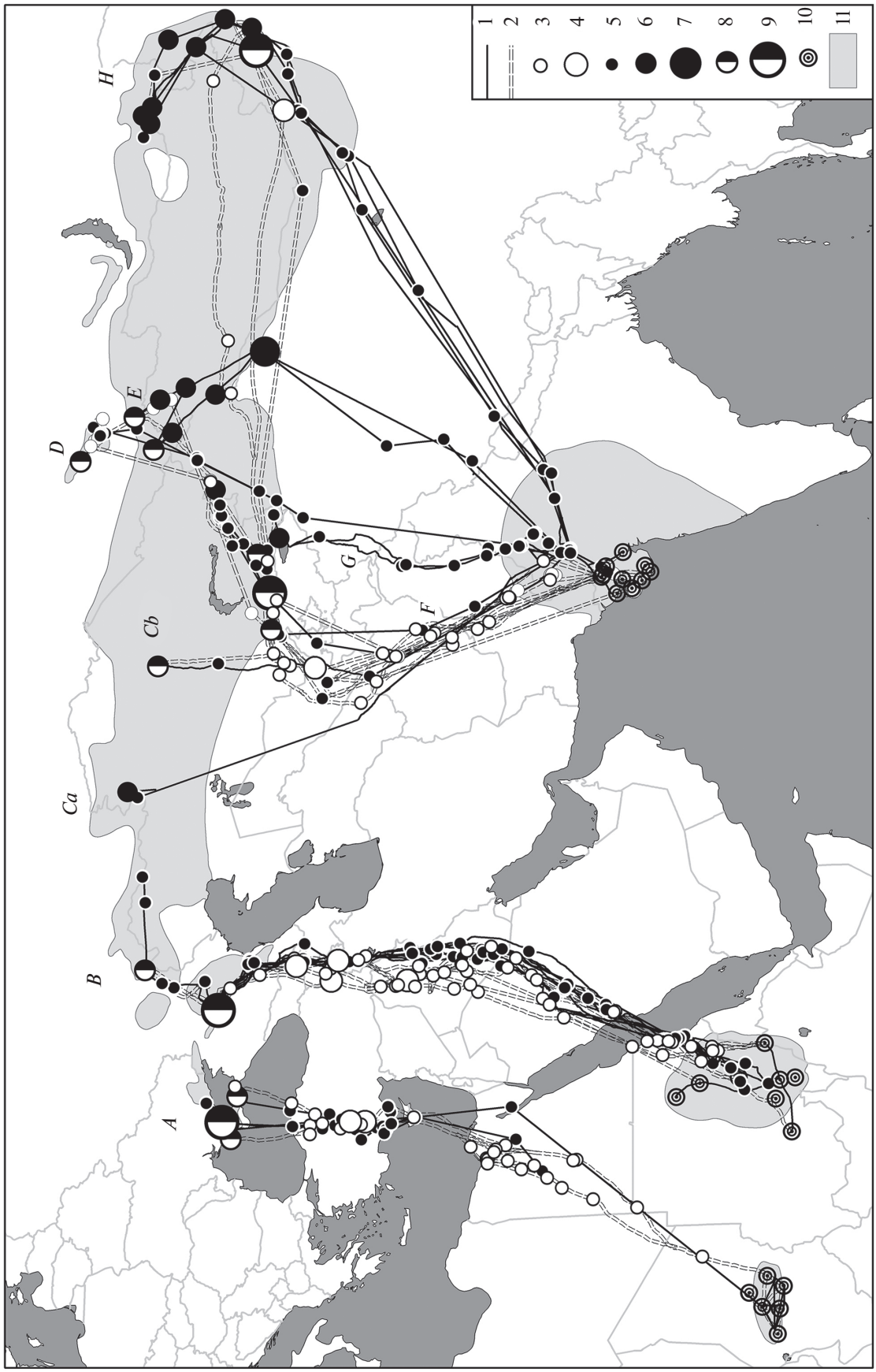

Рис. 1. Осенние и весенние миграционные маршруты красавки из разных частей гнездового ареала: *A* – азово-черноморской; *B* – прикаспийской, волго-уральской и предуральской; *Ca*, *Cb* – зауральской; *D* – хакасской; *E* – алтайской; *F* – восточно-казахстанской; *G* – тянь-шаньской; *H* – забайкальской; 1 – пути осенней миграции, 2 – пути весенней миграции, 3 – весенние транзитные остановки, 4 – весенние трофические миграционные остановки, 5 – осенние транзитные остановки, 6 – осенние трофические предмиграционные скопления и миграционные остановки, 7 – наиболее значимые территории во время осенней миграции, 8 – осенние и весенние трофические миграционные остановки, 9 – наиболее значимые территории во время осенней и весенней миграций, 10 – ключевые места зимовки, 11 – ареал красавки (Ilyashenko, 2019).

Таблица 2. Длительность и дистанция весеннего пролетного пути красавок разных гнездовых группировок

Гнездовая группировка	Длительность и дистанция весеннего пролетного пути						
	Транзитный этап		Трофический этап		Общая миграция		
	длительность, дней	дистанция, км	длительность, дней	дистанция, км	длительность, дней	дистанция, км	над преградами (% от общей дистанции)
Азово-черноморская	23 (n = 1)	4000–4200 / 4100 (n = 2)	0	0	23	4000–4200 / 4100 (n = 7)	3000 (75%)
	3–12 / 7 (n = 7)	2600–3400 / 3100 (n = 8)	Нет данных	850–1000 / 930 (n = 5)	Нет данных		
Прикаспийская и волго-уральская	15–25 / 20 (n = 5)	3300–4700 / 4000 (n = 5)	0	0	15–25 / 20 (n = 5)	3300–4700 / 3900 (n = 11)	1000 (25%)
	9–17 / 11.5 (n = 6)	2700–3400 / 2900 (n = 6)	23–38 / 27 (n = 3)	280–1380 / 835 (n = 4)	Нет данных		
Зауральская	4–13 / 8 (n = 2)	1200 (n = 1)	127 (n = 1)	1050 (n = 1)	Нет данных	2250 (n = 1)	1000 (45%)
Хакасская	Нет данных	2100–2500 / 2300 (n = 2)	Нет данных	2700–2800 / 2750 (n = 2)	Нет данных	4800–5300 / 5050 (n = 2)	1400 (30%)
Алтайская	9–11 / 10 (n = 2)	2100–2500 / 2400 (n = 3)	Нет данных	2000–2200 / 1900 (n = 3)	Нет данных	4100–4300 / 4200 (n = 3)	1500 (35%)
Восточно-казахстанская	7 (n = 1)	2100–2500 / 2400 (n = 2)	Нет данных	1300–1600 / 1450 (n = 3)	Нет данных	3400–3800 / 3600 (n = 2)	1000–1200 (27–33%)
Тянь-шаньская	16 (n = 2)	3150–3500 / 3500 (n = 2)	0	0	15–16 (n = 2)	3500–3900 / 3700 (n = 2)	1100 (30%)
Забайкальская	9 + 7* (n = 1)	3000 + 4300* (n = 1)	29 (n = 1)	700 (n = 1)	45 (n = 1)	8000 (n = 1)	2000 (25%)

Примечания. Над чертой – округленные минимальные и максимальные значения, под чертой – среднее арифметическое; n – количественная единица (семья, взрослая или неполовозрелая особь, совершившие миграцию в течение одного и более сезонов).

* Среднее значение не указано, так как данные о длительности и дистанции двух транзитных перелетов имеются для одной птицы.

Европейская часть ареала

Азово-черноморская гнездовая группировка

Для данной группировки известно наиболее западное место крупных летних и предмиграционных скоплений на заливе Сиваш, где мониторинг ведется более 30 лет (Андрющенко, 1997; Андрющенко, Шевцов, 1998; Андрющенко, Горлов, 1999; Андрющенко и др., 2008). Предполагалось, что перед отлетом здесь собираются красавки из Приазовья и Крыма, образуя скопления более тысячи особей, а также, возможно, журавли из более восточных частей ареала (Андрющенко,

1997; Андрющенко, Шевцов, 1998). Летние и предмиграционные скопления численностью до 800 особей известны также на западе Крымского п-ова на Тарханкутской возвышенности на оз. Джарылгач и на юге Керченского п-ова на озерах по периметру Опукского заповедника, где собирается до 200–300 особей (Андрющенко, Шевцов, 1998; Андрющенко, 2015).

Осенью перед пересечением Черного моря красавки летят над Крымскими горами (Костин, 1983; Андрющенко и др., 2006). Кроме пролёта через Чёрное море, незначительное число красавок мигрирует вдоль балканского побережья, останавливаясь в Северо-Западном Причерноморье – в Херсонской, Николаевской, Одесской областях Украины, а также в Румынии и Болгарии (Нанкинов, 2009; Андрющенко, 2015). К этой же ветви пролетного пути относятся встречи в Греции и на западном побережье Турции в проливе Босфор и Измире (Kasparek, 1988). Для Турции также отмечены встречи в период миграций в центре и на востоке страны (Kasparek, 1988; Akarsu et al., 2013). Пролет над Кипром известен по визуальным наблюдениям пролета и отдыха красавок на оз. Акротири (Akrotiri), где численность вида в 1957 г. оценена в 8.4 тыс. особей, а в августе 1971 г., при организации специального учета, отмечено минимум 1468 особей (Flint, 1971, 1972). Кроме того, на Кипре встречены две птицы, окольцованные цветными пластиковыми кольцами на Украине (Андрющенко и др., 2006). В Египте красавку относили к редкому мигрирующему и зимующему виду (Atta, 1996).

Предполагали, что область зимовки журавлей из европейской части ареала тянется полосой от Чада до Эфиопии через Судан. В Чаде красавки отмечены на озерах Чад, Иро и Фитри (Johnsgard, 1983; Urban, Gichuki, 1991; Meine, Archibald, 1996; Beilfuss et al., 2007). Причем одни авторы пишут о больших стаях на оз. Чад (Mackworth-Praed, Grant, 1970), другие отмечают единственную встречу группы из 24 особей в октябре 1991 г. (Scholte, 1996). Одна особь зарегистрирована в Северо-Восточной Нигерии (Urban, Gichuki, 1991). Информация о зимовке в Судане основана на добыче молодой красавки, помеченной в Аскании-Нова в 1892 г. (Андрющенко и др., 2006).

В 2018–2020 гг. проведено дистанционное слежение 24 молодых особей из 15 семей, помеченных на Сиваше, Приазовской и Тарханкутской возвышенностях, Керченском и Таманском полуостровах.

Место трофического предмиграционного скопления на заливе Сиваш в 2018–2020 гг. использовали восемь семей. Из них четыре семьи гнездились на Тарханкутской возвышенности, расположенной в 100–160 км южнее, две – на Сиваше и две семьи – на Приазовской возвышенности. Стартуя с Сиваша, две семьи полетели вдоль западного побережья через озера Джарылгач и Сасык-Сиваш. Из-за нерегулярного поступления сигналов осталось неясным, как пересекали Крым остальные семьи.

Одна семья, гнездящаяся на Тарханкутской возвышенности, начала миграцию с оз. Джарылгач. Две семьи стартовали с юга Керченского п-ова. Одна из них, гнездящаяся на севере полуострова, до отлета держалась на оз. Тобечикское. Вторая семья, гнездившаяся на Таманском п-ове в Краснодарском крае, в предмиграционный период кормилась на полях, прилегающих к гнездовой территории, и ночевала на оз. Маркитанское, расположенном в двух-трех километрах от нее. За 10 дней до отлета на зимовку она переместилась севернее на водохранилище Юзмак на юг Керченского п-ова.

Осенняя миграция семей (n = 8) в 2018–2020 гг. начиналась в период с 17 по 28.08. Данные об ее длительности и дистанции представлены в табл. 1.

Маршрут осенней миграции семи семей проходил над Крымом, центральной частью Турции, над Кипром, Египтом, юго-восточной частью Ливии и Чадом (рис. 1*А*). Они пересекли такие географические преграды как Крымские горы (30–50 км), Черное море (250–300 км), горный массив Таурус (Taurus) (150 км) на юге Турции, Средиземное море (500 км), дельту Нила или Суэцкий канал и пустыню Сахара (2000 км). Данные дистанционного слежения позволили определить основной путь миграции, но нерегулярное поступление сигналов не позволило выявить все транзитные остановки. Сигнал над Кипром получен только для одной птицы, однако, по-видимому, над островом проходит основной пролетный путь (Flint, 1971, 1972).

Одна молодая птица отклонилась от общего курса. После пересечения Черного моря она ослабла и была поймана на побережье в турецкой провинции Зонгулдак (Zonguldak) (Ильяшенко и др., 2020а). Птицу осмотрели, не нашли никаких повреждений и через два дня выпустили. Она продолжила миграцию на восток вдоль побережья и достигла оз. Ладик (Ladik), известного места миграционной остановки серых журавлей (Burak Tatar, личн. сообщ.). Через 20 дней полетела в юго-западном направлении и прилетела сначала в Республику Нигер, а затем в Нигерию, откуда последние сигналы пришли из г. Даматуру (Damaturu) 15.11.2019. Это известное место зимовки в Северо-Восточной Нигерии (Urban, Gichuki, 1991).

14 молодых журавлей прилетели на зимовку в Чад в регион Батха (Batha), расположенный в зоне сахеля, в поросшей кустарником саванне. Сигналы еще от двух молодых птиц стали поступать только с этого места зимовки.

Выделено несколько ключевых участков, которые красавки использовали по определенной схеме в течение периода зимовки (табл. 3). После прибытия и до начала–середины октября они держались на низменности на севере и северо-западе региона. В середине октября – середине ноября часть птиц переместилась или в долину р. Бахр-эль-Газаль (Bahr El Gazal), вытекающей из оз. Чад, или в долину р. Батха, впадающей в оз. Фитри (Fitri), или на восток региона в долины рек, стекающих с горного массива Ваддаи (Ouddai), западнее пос. Битлин (Bitline). Этот участок расположен на юге охраняемого природного резервата Ouadi Rime-Ouadi Achim. С конца октября – середины ноября журавли (n = 16) переместились на основное место зимовки на заболоченном участке долины р. Батха, в месте слияния двух рек, между поселками Абзиуф (Absiuf) и Ам Сак (Am Sak). Здесь они держались 3.5–4 месяца до начала весенней миграции. Такое перераспределение в пределах области зимовки, охватывающей приблизительно 12.5 тыс. км^2, связано, очевидно, с климатическими условиями. Сезон дождей приходится на май–октябрь (http://www.restbee.ru/world/afrika/chad). Поэтому в сентябре и октябре красавки держались на низменности запада провинции или в долинах рек на востоке провинции, где в этот период года еще сохраняется вода. В ноябре они переместились на болото на р. Батха, которое, видимо, не пересыхает весь период зимовки. Они летали кормиться в саванну или на поля к западу – юго-западу от болота на расстояние 15–20 км.

Весенняя миграция в 2019 и 2020 гг. начиналась в период с 07.03 по 20.03 (n = 14), наиболее интенсивно 10–12.03. Пролет проходил по тому же маршруту, что и осенью. Данные о длительности и дистанции представлены в табл. 2.

Восемь молодых особей совершили транзитный перелет до первой трофической миграционной остановки в Турции. Некоторые до прибытия на территорию Турции (n = 4) останавливались на 2–5 дней в Египте в западной части дельты Нила на границе с Сахарой или на южном побережье Средиземного моря. В Турции молодые особи держались до 40 дней в провинции Конья (Konya), главным образом, севернее Чумры (Chumra), и в бассейне оз. Туз (Tuz). В 2019 г. два журавля, помеченные на Тарханкутской возвышенности, прилетели на оз. Джарылгач 24.05 и 9.06. Затем переместились на Сиваш 14 и 23.07 и держались там до отлета на зимовку. Три особи вернулись на места рождения на Керченском и Таманском полуостровах.

Две из 16 молодых красавок не использовали трофическую миграционную остановку в Турции. Одна прибыла к месту рождения на оз. Маркитанское в Краснодарском крае 23.03.2019. Она встречена 24.03.2019 в группе из трех птиц, вероятно, с родителями (Ильяшенко и др., 2020б). Сигналы от второй птицы прекратились после пересечения территории Турции.

Таким образом, наши данные подтвердили значимость залива Сиваш как основного места трофического предмиграционного и миграционного скопления. При этом выявлена некоторая обособленность журавлей, гнездящихся на Керченском и Таманском полуостровах. В отличие от журавлей с Тарханкутской возвышенности, они не переместились перед началом миграции на Сиваш, а держались на юге Керченского п-ова до отлета на зимовку.

Впервые показан весь пролетный путь, который осенью и весной проходил по одному маршруту. Ни один из прослеживаемых журавлей не использовал путь миграции вдоль западного или восточного побережий Черного моря, что можно объяснить ограниченным числом меченых птиц. Выявлены ключевые места зимовки в Чаде в регионе Батха и на реках бассейнов озер Чад и Фитри. Определены места трофических весенних миграционных остановок в Центральной Турции в провинции Конья, включая бассейн оз. Туз, где молодые птицы могут оставаться до начала лета. Некоторые неполовозрелые особи держатся в Турции все лето и начинают оттуда осеннюю миграцию.

Численность азово-черноморской гнездовой группировки оценена в 2000 особей, из которых 1500–1700 перед отлетом концентрируются на Сиваше и 300–500 особей – на Керченском п-ове. Предположение, что на Сиваш перед отлетом могут слетаться журавли из средне-донской гнездовой группировки (Андрющенко, Шевцов, 1998; Андрющенко, Горлов, 1999), не подтверждено, так как в июне 2019 г. в местах ее обитания красавки не обнаружены (Ильяшенко и др., 2020в). Однако эта группировка, численность которой в 1990-е гг. оценена в 200–300 пар (Белик и др., 2011), а также недоучтенные птицы в Северо-Восточном Приазовье (восток Донецкой и запад Ростовской областей) могли повлиять на общую оценку численности всей азово-черноморской группировки.

Прикаспийская и волго-уральская гнездовые группировки

Для журавлей прикаспийской группировки известно традиционное крупное летнее и предмиграционное скопление в долине р. Маныч на стыке границ Республики Калмыкия, Ставропольского края и Ростовской области (Букреева, 2003; Белик и др., 2011). В Калмыкии на озерах и прудах, главным образом, в Сарпинской низменности отмечены летние скопления, которые к августу укрупняются за счет присоединения семей с

Таблица 3. Ключевые территории на миграционных путях и зимовках красавки

Гнездовые группировки	Ключевые территории по пути миграции и на зимовках
	Европейская часть ареала
Азово-черноморская	**Украина: Сиваш (Л, ТО, ТВ)** Крым: 1) оз. Джарылгач (Л, ТО), 2) озера на юге Керченского п-ова (Л, ТО) Турция: провинция Конья, бассейн оз. Туз (ТВ) Чад: 1) долина р. Бахр-эль-Газаль, бассейн оз. Чад (З); 2) долина р. Батха в бассейне оз. Фитри (З); 3) долины рек, стекающих с горного массива Ваддаи западнее пос. Битлин (З); 4) долина р. Барха между пос. Абзиуф и Ам Сак (З)
Прикаспийская, волго-уральская, предуральская	**Россия: Ростовская обл., Республика Калмыкия, Ставропольский край, долина р. Маныч (Л, ТО, ТВ)** Россия, Волгоградская, Саратовская обл., бассейн рек Торгун, Еруслан, Соленая Куба, (Л, ТО) Грузия: долины рек Иори и Алазани (ТВ) Азербайджан: Нахичеванская Автономная Республика, г. Карацуг, Араксинское вдхр. (ТВ) Турция: провинция Ыгдыр, бассейн р. Аракс (ТВ) Ирак: п. Байджи, бассейн р. Тигр (ТВ) Судан: 1) бассейн Голубого Нила, междуречье Диндера и Аль Рахада (З); 2) долина Нила между гор. Бербер и Эль Тиккавин (З); 3) бассейн Белого Нила в районе гор. Эль-Обейд (З); долина р. Шагр эн Нил, 100 км восточнее Хартума Судан, Эритрея, Эфиопия: долина р. Текезе, в районе городов Омхайер (Эритрея) и Химора (Эфиопия)
	Азиатская часть ареала
Зауральская	Россия, Казахстан: Оренбургская и Костанайская обл., озера на Тургайском плато (ТО)
Хакасская	Россия, Хакасия: 1) Южно-Минусинская котловина, уроч. Трехозерки (Л, ТО); 2) **оз. Белё (ТО)** Китай: Синьцзян-Уйгурский автономный район, долина р. Эмель (ТВ) Монголия: Убсунурский аймак, котловина Больших озер (ТВ)
Алтайская	Россия: Тува, долины рек Хемчик и Чадан (Л) Монголия: 1) аймак Ховд, оз. Хар-Ус (Л, ТО); 2) Убсунурский аймак, котловина Больших озер (ТО); 3) Баян-Улэгейский аймак, бассейн р. Ховд (ТО, ТВ) Китай, Синьцзян-Уйгурский автономный район: 1) уезд Чингиль (ТО); 2) долина р. Эмель (ТВ); **оз. Баркёль (ТО)**
Восточно-казахстанская	Китай, Синьцзян-Уйгурский автономный район: долина р. Эмель (Л, ТО, ТВ) Казахстан: 1) Капчагайское вдхр., долина р. Или (ТО, ТВ); 2) **Ташуткольское вдхр., долина р. Чу (ТО, ТВ);** 3) Терс-Ащибулакское вдхр., долина р. Терс (ТО, ТВ)
Тянь-шаньская	**Кыргызстан: оз. Иссык-Куль (ТО, ТВ)**
Забайкальская	Россия: Забайкальский край, котловина Торейских озер (Л, ТО) Монголия: аймак Дорнод, долина р. Халхин-Гол (ТО) Китай, Внутренняя Монголия: 1) пос. Хулун-Буир, долина р. Хайлар (ТО); 2) вдхр. Вулагай (ТО); 3) **Шилин-Гол, оз. Дали (Л, ТО, ТВ)**
Все группировки азиатской части ареала	Узбекистан: оз. Айдаркуль (ТВ) Казахстан: 1) Шимкентская обл., Коксарайское вдхр., пос. Баиркум, долина р. Сыр-Дарьи (ТВ); 2) Шимкентская обл., вдхр. Капшагай, пос. Бирлик (ТВ); 3) Жамбыльская обл., Терс-Ащибулакское вдхр., долина р. Терс (ТО, ТВ); 4) Жамбыльская обл., Ташуткольское вдхр., долина р. Чу (ТО, ТВ); 5) Алматинская обл., Капчагайское вдхр., долина р. Или (ТВ) Индия, штат Раджастан: 1) окрестности Джодхпура (З); 2) Кичан (З); 3) Ланкарасар и Биканер (З) Индия, штат Гуджарат: 1) побережье Аравийского моря с наибольшей концентрацией в районе Мияни и Порбандор (З); 2) солончак Большой Качский Ранн (З); северное и южное побережье Качского залива (З)

Примечания. Л – летние скопления, ТО – осенние места трофических предмиграционных скоплений и трофические осенние миграционные остановки, ТВ – трофические весенние миграционные остановки, З – места зимовки. Жирный шрифт – отправные пункты транзитной миграции (за исключением зауральской группировки, где отправной пункт не выявлен).

птенцами, а к концу августа перемещаются в долину Маныча. Предполагали, что перед отлетом на Маныче собираются красавки не только со всей Калмыкии, но и прилегающих районов Ставропольского края и Ростовской области, образуя стаи общей численностью до 40–45 тыс. особей (Букреева, 2003). Для журавлей волго-уральской группировки известны предмиграционные скопления в Волгоградском Заволжье у пос. Золотари численностью до 800 особей (Ильяшенко, 2013) и в Саратовском Заволжье в долинах рек Большой и Малый Узень, где учтено 173 особи (Завьялов и др., 2003). В Западном Казахстане отмечено скопление до тысячи особей в 1938 г. в районе оз. Рыбный Сакрыл, а в конце 1980-х такие скопления встречены на Битикском водохранилище (Шевченко и др., 1993).

Красавка считается редким мигрантом в Западной Грузии и обычным в Восточной Грузии (Abuladze, 2018). Предполагалось, что через Грузию летят красавки из Украины и Калмыкии (Abuladze, 1995). В Восточной Грузии численность мигрирующих птиц оценена в 4–4.5 тыс. осенью и 2.7–3 тыс. весной; известны места кратковременных остановок, главным образом, в долинах рек Иори и Алазани (Abuladze, 2018). В Армении отмечены весенне-осенние и летние встречи (Ляйстер, Соснин, 1942; Даль, 1954; Саркисян, 2011). В Азербайджане пролет идет, главным образом, через западную часть республики по линии Загатала – Самух – Гянджа – Нахичевань (Султанов и др., 2011). В Иране красавки летят через провинции Восточный и Западный Азербайджан (Ranaghad, Ebrahimi, 2007). Известно два места транзитных остановок к западу от оз. Урмия у г. Салмас (Salmas) (270–400 особей) и на границе с Азербайджаном в долине р. Аракс на Араксинском водохранилище (300 особей). Кроме того, около 1000 особей оставались на зимовку вместе с серыми журавлями в провинции Восточный Азербайджан в Иране (Ashtiani, 1999). В Ираке отмечена зимовка вблизи г. Мосул в декабре 1922 г. (Meinertzhagen, 1924 по: Kasparek, 1988). В Саудовской Аравии на участке от г. Джедда (Jedda), расположенном на восточном побережье Красного моря, до г. Хаиль (Ha'il) в местах регулярных наблюдений пролета красавок весной 1992 и 1993 гг. проведены специальные учеты на нескольких обзорных пунктах с привлечением волонтеров (Newton, Simmens, 1993; Newton 1996). Численность оценена в 4.5 и 6 тыс. соответственно, хотя предполагалось, что она занижена из-за неопытности учетчиков и из-за пролета некоторых стай на большой высоте. Ширина пролетного пути определена в 100 км (Newton, 1996).

Зимовка красавки в Судане на р. Белый Нил впервые описана Бергом (Berg, 1930). В 1986 г. определена область, включающая провинции Гезира, Хартум, Кассала и Голубой Нил с наибольшей концентрацией в бассейне Белого и Голубого Нила и р. Атбара (Atbara), а также на реках Диндер и Рахад, притоках Голубого Нила (Nikolas, 1987; Urban, Gichuki, 1991). В Эфиопии в национальном парке Кафта Шераро (Kafta Sheraro National Park) в марте 2009 г. учтено 21.5 тыс. красавок (Gebremedhin et al., 2009), однако зимой 2010/2011 гг. журавли здесь не обнаружены (Gunter Nowald, личн. сообщ., 2011). Область зимовки находится в зоне сахеля в типичных саваннах с разреженным древостоем, преимущественно из акаций (Jonhsgard, 1983). Количество осадков составляет от 100 до 600 мм в год, около 90% которых выпадает в течение двух–трех летних месяцев (http://www.gecont.ru/articles/geo/sudan.htm). Предполагалось, что в Судане зимуют птицы, гнездящиеся на Украине и в прикаспийской низменности к западу от р. Волга (Newton, 1996).

Журавлей, гнездящихся в Западном Казахстане в Волго-Уральском междуречье, относили к использующим Урало-Эмбинский миграционный поток. Это наиболее западный из пяти миграционных потоков, проходящих через территорию Казахстана (Гаврилов, 1979). Он отделен от соседнего Арало-Ишимского потока горами Мугоджарами, простирающимися от Уральских гор с севера на юг.

Это предположение основано на встрече небольших мигрирующих стай в Волго-Уральских песках и в бассейне Верхней Эмбы на юго-востоке Атырауской (Гурьевской) обл. (Климов и др., 1991), а также на наблюдениях за весенней миграцией на юге Казахстана, где из 2854 учтенных особей 0.4% летело в западном направлении (Губин, Скляренко, 1991). Однако точные пути пролета и места зимовки журавлей этой группировки оставались неизвестными (Gavrilov, Van der Ven, 2004).

В 2017–2020 гг. прослежено 50 особей (включая семь взрослых птиц), помеченных в Восточном Предкавказье, Прикаспийской низменности, Волго-Уральском междуречье и в Предуралье. У шести особей сигналы передатчиков поступали около двух лет, что позволило проследить летние перемещения молодых птиц после первой и второй зимовок. Для журавлей прикаспийской и волго-уральской группировок получены наиболее полные данные за счет наибольшего числа помеченных птиц и большего числа передатчиков (n = 8) с регулярно поступавшими сигналами.

Все красавки (семьи с мечеными птенцами, взрослые и неполовозрелые особи) перед началом транзитного этапа миграции собирались в долине р. Маныч. Гнездовые участки семей располагались от места сбора на расстоянии от нескольких сот метров до 1000 км. Журавли с более дальних гнездовий из Заволжья, Западного Ка-

захстана и Предуралья перед прилетом на Маныч использовали другие места трофических предмиграционных скоплений, главным образом, обширную территорию сельскохозяйственных полей в бассейнах рек Еруслан, Торгун, Соленая Куба и Малый Узень на стыке границ Волгоградской, Саратовской областей России и Западно-Казахстанской области Казахстана. С этих территорий одни особи начинали перемещаться в долину Маныча в середине июля–начале августа, другие, уже начав миграцию, прилетали в середине–конце августа за 10–15 дней до начала транзитного перелета.

Осеннюю миграцию красавки начинали в 2017 г. с 1 по 8.09 (n = 8), в 2018 г. – с 4 по 13.09 (n = 9), в 2019 г. – с 23.06 по 11.09 (n = 13). Общий период начала осенней миграции в 2017–2019 гг. длился с 23.08 по 13.09 (n = 29). Начало этого периода с 23.08 по 4.09, окончание – с 8.09 по 13.09. Более растянутый, чем у журавлей азово-черноморской группировки, период начала осеннего пролета может быть связан с большим числом прослеживаемых особей. Данные о длительности и дистанции осенней миграции прикаспийской и волго-уральской группировок представлены в табл. 1.

Маршрут журавлей прикаспийской и волго-уральской группировок проходил над Ставропольским краем, Дагестаном, Чечней, Восточной Грузией, Западным Азербайджаном, Арменией, Ираном, Ираком, Саудовской Аравией к местам зимовки в Северо-Восточной Африке (рис. 1*B*). По пути они пересекли такие географические преграды как Кавказские горы (Большой и Малый Кавказ) (около 250 км), Сирийскую пустыню и пустыню Большой Нефуд в Ираке и Саудовской Аравии (450–600 км) и Красное море (около 300 км). Первую треть пути от Маныча до оз. Урмия в Иране журавли летели узким фронтом, шириной 70 км. Далее над пустынями пролетный коридор расширился до 150–250 км. Над пустыней Большой Нефуд они летели между городами Хаиль (Hail) и Бурайдах (Buraydah), расположенными на расстоянии 250 км друг от друга, а перед пересечением Красного моря – между городами Медина (Al-Madinah) и Джедда (Jeddah), лежащими в 200 км друг от друга.

Осенний транзитный пролет (n = 7) проходил с транзитными остановками, главным образом, на ночной отдых. В первой трети пути красавки останавливались на одну, реже на две ночи в традиционных местах: 1) оз. Малый Маныч и его окрестности на севере Дагестана, 2) долины рек Алазани, Иори и Кура в Восточной Грузии и Западном Азербайджане после пересечения Главного Кавказского хребта, 3) долина р. Аракс и Араксинское водохранилище на границе Ирана и Нахичеванской Автономной Республики Азербайджана и 4) оз. Урмия в провинции Западный Азербайджан в Иране. Только одна семья не сделала остановку в Дагестане, пролетев до Алазанской долины в Азербайджане более 600 км около 18 ч, в том числе в ночное время. Еще одна семья не остановилась на оз. Урмия, а пролетела от Араксинского водохранилища до р. Сируон (Sirwan) в Ираке. Над Арменией птицы летели над оз. Севан или восточнее него без остановки.

В Ираке и Саудовской Аравии при пересечении пустыни красавки делали транзитные остановки на случайно выбранных территориях, не приуроченных к сельскохозяйственным полям, водоемам или оазисам. После перелета через Красное море в направлении к г. Порт-Судан, 1–2 дня они отдыхали на западном побережье в 15–20 км севернее или южнее этого города, после чего продолжали полет вглубь страны.

Область зимовки в бассейне рек Нил, Белый и Голубой Нил и Атбара охватывает восемь провинций в Судане, северо-запад провинции Тыграй (Tigray) в Эфиопии и юго-запад провинции Гаш-Барка (Gash-Barka) в Эритрее. Она тянется от излучины р. Нил в районе Абу-Хамад (Abu Hamad) на севере до Эд Дамазин (Ed Damazin) на юге на протяжении 900 км в меридиональном направлении и от Эль Обейд (El Obeid) на западе до Химоры (Himora) на востоке протяженностью 700 км в широтном направлении.

По прибытии в Судан журавли держались в провинции Кассала в долине р. Атбара. С сентября по ноябрь они перемещались в пределах обширной территории в междуречье Голубого Нила и его притоков – Диндер (Dinder) и Рахад (Al Rahad) в пределах 200–300 км от Хартума до Сеннара, с наибольшей концентрацией в районе городов Вад Медани (Wad Medani) и Мунира (Munirah). В ноябре часть журавлей переместилась на север в долину Нила между городами Бербер (Berber) и Эт Тиккавин (Et Tikkawin), часть – на запад в провинцию Северный Кордофан в бассейн Белого Нила в район Эль Обейд (El Obeid) и часть – в восточном направлении в долину р. Шагр эн Нил (Shagr en Nile) в 100 км восточнее Хартума. Во второй половине зимы большая часть журавлей перемещалась на самый восточный участок в долину р. Текезе на стыке границ Судана, Эритреи и Эфиопии в районе городов Омхайер (Omhajer) в Эритрее и Химора (Himora) в Эфиопии, в том числе в Национальный парк Кафта Шераро (табл. 3).

Весенняя миграция в 2018–2020 гг. начиналась в период с 11 по 26.03 (n = 19) и для большинства красавок (n = 14) проходила по тому же пролетному пути, что и осенью. Данные по ее длительности и дистанции даны в табл. 2.

Пять особей (взрослая, двухлетняя и три годовалых) в Ираке отклонились от осеннего маршру-

та и пролетели западнее над восточной частью Турции.

Пять журавлей (три взрослых, один двухлетний и один годовалый) совершили транзитный перелет до мест гнездования без длительных трофических миграционных остановок. Их дневные перелеты были короче и число транзитных остановок – от 10 до 13 (n = 4), немного больше, чем во время осенней миграции. Остальные неполовозрелые красавки (n = 15) в 2018–2020 гг. пролетели транзитом до первых трофических весенних миграционных остановок, расположенных в Ираке, Турции, Грузии и Азербайджане (табл. 3), где держались от 19 до 34 дней, в среднем 25 дней (n = 5). Из четырех трофических территорий каждый из меченых журавлей использовал одну или две. Затем неполовозрелые журавли продолжили перемещаться по пролетному пути на места летних скоплений в долину р. Маныч (n = 8), в бассейны рек Торгун и Еруслан (n = 3) и на запад Калмыкии (n = 3).

Три журавля, помеченные в Калмыкии и Заволжье, держались в долине Маныча все лето до отлета на зимовку. Одна красавка, помеченная в Волгоградском Заволжье, лето после первой зимовки провела в междуречье Торгуна и Еруслана и прилетела на Маныч за 15 дней до отлета на зимовку. Три журавля в 2020 г., после второй зимовки, прилетели на места рождения в Заволжье и Западный Казахстан, затем переместились на место летнего и предмиграционного скопления в бассейны рек Торгун и Еруслан, а в середине августа прилетели на Маныч.

Из 30 прослеживаемых журавлей, использующих данный пролетный путь, один молодой журавль, помеченный в Западном Казахстане, совершил отличные от других осенние и весенние миграции. Зиму 2018/2019 гг. он провел в Судане в бассейне Нила, прилетев туда вместе с журавлями прикаспийской и волго-уральской группировок. Во время весенней миграции в 2019 г. пересек Красное море не в районе г. Порт Судан, как это делали птицы данных группировок, а пролетел вдоль западного побережья на север, перелетел через северную часть моря, затем мигрировал через Иорданию и Сирию в Турцию. Через центр Турции он долетел до южного побережья Черного моря и вернулся в провинцию Сивас, где провел все лето и откуда начал осеннюю миграцию 22.08.2019. На пути он пересек западную часть Сирии, Израиль, Суэцкий залив и Сахару и прибыл в провинцию Батха в Республике Чад, где зимуют журавли азово-черноморской гнездовой группировки. Весной 2020 г. он полетел по пути, используемом красавками этой группировки, и долетел до дельты Нила, где сигналы от передатчиков прекратились (рис. 2).

Таким образом, данные дистанционного слежения показали значимость долины р. Маныч не только для журавлей из Восточного Предкавказья и Прикаспия, но и из Волго-Уральского междуречья и Предуралья. Для красавок, которые гнездятся на расстоянии до 400 км от Маныча и держатся здесь до 1.5 месяцев, эта территория является местом летнего и трофического предмиграционного скоплений. Для журавлей с более дальних гнездовий – это место миграционной трофической остановки, где они пополняют энергетические ресурсы перед миграцией.

Все красавки из описываемого региона мигрируют на места зимовки в Судан и прилегающие районы Эфиопии и Эритреи. Осенью и весной они используют один и тот же пролетный путь, лишь некоторые птицы летят весной через Восточную Турцию. Также подтверждено, что в Саудовской Аравии на севере пустыни Большой Нефуд журавли традиционно мигрируют в районе городов Хаиль и Джедда, при этом ширина пролетного пути здесь больше, чем предполагалось. Это, в том числе, объясняет недоучет красавок во время весенней миграции в Саудовской Аравии (Newton, 1996).

Необходимо отметить, что при описании миграции журавлей в Турции предполагалось, что осенью красавки летят через центр страны, а весной – через ее восточную часть (Akarsu, 2013). Наши данные показали, что через центр Турции как осенью, так и весной летят журавли азово-черноморской группировки, а через восток страны весной летит часть журавлей из прикаспийской и волго-уральской группировок.

Выявлены новые места трофических и транзитных миграционных остановок, а для известных – долины рек Кура, Алазани и Иори, Араксинское водохранилище и оз. Урмия, показано их более широкое использование. По данным дистанционного слежения, красавки останавливались на оз. Урмия в пределах 50–60 км, хотя ранее было известно лишь одно место остановки (Ranaghad, Ebrahimi, 2007).

Определена более широкая, чем предполагалось, область зимовки в Северо-Восточной Африке. Выделено несколько ключевых территорий и определен характер перемещений между ними. Зимовка в Ираке и Иране не отмечена.

Численность журавлей, использующих второй миграционный поток, на основании литературных источников и собственных учетов территориальных пар и скоплений неполовозрелых особей оценена в 40–57 тыс. особей, включая прикаспийскую (30–40 тыс.) и волго-уральскую (15–17 тыс.) группировки (Букреева, 2003; Бидашко и др., 2006; Ильяшенко, 2018; Ilyashenko, 2019).

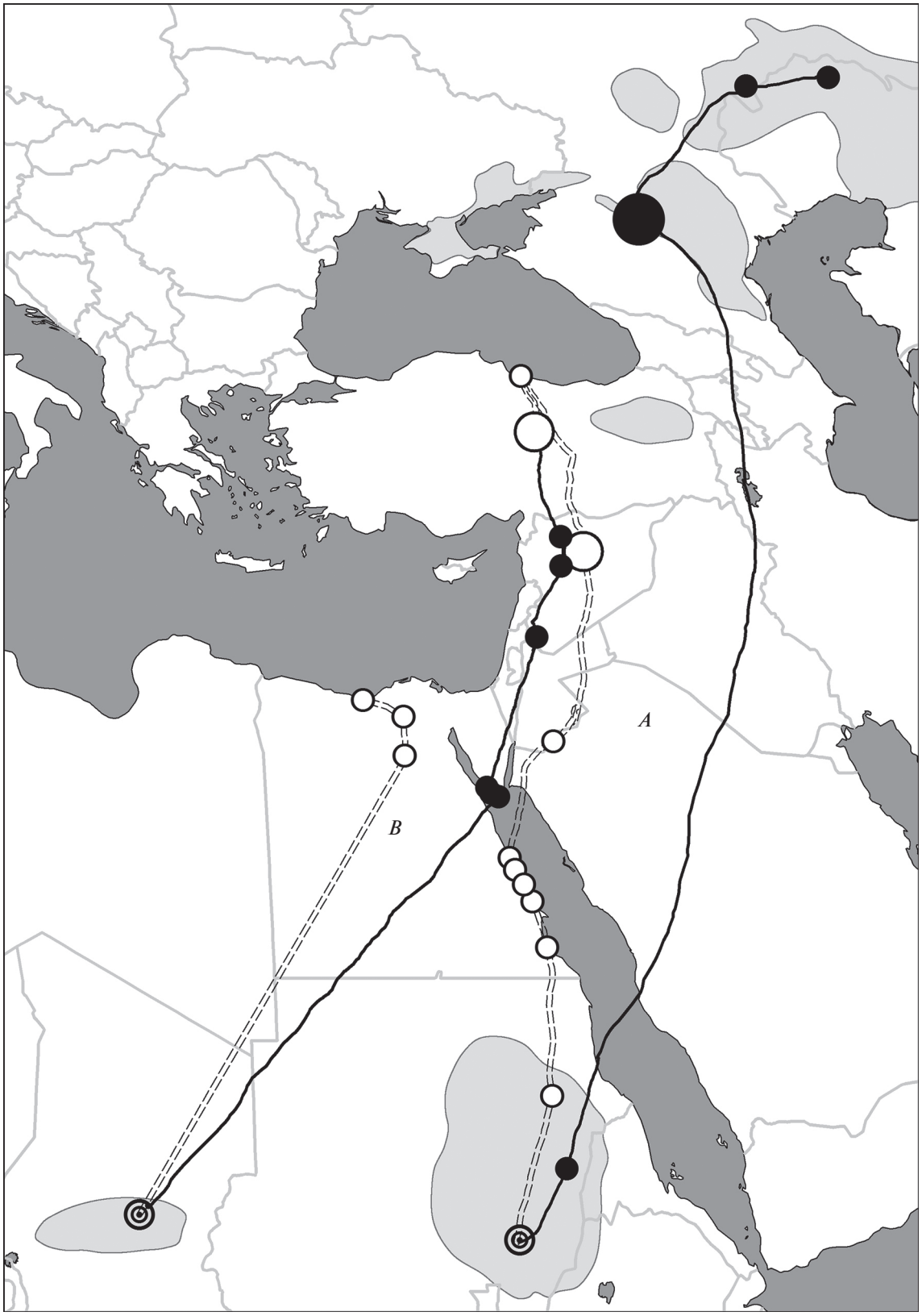

Рис. 2. Пути осенней и весенней миграций и места зимовки в 2018/2019 гг. (*A*) и 2019–2020 гг. (*B*) неполовозрелого журавля, помеченного птенцом в Западном Казахстане. Условные обозначения как на рис. 1.

Азиатская часть ареала

В Северном Казахстане наиболее крупное предмиграционное скопление красавки известно в Костанайской обл. на озерах Уркаш и Жарсор, где в предмиграционный период собирается 15–20 тыс. журавлей, 40% которых составляют красавки (Брагин, 2002). Отмечены скопления на оз. Кушмурун (400 особей) и в устье р. Улькаяк на оз. Кызылколь на границе Костанайской и Актюбинской областей (2500 особей) (Брагин, 2011). В Павлодарской обл. в окрестностях оз. Малый Калмакан в начале августа учтено в общей сложности более 1000 особей (Гисцов, 1991). В Центральном Казахстане в Карагандинской обл. в Тенгиз-Кургальджинской впадине отмечены скопления до 10 тыс. особей (Кошкин, 2007). На юге Казахстана в предгорьях Тянь-Шаня на Ташуткольском водохранилище в июле может собираться до тысячи особей, а во время миграции в конце августа–начале сентября здесь учли 1797 красавок (Березовиков, 2002). В Кыргызстан на оз. Иссык-Куль они начинают прибывать в июле и держатся до конца августа. В период осенней миграции на северо-восточной оконечности озера в районе пос. Тюп и Кар-Кара может собираться до 2.5 тыс. особей, а весной – до 9 тыс. особей (Торопова, Еремченко, 1980; Торопова, Кулагин, 2005). В Хакасии предмиграционные скопления от 150 до 250 особей отмечены на озерах Белё и Черное, а также в урочище Сорокаозерки в Южно-Минусинской котловине (Емельянов, Савченко, 1991). В Забайкальском крае наиболее крупное предмиграционное скопление расположено в котловине Торейских озер. Численность здесь колеблется от 400 особей в засушливый период до 42 тыс. в благоприятные годы (Горошко, 2015).

На основе многолетних наблюдений и анализа литературы существуют детальные описания встреч во время осенней и весенней миграций красавки в Казахстане, Кыргызстане, Узбекистане, Туркменистане и Таджикистане (Гаврилов, 1977; Gavrilov, Van der Ven, 2004). В Казахстане, кроме указанного выше Урало-Эмбинского потока, выделены Арало-Ишимский, Срединно-Казахстанский, предгорный и горный миграционные потоки. Отмечено, что осенняя миграция из Северного и Центрального Казахстана проходит широким фронтом и малозаметна. Наиболее выражена миграция по предгорному участку вдоль северных предгорий Западного Тянь-Шаня и по горному участку – в Иссык-Кульской долине. При описании миграционных потоков оставался вопрос – мигрируют ли красавки из Костанайской обл. только в Индию или и в Африку (Gavrilov, Van der Ven, 2004).

В Туркменистане красавки, мигрирующие в Индию, летят через восточную часть пустыни Каракумы и Келифские озера, расположенные в старом русле р. Амударья (Дементьев, 1952).

В Таджикистане осенью и весной мигрируют через Гиссарский, Зеравшанский и Туркестанский хребты Памиро-Алая, оз. Искандеркуль и нижнее течение рек Кафирниган и Вакш, однако численность их здесь относительно невелика – от нескольких сотен до тысячи (Иванов, 1940; Gavrilov, Van der Ven, 2004).

В Афганистане мигрируют через провинции Балх (Balkh), Кундуз (Kunduz) и Тахар (Takhar) на севере страны с наиболее известными миграционными остановками на озерах Аб-и-Эстада (Ab-e-Estada) и Даште-Навар (Dasht-e-Nawor) (Хан, 2010).

В Пакистане летят через провинции Белуджистан (Balochistan) и Хайбер-Пахтунхва (Khyber Pakhtunkwa) вдоль долин рек Зоб (Zhob), Куррам (Kurram), Гамбила (Gambilla), Кеч (Kech) и Инд (Indus) (Ahmad, Kurshid, 1991; Jan, Ahmad, 1995).

Весной важное значение для отдыха и кормежки красавок имеют озера Айдаркуль и Тузкан в Айдар-Арнасайской системе озер в Узбекистане (Лановенко, Крейцберг, 2006), а также долины рек и образованные на них водохранилища в северных предгорьях Западного Тянь-Шаня в Казахстане (Губин, Скляренко, 1991; Ковшарь, Березовиков, 1991).

На основе визуальных наблюдений отмечено, что на осеннем пролете, проходящем в Казахстане в северных предгорьях Западного Тянь-Шаня в западном направлении, красавка встречается в 23 раза реже, чем на весеннем пролете, который имеет восточное направление (Гаврилов, Гисцов, 1985). Более интенсивная, чем осенняя, весенняя миграция отмечена в Пакистане (Jan, Ahmad, 1995), Афганистане (Хан, 2010), Узбекистане (Лановенко и др., 2011) и Кыргызстане (Торопова, Кулагин, 2011). На этом основании Гаврилов (1977) впервые предположил, что журавли, гнездящиеся восточнее Казахстана, осенью и весной используют разные пролетные пути. Позднее это подтверждено для трех красавок, помеченных передатчиками GPS-GSM на плато Ордос (Ordos) в автономном районе Внутренняя Монголия в Китае в июле 2015 г. (Guo, He, 2017). Осенью они мигрировали над Гималаями и долиной р. Ганг в штат Гуджарат в Индии, а весной возвратились вдоль северных предгорий Тянь-Шаня через Монголию или северо-запад Китая.

Известно, что зимой красавки встречаются почти по всему Индостану, с наибольшей концентрацией в штатах Гуджарат (Gujarat) и Раджастан (Rajasthan) и редкими небольшими группами в остальных штатах – Карнатака (Karnataka), Махараштра (Maharashtra), Мадхья-Прадеш (Madhya Pradesh), Андхра-Прадеш (Andhra Pradesh) и Уттар-Прадеш (Uttar-Pradesh) (Perennou, Mund-

kur, 1991), а также зимой и ранней весной в долинах на юге Непала (Ripley, 1950).

В Гуджарате журавли зимуют на п-ове Катхиявар (Kathiawar) (другое название Сауराштра (Saurashtra), расположенном между Качским и Камбейскими заливами Аравийского моря (Basalingappa et al., 1989). Сельскохозяйственные поля и большое число естественных и искусственных водоемов благоприятны для зимующих журавлей (Banerjee, Gopakumar, 1986). В штате Гуджарат в январе 2002 г. численность красавки составляла 211900 особей, из них 103180 держались в районе Порбандар (Porbandar) (Teli, Tatu, 2004).

В штате Раджастан в окрестностях Джодхпура (Jodhpur) журавли широко распределяются по водохранилищам и сельскохозяйственным полям, с наибольшей концентрацией в деревне Кичан (Khichan). Здесь местные жители начали подкармливать красавок зимой 1983/1984 гг., в результате чего численность увеличилась с 200–250 особей до 6 тыс. в 1995/1996 гг. и 11.5 тыс. в 2004/2005 гг. (Pfister, 1996; Jain et al., 2005) и, вероятно, продолжает расти.

Данные дистанционного слежения для 30 журавлей из 24 семей, помеченных в Зауралье, Республиках Алтай и Хакасия, Восточном Казахстане, на Тянь-Шане и в Забайкалье, существенно дополнили информацию из литературных источников.

Для *зауральской гнездовой группировки* (восток Оренбургской обл.) прослежены осенняя миграция трех семей в 2018 г., а также осенние и весенние миграции одной молодой птицы в 2019 и 2020 г. В предмиграционный период две семьи в течение августа (22 и 28 дней) держались на озерах на Тургайском плато на западе Костанайской обл., расположенных в 55–70 км восточнее мест гнездования и в 60 км от известного места скопления на озерах Уркаш и Жарсор. Третья семья осталась в районе гнездования у оз. Коскуль. Возможно, это озеро также является местом трофического предмиграционного скопления.

В 2018 г. семьи начали осеннюю миграцию 28, 30 и 31.08. Данные ее длительности и дистанции представлены в табл. 1. Маршрут проходил в южном направлении по Арало-Ишимскому миграционному потоку между Аральским морем и хребтом Каратау в Казахстане, через пустыню Кызылкумы в Узбекистане и восточную часть пустыни Каракумы в Туркменистане. Здесь журавли поменяли направление на юго-восточное и пересекли Бактрийскую равнину и горный массив Гиндукуш в Афганистане. В Пакистане пролетели вдоль Сулеймановых гор в провинции Белуджистан, пересекли долину Инд и пустыню Тар и прибыли в индийский штат Раджастан (рис. 1*Ca*). Из-за нерегулярных сигналов передатчиков места остановок не выявлены, но, судя по продолжительности миграции (6–8 дней), все они были транзитные. В 2019 г. одна молодая птица начала осеннюю миграцию из Карагандинской обл. 12.09. Она полетела в юго-западном направлении, используя Срединно-Казахстанский миграционный поток, через пустыню Бетпак-Дала и над горами Каратау в Казахстане, восточнее пустыни Кызылкумы через Айдар-Арнасайскую систему озер в Узбекистане и Гиссарским хребтом в западной части Памиро-Алая в Таджикистане (рис. 1*Cb*). Здесь поменяла направление на юго-восточное, и остальной участок пути над Гиндукушем в Афганистане, долиной р. Инд в Пакистане и пустыней Тар в Индии был таким же, как во время осенней миграции в 2018 г.

Отметим, что длительность транзитного перелета в 2018 и 2019 гг. составляла семь дней, хотя дистанция в 2019 г. была на 400 км меньше (2800 км).

Весеннюю миграцию молодая птица начинала 02.04.2019 и 22.03.2020 г. Ее длительность и дистанция представлены в табл. 2. В 2019 г. она совершила транзитный перелет до первой трофической миграционной остановки на оз. Айдаркуль в Узбекистане, где провела 93 дня, с 6.04 по 8.07, после чего переместилась в северном направлении до следующей трофической миграционной остановки в долине р. Сыр-Дарья у пос. Бирлик в Кызыл-Ординской обл. Казахстана, где держалась 19 дней. Она продолжила полет 31.07 на север еще на 100 км и достигла с. Щербаковское на севере Карагандинской обл., расположенного в 750 км северо-восточнее места рождения, откуда через две недели начала осеннюю миграцию. Весной 2020 г. эта молодая птица совершила транзитный перелет до трофической миграционной остановки в долине р. Сыр-Дарья, где оставалась 12 дней, с 27.04 по 8.05. Далее продолжила миграцию на север и достигла запада Карагандинской обл., после чего сигналы прекратились.

Для *хакасской гнездовой группировки* частично прослежены осенняя миграция двух семей в 2019 г., а также весенняя и осенняя миграции двух молодых птиц в 2020 г. Покинув гнездовую территорию, одна из семей держалась 21 день на месте трофического предмиграционного скопления на степном соленом оз. Белё, в 20 км южнее места рождения. Вторая семья сначала кормилась в урочище Трехозерки в Южно-Минусинской котловине, где летом 2019 г. отмечены летние скопления неполовозрелых и негнездящихся красавок и серых журавлей (Ильяшенко и др., 2020б), а затем также переместилась севернее на оз. Белё. Отсюда обе семьи начали осеннюю миграцию 3 и 6.09, однако путь проследить не удалось. В 2020 г. одна из молодых птиц также начала осеннюю миграцию с оз. Белё 8.09, вторая 10–12.09 с запада Красноярского края, где держалась в течение августа. Маршрут осенней миграции молодых птиц в 2020 г. проходил над Западным Саяном на запа-

де Тывы, западной частью Джунгарской равнины, Восточным Тянь-Шанем и западной частью пустыни Такла-Макан в Синьцзян-Уйгурским АР и горной цепью Каракорум в Тибетском АР Китая и пустыней Тар в индийском штате Раджастан (рис. 1*D*).

Из-за нерегулярности и непродолжительности сигналов места трофических остановок, время пребывания на них и длительность осенней миграции не выявлены, а общая дистанция представлена в табл. 1.

Весеннюю миграцию две молодые птицы начали 22 и 24.03.2020 г. Ее длительность и дистанция приведены в табл. 2. Они полетели на север через Пакистан и Афганистан и сделали первую трофическую миграционную остановку на оз. Айдаркуль в Узбекистане, а затем в долине р. Чу в северных предгорьях Западного Тянь-Шаня в Казахстане, где держались в общей сложности 40–50 дней. Далее одна птица достигла котловины Больших озер в Монголии, поменяла направлении на северное и в начале июня прилетела в Хакасию. Вторая птица, полетев от предгорий Западного Тянь-Шаня в северо-восточном направлении, достигла места длительной трофической миграционной остановки в долине р. Эмель (Emel, Emin) в окрестностях пос. Дурбульджин (Dorbiljin) Синьцзян-Уйгурского АР Китая. В Хакасию она прилетела в конце июня.

Летом один из журавлей держался в урочище Трехозерки и затем переместился на оз. Белё, второй журавль – в бассейне р. Абакан, после чего полетел на северо-восток, на запад Красноярского края.

В Республике Алтай в Чуйской степи (*алтайская гнездовая группировка*) в 2018 г. передатчиками помечены два птенца из двух семей, сигналы от которых продолжали поступать ко времени подготовки статьи в ноябре 2020 г.

В предмиграционный период 2018 г. обе семьи держались в районе гнездовых территорий до 30.08. Далее они совершили перемещения с двумя остановками. Первая находилась в 300 км от мест гнездования, в Западной Монголии на пресноводном оз. Хар-Ус, где в июле 1995 г. на скоплении спутниковыми передатчиками помечено девять журавлей (Kanai et al., 2000). Таким образом, это озеро является как местом миграционной трофической остановки для журавлей, гнездящихся севернее, так и местом летнего и предмиграционного трофического скопления красавок, гнездящихся в Западной Монголии. Вторая трофическая миграционная остановка была на оз. Баркёль в Синьцзян-Уйгурском АР Китая, в 500 км от оз. Хар-Ус. Это бессточное горько-соленое озеро расположено в межгорной пустынной котловине, на восточной оконечности Тянь-Шаня. Наличие пресных водоемов и сельскохозяйственных полей, прилегающих к озеру на северо-востоке, делают эту остановку благоприятной для пополнения энергетических ресурсов.

Данные по длительности и дистанции осеннего пролетного пути представлены в табл. 1. В 2019 и 2020 гг. молодые птицы начинали трофический этап осенней миграции в период с 12 по 30.08 с мест летнего пребывания в Республиках Алтай и Тыва и места трофической миграционной остановки в Западной Монголии. До достижения оз. Баркёль каждый из меченых журавлей в разные годы использовал одну-две из четырех выявленных трофических миграционных остановок (табл. 3), где эти птицы держались 10–15 дней. Во время трофического этапа пролетный путь проходил над Алтайскими горами в Республике Алтай и Западной Монголии и Синьцзян-Уйгурским АР Китая.

В течение трех осенних сезонов журавли начинали транзитный перелет с оз. Баркёль (табл. 1), как и красавки, помеченные в 1995 г. (Kanai et al., 2000). Они стартовали в период с 13 по 23.09. Во время транзитного этапа маршрут проходил в Китае над восточной частью Тянь-Шаня и Кашгарией к востоку от пустыни Такла-Макан в Синьцзян-Уйгурском АР, Гималаями в Тибетском АР и пустыней Тар в штате Раджастан в Индии (рис. 1, E).

Весной 2019 г. два молодых журавля начинали весеннюю миграцию 18 и 26.03, в 2020 г. – 27 и 26.03. Ее длительность и дистанция представлены в табл. 2. Обе птицы полетели в северном направлении, но нерегулярность сигналов не позволила проследить полностью их путь. Одна из них в 2019 и 2020 гг. делала трофические миграционные остановки в Казахстане в северных предгорьях Западного Тянь-Шаня в окрестностях Терс-Ашибулакского водохранилища в Жамбыльской обл., а затем на Капчагайском водохранилище в Алматинской обл. Она держалась на них до середины мая в 2019 г. и до конца апреля в 2020 г. Сигналы от второй птицы в 2019 г. во время весенней миграции отсутствовали. В 2020 г. она сделала трофическую остановку на оз. Айдаркуль в Узбекистане, где оставалась около месяца. Сигналы от обоих журавлей на участке от северных предгорий Тянь-Шаня и до запада Синьцзян-Уйгурского автономного района также отсутствовали. Но, судя по опубликованным данным (Анненков, 1991; Ковшарь, 2007), можно предположить, что от предгорий Тянь-Шаня они пролетели на северо-восток вдоль западных склонов Джунгарского Алатау, далее между озерами Алаколь и Сасыколь и затем вдоль долины р. Эмель в восточном направлении в Синьцзян-Уйгурский АР. Здесь они поменяли направление на северное – северо-восточное и достигли мест рождения.

Один из молодых журавлей после первой зимовки в 2019 г. провел лето на месте мечения в Чуйской степи, в 2020 г., после второй зимовки – в бассейне р. Ховд в Баян-Улэгейском аймаке в

Монголии. Вторая молодая птица после первой зимовки в 2019 г. провела лето в 400 км северо-восточнее места рождения, в Тыве, в долинах рек Хемчик и Чадан и у Саяно-Шушенского водохранилища, а в 2020 г., после второй зимовки – в Чуйской степи в Республике Алтай, в месте своего рождения.

Для *восточно-казахстанской гнездовой группировки* получены данные от семи птенцов из шести семей, помеченных в Восточно-Казахстанской и Алматинской областях в 2018 и 2019 гг., но передатчики работали с перерывами. Четыре семьи, гнездившиеся на восточном и западном побережьях оз. Алаколь, в конце августа переместились на 100 км на восток в Китай, на место трофического предмиграционного скопления в Синьцзян-Уйгурском АР в долине р. Эмель между пос. Юйминь (Yumin) и Дурбульджин. Здесь сигналы от одной птицы прекратились, а остальные три держались в этом районе от 15 до 30 дней и 21, 25.08 и 1.09 полетели в западном направлении, сделав трофические миграционные остановки на Капчагайском водохранилище на р. Или и Ташуткольском водохранилище на р. Чу. Пятая семья с птенцом, помеченным в Ушаральском районе Алматинской обл., 30.08 прилетела на Ташуткольское водохранилище, однако из-за отсутствия сигналов неясно, держалась ли она до этого еще на каком-либо месте трофического предмиграционного скопления. Шестая семья с птенцом, помеченным в Илийском р-не Алматинской обл., 17.08 переместилась из района гнездования южнее в окрестности г. Алматы, затем 6.09 полетела в западном направлении вдоль северных предгорий Тянь-Шаня и достигла Ташуткольского водохранилища. Из пяти семей, достигших Ташуткольского водохранилища, прослежена только одна, которая начала отсюда транзитный перелет 12.09.2019 и достигла места зимовки в штате Раджастан 25.09. Сигналы от трех семей на Ташуткольском водохранилище прекратились, от одной семьи – возобновились в середине периода зимовки.

В 2020 г. частично прослежена осенняя миграции двух годовалых особей. Они использовали Ташуткольское водохранилище в качестве трофической миграционной остановки. Отсюда полетели в западном направлении, используя предгорный миграционный поток, через Терс-Ащибулакское водохранилище, далее поменяли направление на южное и мигрировали через западную оконечность Тянь-Шаня в Казахстане, Памиро-Алайскую горную систему в Таджикистане, западную часть Гиндукуша в Афганистане, вдоль Сулеймановых гор и долину р. Инд в провинции Пенджаб в районе г. Раджанпур (Rajanpur) в Пакистане. Здесь 8.09 найден передатчик от одной из птиц, информация о гибели которой в результате охоты поступила в Институт поведения животных Макса Планка. Вторая птица продолжила миграцию и достигла пустыни Тар в штате Раджастан в Индии (рис. 1*F*). Длительность и дистанция их осенней миграции представлены в табл. 1.

Весной 2020 г. две молодые особи начали миграцию 18 и 28.03. в северном направлении. Затем от одной из них сигналы пришли 29.04 с оз. Сысыколь, расположенном севернее оз. Алаколь, места ее рождения. Далее с начала мая и до начала трофического этапа миграции 22.08 она держалась западнее Алаколя в бассейнах рек Аксу, Лепсы и Тентек. Вторая красавка совершила транзитный перелет до Узбекистана, где держалась до 2 мая в предгорьях хребта Нуратау севернее оз. Айдаркуль. Далее вдоль северных предгорий Тянь-Шаня полетела на восток и достигла 4.05 водохранилища на р. Каш (Kash), притока р. Или в Синьцзян-Уйгурском АР Китая. 16.05 она вернулась в Алматинскую обл. в междуречье Аксу и Лепсы, а в июне вновь полетела в Синьцзян-Уйгурский автономный район, где держалась в долине р. Эмель в окрестностях Дурбульджина до 31.08, когда начался трофический этап миграции. Из-за недостатка данных определена лишь дистанция весенней миграции (табл. 2).

На Тянь-Шане (*тянь-шаньская гнездовая группировка*) на высокогорном оз. Тузколь у стыка границ Казахстана, Киргизии и Китая в мае 2017 г. на гнезде помечен самец, регулярные сигналы от которого поступали около двух лет. Он встречен в год мечения 9 и 10.08 в семье с двумя птенцами (Ильяшенко и др., 2018). В предмиграционный период держался на сельскохозяйственных полях в окрестностях Тузколя, а 16.08 совершил однодневный перелет на запад на северо-восточную оконечность оз. Иссык-Куль, где 21 день кормился на полях между пос. Тюп и Кар-Кара. В 2018 г., судя по широким перемещениям в окрестностях оз. Тузколь, пара не гнездилась. 26.07 он полетел на оз. Иссык-Куль, где держался 38 дней. С этой трофической остановки в оба сезона начинал транзитный перелет на место зимовки 6.09.2017 и 2.09.2018. Длительность и дистанция его осенней миграции представлены в табл. 1. Маршрут проходил над Тянь-Шанем в Кыргызстане, над западной частью пустыни Такламакан в Синьцзян-Уйгурском АР Китая, восточнее Памиро-Алая, над горной системой Каракорум и Гималаями в Тибетском АР Китая, над долиной р. Инд в Пакистане и пустыней Тар в штате Раджастан (рис. 1*G*). Оба сезона он делал по пути по семь кратковременных транзитных остановок для ночного отдыха на горных озерах или в межгорных долинах, а в долине р. Инд – на сельскохозяйственных полях.

Весеннюю миграцию этот журавль начинал 21.03.2018 и 10.03.2019. Он совершил транзитный перелет, длительность и дистанция которого даны в табл. 2. Как и другие красавки, полетел в северном направлении, достиг западной оконечности Тянь-Шаня и далее вдоль северных предгорий полетел на восток. Сделав остановку на Ташуткольском водохранилище на пять дней в

2018 г. и на 10 дней в 2019 г., достиг мест гнездования на оз. Тузколь 5.04 и 26.03 соответственно.

Для *забайкальской гнездовой группировки* в 2018 г. частично прослежена осенняя миграция пяти семей, в 2019 г. – весенняя и осенняя миграции двух годовалых особей, а в 2020 г. – весенняя и частично осенняя миграции одной годовалой и одной двухгодовалой особей.

В предотлетный период семьи кормились на местах трофических предмиграционных скоплений в котловине Торейских озер. В конце августа–начале сентября переместились на места трофических миграционных остановок, расположенных в 300–1000 км юго-восточнее мест гнездования (табл. 3). Каждый из меченых журавлей использовал две-три из этих четырех трофических остановок в течение 25–46 дней.

Три семьи в 2018 г. и две молодые особи в 2019 г. начинали транзитный перелет из округа Шилин Гол 21, 26, 27.09 и 2.10. Длительность и дистанция их осенней миграции представлены в табл. 1. Маршрут проходил через Монгольское плато в автономном районе Внутренняя Монголия, Тибетское плато и Гималаи в Тибетском АР в Китае, Индо-Гангскую низменность в Непале и индийский штат Уттар-Прадеш и закончился в штатах Раджастан и Гуджарат (рис. 1*Н*). Этим же маршрутом летели годовалая и двухгодовалая особи осенью 2020 г. Нерегулярность сигналов позволила выявить лишь некоторые транзитные остановки в долине р. Хуанхэ севернее Баотоу (Baotou) в Нинься-Хуэйском АО вблизи г. Нинься (Китай); в бассейне оз. Цинхай одноименной провинции, где прекратились сигналы от трех красавок, помеченных в 1995 г. (Kanai et al., 2000); в горной долине на Тибетском плато и в округе Джонгба в северных предгорьях Гималаев. Некоторые из них совпадают с остановками журавлей, помеченных в 2015 г. на плато Ордос в автономном районе Внутренняя Монголия, расположенном на 1000 км южнее Шилин Гол (Guo, He, 2017).

В 2019 г. два годовалых журавля начали весеннюю миграцию 19 и 31.03, в 2020 г. годовалый и двухгодовалый – 20 и 26.03. Оба весенних сезона они летели с места зимовки в северном направлении и, достигнув западной оконечности Тянь-Шаня, меняли направление на восточное. В 2019 и 2020 гг. останавливались на длительный отдых на трофических миграционных остановках в Узбекистане и Казахстане (табл. 3), где держались в течение апреля до 29 дней. Затем совершили еще один транзитный перелет до места летнего пребывания в Китае, Монголии или Забайкалье в России. В Алматинской обл. птицы (n = 3) пересекали границу Казахстана и Китая вдоль долины р. Или. В 2019 г. один журавль далее полетел через хребет Борохоро, южную часть Джунгарской впадины в Синьцзянь-Уйгурском АР в Китае, Гобийский Алтай, вдоль южных предгорий Хангая и северной границы пустыни Гоби в Монголии и достиг округа Шилин Гол в автономном районе Внутренняя Монголия Китайской Народной Республики. Сигналы от второго на этом участке пути отсутствовали. Этим же путем в 2020 г. летел годовалый журавль. Двухлетний журавль в 2020 г., после пересечения границы Казахстана и Китая, полетел южнее, чем в 2019 г., вдоль южной границы пустыни Гоби и достиг округа Шилин Гол.

Длительность и дистанция весенней миграции одной особи в 2019 г., для которой получены наиболее полные данные, даны в табл. 2.

В 2019 г. оба годовалых журавля все лето до отлета на зимовку держались на довольно обширной территории в округе Шилин Гол, в 1000 км северо-западнее мест рождения. В 2020 г. двухгодовалый журавль, достигнув 24.05 округа Шилин-Гол, поменял направление на северное и 30.05 сигналы поступили уже из Забайкальского края, где он держался, главным образом, в долине р. Ингода в окрестностях пос. Дарасун, в 200 км от места рождения, до отлета в конце августа. Годовалый журавль в 2020 г. провел лето в Хэнтийском аймаке в Монголии.

Все журавли из *азиатской части ареала от Зауралья до северо-востока Китая* прибыли на зимовку в Северо-Западную Индию. Прилет проходил с севера, северо-востока и востока в период с 5.09 по 17.10 (42 дня), в том числе особей из Зауралья и Восточного Казахстана – с 5 по 23.09 (n = 5), из Республики Алтай и Хакасии – с 24.09 по 1.10 (n = 4), из Забайкалья – с 1 по 13.10 (n = 7).

Слежение в течение двух зимних сезонов показало, что из 21 журавля две птицы (9.5%) сразу полетели в штат Гуджарат, а 19 остановились в штате Раджастан, где держались, главным образом, в окрестностях Джодхпура на полях между пустыней Тар и хребтом Аравали. Осенью здесь, вероятно, еще сохранилась вода в реках, стекающих с гор после летних муссонных дождей. С приходом более засушливого сезона 14 журавлей (66%) в период с 17.10 по 10.11 переместились в штат Гуджарат. Подобная стратегия описана для журавля, помеченного в 1995 г. в Копе в Казахстане, который после почти месячного пребывания в штате Раджастан переместился в Гуджарат (Kanai et al., 2000). В Гуджарате красавки держались, главным образом, вдоль побережья Аравийского моря, с наибольшей концентрацией на водохранилищах у пос. Мияни (Miyani) и Порбандар (Porbandar), на солончаке Большой Качский Ранн, а также на северном и южном побережьях Качского залива. Журавль с белым пластиковым кольцом, помеченный на востоке Оренбургской обл., встречен 24.12.2018 на водохранилище Вадла (Vadla) недалеко от орнитологического заказника Нал Саровар (Nal Sarovar) (Ильяшенко и др., 2020).

Пять из 21 (23.5%) журавлей оставались в штате Раджастан всю зиму. Журавль, помеченный на оз. Тузколь на Тянь-Шане, встречен 30.10.2019 в Ланкарансар (Lunkaransar), Биканер (Bikaner) в

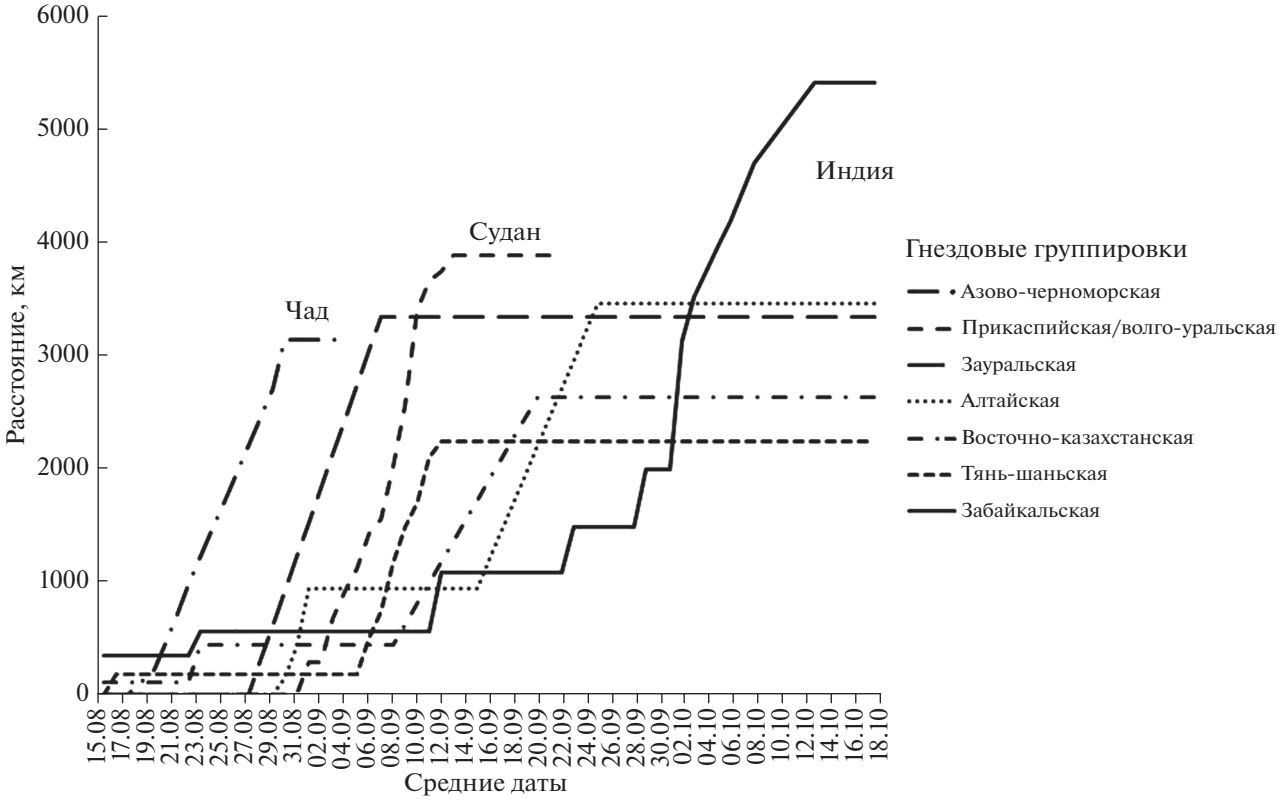

Рис. 3. Средние величины дистанции и сроков осенней миграции красавок из различных частей гнездового ареала.

штате Раджастан, уже после прекращения работы передатчика (Бохра, 2020). Кроме того, журавль, помеченный в Республике Алтай белым пластиковым кольцом, встречен в деревне Кичан на севере пустыни Тар в феврале 2019 г. (Ильяшенко и др., 2020).

Таким образом, дистанционное слежение подтвердило известную ранее информацию, что ключевые территории зимовки в Индии лежат в окрестностях Джодхпура в штате Раджастан и на п-ове Катхиявар в штате Гуджарат. Ни одна из 21 меченой особи не использовала места зимовки в других штатах.

Весной отлет с мест зимовки журавлей *азиатской части ареала* проходил с 10.03 по 3.04 (24 дня). Стартуя с мест зимовки, красавки летели единым потоком шириной 100–200 км на протяжении 700–800 км до западной оконечности Тянь-Шаня. Их общая численность на этом участке пути на основании литературных данных может быть оценена в 125–160 тыс. особей (Ильяшенко, 2018; Ilyashenko, 2019). Меченые особи летели транзитом через долину р. Инд над районом Зхоб в провинции Белуджистан в Пакистане, горный массив Гиндукуш в Афганистане, Келифские озера в восточной части Туркменистана или долину р. Амударья в районе г. Термез в Узбекистане. Они делали транзитные остановки в долине р. Инд перед пересечением Гиндукуша, на берегах рек и озер в Пакистане и Афганистане без выбора определенных территорий. При облете с запада Памиро-Алая и Западного Тянь-Шаня ширина миграционного потока увеличивалась до 300 км. Такое расширение соответствует наблюдениям весенней миграции журавлей в южной части Узбекистана в Сурхандарьинской, Самаркандской, Кашкадарьинской, Джизакской и Ташкентской областях (Лановенко и др., 2011).

Достигнув западной оконечности и затем северных предгорий Тянь-Шаня, журавли делали трофические миграционные остановки в Узбекистане и Казахстане, причем из шести выявленных трофических территорий (табл. 3) каждый из меченых журавлей использовал по две-три.

По достижении западной оконечности Тянь-Шаня, начиная с оз. Айдаркуль и далее с других трофических миграционных остановок в северных предгорьях Тянь-Шаня, проходил разлет веером на север, северо-восток и восток. Часть журавлей продолжали миграцию в северном направлении, остальные, поменяв в Южно-Казахстанской обл. направление с северного на восточное, летели вдоль северных предгорий Тянь-Шаня и на этом пути меняли направление на северо-восточное на места гнездования в южной Сибири и Западной Монголии или продолжали движение в восточном направлении на места гнездования в Забайкалье, Монголии и Северо-Восточном Ки-

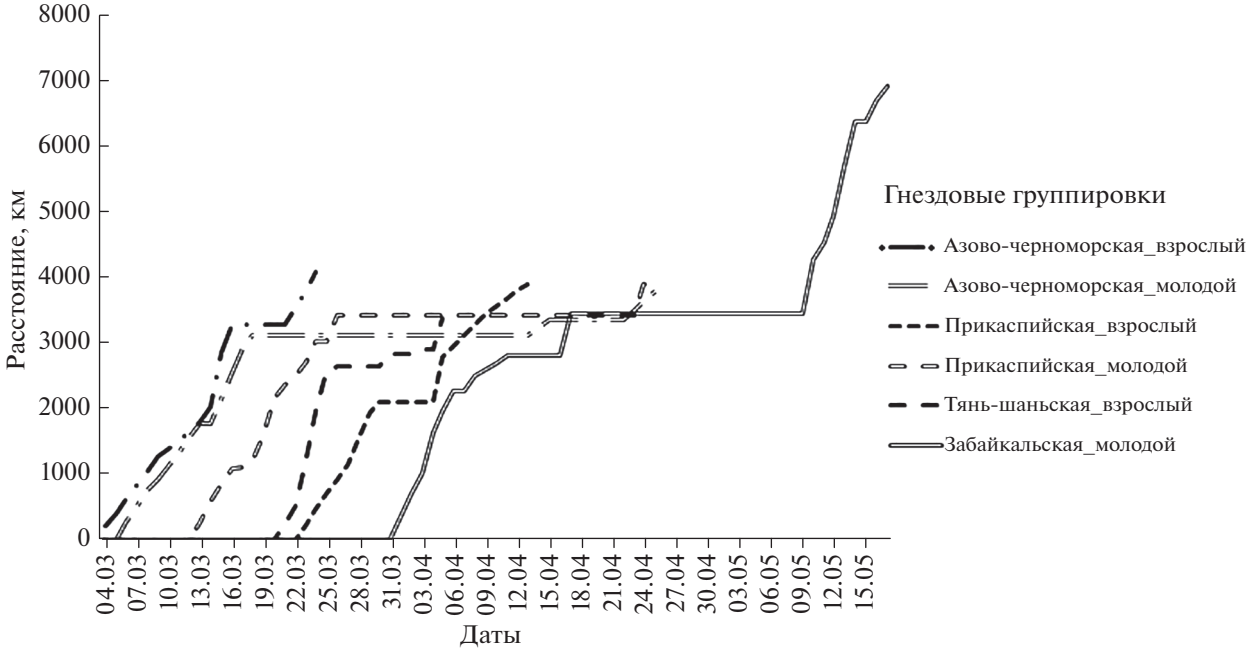

Рис. 4. Средние величины дистанции и длительности весенней миграции взрослых и молодых особей из различных частей гнездового ареала.

тае. При этом красавки следовали в восточную часть ареала довольно широким фронтом, как показали три особи, помеченные нами в Забайкалье, и три красавки, помеченные в 2015 г. в Китае на плато Ордос во Внутренней Монголии (Guo, He, 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные материалы обобщают и значительно дополняют данные визуальных наблюдений о предмиграционных скоплениях, пролетных путях, миграционных остановках, зимовках и местах летнего пребывания красавок из разных гнездовых группировок.

Выделено восемь миграционных потоков.

В европейской части ареала существуют два потока (рис. 1*A*, 1*B*).

Первый поток образуют журавли *азово-черноморской группировки*, летящие осенью из Приазовской возвышенности, Крыма и Таманского п-ова в бассейн озер Чад и Фитри в Республике Чад. По второму потоку журавли *прикаспийской и волго-уральской группировок*, гнездящиеся от Восточного Предкавказья до Предуралья, летят на зимовку в бассейн Нила и Атбары в Судане и прилегающих районах Эфиопии и Эритреи. Весной журавли обоих потоков летят теми же путями, но некоторые особи прикаспийской и волго-уральской группировок могут пролетать западнее через Восточную Турцию.

Перемещения журавлей между областями зимовки в Чаде и Судане не отмечено. Эти территории разделены горными массивами Дарфур на западе Судана и Эддени, Эрди и Вадаи на востоке Чада.

Некоторые красавки из европейской части ареала могут использовать оба места зимовки и оба пути пролета, пролетая по промежуточной ветви через Израиль, Сирию и Иорданию, что объясняет встречи красавок в этих странах в период миграций (Howes, 1989; Azar et al., 2007).

В азиатской части ареала выявлено шесть осенних миграционных потоков, ведущих к общей зимовке в Северо-Западной Индии, где все меченые нами журавли держались на территории только двух штатов – Гуджарата и Раджастана.

Журавли из *зауральской гнездовой группировки* следуют маршрутом, по которому, возможно, летят также птицы из Северного и Центрального Казахстана. В Казахстане он идет широким фронтом по Арало-Ишимскому и Срединно-Казахстанскому пролетным путям через пустыни Кызылкумы и восточную часть Каракумов. При этом часть журавлей огибает Памиро-Алай, а часть летит над его хребтами. Далее поток сужается, и красавки мигрируют по межгорным долинам через горный массив Гиндукуш, долину р. Инд и пустыню Тар (рис. 1*Ca*, 1*Cb*).

Второй поток выявлен для журавлей *хакасской гнездовой группировки* (рис. 1*D*). Третий поток, которым следуют журавли *алтайской гнездовой группировки* (рис. 1*E*), вероятно, используют и красав-

ки, гнездящиеся в Тыве и Западной Монголии. Этот же маршрут использовали три журавля, помеченные на оз. Хар Ус в Западной Монголии, при этом они пересекали пустыню Такла-Макан как над восточной, так и над центральной ее частями (Kanai et al., 2000).

Учитывая небольшое число меченых особей в Республиках Хакасия и Алтай, можно предположить, что красавки из этих географических регионов могут использовать как второй, так и третий миграционные потоки. Кроме того, журавли из этого региона могут лететь и по маршруту четвертого миграционного потока (см. ниже). Так, красавка, помеченная в Западной Монголии, полетела в юго-западном, а затем в западном направлении по горному миграционному потоку через оз. Иссык-Куль, вдоль Ферганской долины до Исфаны в Таджикистане, где сигналы прекратились (Kanai et al., 2000).

Четвертым миграционным потоком следуют журавли *восточно-казахстанской гнездовой группировки* (рис. 1*E*). Они используют сначала предгорный миграционный поток в западном направлении, а затем меняют его на юго-западное или южное направления. Этим же путем мигрировала молодая красавка, помеченная на р. Копа в Казахстане в 1995 г. (Kanai et al., 2000).

Миграционные потоки журавлей зауральской и восточно-казахстанской группировок могут сливаться при пересечении Памиро-Алая и Гиндукуша, после чего журавли следуют единым путем до места зимовки в Индии.

Пятый миграционный горный поток используют журавли *тянь-шаньской гнездовой группировки*, гнездящиеся в горных долинах Тянь-Шаня (рис. 1*G*). Этот путь могут использовать и красавки из Восточного и Юго-Восточного Казахстана, которые стартуют с северных предгорий Тянь-Шаня и летят в южном направлении по межгорным долинам Центрального и Внутреннего Тянь-Шаня (Gavrilov, Van der Ven, 2004).

Шестой поток используют журавли *забайкальской гнездовой группировки*, а также особи, обитающие в Северо-Восточной Монголии и Северо-Восточном Китае (рис. 1*H*). Этим путем мигрировали и три красавки, помеченные на плато Ордос в автономном районе Внутренняя Монголия в Китае в июле 2015 г. (Guo, He, 2017).

Все осенние миграционные потоки, за исключением первого, большую часть пути проходят над горами, в том числе Гималаями, пересекая их в различных местах на высоте до 7 тыс. м над ур. м., откуда имеется ряд прямых наблюдений (Martens, 1971; Bijlsma, 1991; Kanai et al., 2000).

Весной все журавли *азиатской части ареала* летят узким фронтом до западной оконечности Тянь-Шаня по тому же пути, каким осенью следуют журавли из Зауралья, Северного и Центрального Казахстана. Далее часть продолжает миграцию на север, часть меняет направление на восточное и от предгорий Западного Тянь-Шаня веером разлетается на северо-восток и восток. Журавли забайкальской и, возможно, алтайской и хакасской группировок совершают транзитную миграцию двумя этапами, разделенными перемещениями между трофическими миграционными остановками.

За исключением журавлей зауральской группировки, все красавки азиатской части ареала совершали кольцевую миграцию, используя осенью и весной разные пролетные пути. Разница в их дистанции варьирует от 600–700 км для алтайской и восточно-казахстанской группировок, 1300–1500 км для хакасской и тянь-шаньской группировок и до 2400 для забайкальской группировки.

Практически для каждого миграционного потока, за исключением используемого красавками зауральской группировки, выявлены или подтверждены наиболее значимые территории, которые журавли используют в качестве летних скоплений, осенних трофических предмиграционных скоплений, осенних и весенних трофических миграционных остановок и зимовок (табл. 3). Такие территории расположены в зонах зернового земледелия, где птицы могут накапливать энергетические ресурсы. Некоторые осенние трофические территории являются “отправными” пунктами транзитной миграции и обычно расположены перед географическими преградами.

Для журавлей из Зауралья, Северного и Центрального Казахстана мест крупных трофических предмиграционных скоплений не выявлено. Обилие озер на Тургайском плато, окруженных обширными сельскохозяйственными полями, обеспечивает питание и отдых, и красавки мигрируют небольшими группами широким фронтом.

Как на длительных трофических, так и на кратковременных транзитных остановках красавки используют довольно обширную территорию, в пределах которой могут останавливаться на ее разных участках. В горных долинах рек такие территории небольшого размера.

Периоды начала и окончания осенней и весенней миграций меченых журавлей в целом соответствуют опубликованным данным (Гаврилов, 1977; Кашкаров и др., 1977; Гаврилов, Гисцов, 1985; Матюхин и др., 1991; Губин, Скляренко, 1991; Kanai et al., 2000; Букреева, 2003; Guo, He, 2017). Нами выявлено, что миграции журавлей в европейской и азиатской частях ареала различаются по фенологическим параметрам. В европейской части ареала осенняя миграция проходит в довольно сжатые сроки, в то время как весенняя миграция более растянута. В азиатской части ареала сроки осенней миграции более растянуты, сроки весенней – более сжаты.

В целом осенью отмечено смещение дат начала транзитной миграции с запада на восток: наиболее ранние для журавлей азово-черноморской

группировки (с 17 по 24.08) и наиболее поздние для птиц из Забайкалья (26.09–2.10) (рис. 3). Очевидно, это связано с аналогичным смещением сроков гнездования с запада на восток, что, в свою очередь, зависит от климатических факторов и протяженности весеннего миграционного пути. Вследствие этого птенцы из восточных гнездовых группировок к концу августа еще физически не готовы к транзитному перелету и сначала совершают перемещения между трофическими остановками в направлении миграции. Отмечено также небольшое смещение с запада на восток дат начала весенней миграции: с 1 по 20.03 для азово-черноморской группировки и 10.03–3.04 для журавлей из азиатской части ареала.

В некоторых публикациях данные по срокам осенней миграции красавки в Грузии (Abuladze, 2018), Азербайджане (Султанов и др., 2011) и Египте (Atta, 1996) ошибочны, что связано с трудностью отличия красавки от серого журавля в полете по внешнему виду и крикам, особенно на большой высоте. О сложности отличия подробно описано при наблюдениях за мигрирующими стаями на о-ве Кипр (Flint, 1971) и в Средней Азии и Казахстане (Гаврилов, 1977; Gavrilov, Van der Ven, 2004; Лановенко и др., 2011; Торопова, Кулагин, 2011). Согласно визуальным наблюдениям (Букреева, 2003) и данным дистанционного слежения, миграция журавлей прикаспийской и волго-уральской группировок начинается после двадцатых чисел августа и заканчивается к середине сентября, с наиболее интенсивным стартом в конце августа – начале сентября. А так как журавли осенью летят транзитом, не останавливаясь на длительный срок, с продолжительностью миграции в среднем 10 дней, то и сроки пролета проходят в указанный период с небольшим сдвигом в датах. Поэтому вышеуказанные встречи в конце сентября – начале ноября очевидно относятся к пролету серых журавлей, мигрирующих именно в эти даты (Белик, 2006).

Слежение за осенними миграциями красавок показали, что транзитный перелет проходит очень быстро, с остановками лишь на короткий отдых, без восполнения энергетических ресурсов. При общей протяженности пролетного пути от 2170 до 5600 км, транзитные перелеты варьировали от 1900 до 4600 км, а их продолжительность – от 7 до 13 дней. Очевидно, это тот период, который красавка способна преодолевать без восполнения энергетических затрат, практически только за счет ресурсов, накопленных перед началом транзитного перелета. Подобная продолжительность транзитного этапа миграции получена и по результатам предыдущих исследований (Kanai et al., 2000; Guo, He, 2017).

Длительность весенней миграции более растянутая, в том числе у взрослых особей, за счет большего числа кратковременных транзитных остановок, меньшей скорости и более коротких дневных перелетов. Такой характер миграции, очевидно, связан с экономией энергии, необходимой для гнездования, а также с более бедной, чем осенью кормовой базой.

Некоторые молодые особи весной летят вместе с родителями. Случаи, когда птенцы прошлого года рождения держались с семьей вплоть до появления у родителей нового потомства, отмечены на Приазовской возвышенности (Андрющенко и др., 2006). Большая часть неполовозрелых особей вместе со взрослыми птицами совершает транзитную миграцию до первых мест длительного пребывания. Далее они продолжают перемещения на север на места летних скоплений в пределах гнездовой части ареала, прибывая туда на 1–1.5 месяца позже взрослых (рис. 4). При этом следует отметить, что в азиатской части ареала, где маршруты осенней и весенней миграций различны, молодые особи после длительных трофических остановок в середине пути продолжают транзитную миграцию самостоятельно по незнакомому для них маршруту. Некоторые неполовозрелые особи весной не достигают гнездовой части ареала и остаются на все лето в пределах миграционного коридора, откуда начинают осеннюю миграцию. Об этом свидетельствуют как наши данные о летнем пребывании молодых меченых птиц, не достигших районов гнездования родителей, в Турции, Казахстане и Китае, так и сообщения о летних встречах красавки в Армении (Саркинсян, 2011), Иране (Ashtiani, 1999), Турции (Akarsu et al., 2013) и Узбекистане (Лановенко, Крейцберг, 2006).

Некоторые молодые особи посещают район рождения только после второй зимовки. Одна из птиц, помеченных в Республике Алтай, после первой зимовки провела лето в Тыве, в 500 км от места рождения, а после второй – на месте рождения. Птенец, помеченный в Заволжье, после первой зимовки провел лето в долине Маныча, а после второй – прилетел на место рождения. Журавль, помеченный в Западном Казахстане, после первой зимовки летом держался на границе Волгоградской и Саратовской областей, а после второй – прилетел на место рождения на Камыш-Самарские озера в окрестности пос. Жангалы. Случаи, когда молодые журавли только на второй год посещают место рождения, отмечены и для серых журавлей в европейской части России (Ю.М. Маркин, личн. сообщ.).

Дистанционное слежение показало некоторую изолированность гнездовых группировок. Разрыв между азово-черноморской и прикаспийской/волго-уральской группировками обусловлен антропогенной трансформацией территории, особенно после массовой кампании по освоению целинных земель в середине XX века. Деградация гнездовых местообитаний в последние десятилетия усугубились зарастанием пастбищ высокотравьем вследствие олуговения степей и сокращения площади выпаса скота из-за кризиса в животноводстве и перевода крупного рогатого скота

на стойловое содержание (Ильяшенко, 2019; Белик и др., 2020). Вероятно, среди 8.4 тыс. красавок, учтенных на оз. Акротири на Кипре в 1957 г. (Flint, 1971), были не только птицы азово-черноморской группировки, но и журавли из соседних районов в бассейне Дона. Более низкая оценка численности (около 1500 особей) в 1971 г. (Flint, 1972) указывает не только на возможный недоучет птиц, но и на сокращение численности красавки, отмеченное в те годы в гнездовой части ареала (Ильяшенко, 2018). Использование в разные годы неполовозрелой особью, помеченной в Западном Казахстане, обоих африканских мест зимовки, указывает на возможности обмена птицами азово-черноморской и прикаспийской/волго-уральской группировок. Очевидно, что ранее, при большей численности красавки на юге европейской части России и Украине, такой обмен мог быть более интенсивным. Возможно, этим объясняется добыча красавки на зимовке в Судане, помеченной в 1892 г. в Аскании-Нова (Андрющенко и др., 2006).

Последние данные показали также относительную изолированность журавлей из европейской части ареала, мигрирующих в Северо-Восточную Африку, и журавлей из азиатской, следующих в Индию. Вероятно, их разделяют южные предгорья Уральских гор, Мугоджары и степи Урало-Эмбинского междуречья. Обследования в 2018 и 2019 гг. степей в центральной части юга Оренбургской и Актюбинской областей не дали положительных результатов (Ильяшенко и др., 2020в). Красавки не были отмечены и во время обследования этой территории в начале 2000-х годов (Ковшарь и др., 2007; Ерохов, 2009), что, очевидно, связано с долговременной засухой. Однако в более благоприятные годы на этой территории регистрировали пары и небольшие группы (Варшавский и др., 1991; Ковшарь, Давыгора, 2004). Из этого следует, что полной изоляции между журавлями из европейской и азиатской частей ареала не существует. Таким образом, несмотря на относительную изолированность журавлей из географических популяций, использующих три области зимовки, между ними возможен поток генов, что подтверждается невысокой генетической дифференциацией красавки от азово-черноморского побережья до Забайкалья (Mudrik et al., 2018). При этом генетический обмен более интенсивен в азиатской части ареала, где находится одна область зимовки, по сравнению с европейской, где их две.

Выделение гнездовых группировок красавки актуально для мониторинга их состояния и перераспределения, а также для природоохранных целей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны А.Ж. Абаеву, П.В. Аксенову, И.П. Арюлиной, Ю.В. Бабичеву, С.Б. Бальжимаевой, А.Я. Бондареву, А.И. Бронскову, А.Г. Гринько, Р.А. Даценко, Т.А. Даценко, Г.С. Джамирзоеву, С.Х. Зариповой, В.Г. Калмыкову, Г.А. Калмыковой, Л.В. Коршикову, С.Ю. Костину, В.А. Кошелеву, В.М. Михайловскому, Г.Н. Москову, Е. Мырзабекову, А.С. Назину, И.С. Найданову, С.Л. Попову, Т.В. Селезневой, А.И. Урусовой, А.Н. Филимонову, Р.Н. Черничко и В.В. Шуркиной за помощь в поиске гнездовых пар и отлове красавки; Р.В. Бахтину, А.В. Давыгоре, А.А. Исабекову, Ф.А. Сараеву, В.Н. Федосову и А.Л. Эбелю за предоставление информации о встречах гнездовых пар; Ю.А. Арылову, Н. Батбаяру, П.И. Горлову, Е.А. Еременко, К.М. Куниеву, И.В. Санниковой и сотрудникам Государственных природных заповедников “Дагестанский”, “Даурский”, “Черные земли” и “Хакасский” за содействие в проведении полевых работ. Мы благодарны Университету г. Констанц, Институту поведения животных Макса Планка (Германия) и лично В. Фидлеру, Б. Форнвег и Г. Хейне за обеспечение передатчиками типа GPS-GSM и И.В. Покровскому за подготовку разрешительных документов для использования передатчиков. Благодарим Н. Батбаяра за содействие в получении передатчиков для мечения красавки и серого журавля в Казахстане. Выражаем особую благодарность А.В. Варшавскому за подготовку карт.

Работа в России выполнена при финансовой поддержке РФФИ (17-04-01287 “Популяционно-генетическая структура красавки и даурского журавля: географическое распределение изменчивости и уровни дифференциации по ядерным и митохондриальным маркерам”), проекта Русского географического общества (РГО) “Дистанционный мониторинг южнорусских популяций журавля-красавки – “флагового” вида для сохранения биоразнообразия степей России”, совместного проекта РГО и ОАО Русгидро “Журавль-красавка в Хакасии: сохранение ключевых мест обитаний на местах гнездования и путях миграции”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрющенко Ю.А., 1997. Положение украинской группировки журавля-красавки в пределах мирового ареала вида // Беркут. № 6 (1–2). С. 33–46.

Андрющенко Ю.А., 2015. Ревизия ареала азово-черноморской популяции красавки // Журавли Евразии (биология, распространение, разведение). Вып. 5. М. С. 153–167.

Андрющенко Ю.А., Шевцов А.А., 1998. Летние скопления журавля-красавки на Сиваше // Бранта: сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. № 1. С. 92–102.

Андрющенко Ю.А., Горлов П.И., 1999. Состояние журавля-красавки и серого журавля на Сиваше // Размещение околоводных птиц на Сиваше в летне-осенний период. Бранта: Мелитополь – Сонат: Симферополь. С. 83–88.

Андрющенко Ю.А., Винтер С.В., Стадниченко И.С., 2006. Мечение красавки на юге Украины // Журавли Евразии (биология, охрана, разведение). Вып. 2. М. С. 104–108.

Андрющенко Ю.А., Мнацеканов Р.А., Динкевич М.А., 2008. Современное состояние красавки на Керченском и Таманском полуостровах // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции). Вып. 3. М. С. 141–147.

Анненков Б.П., 1991. Миграции журавля-красавки в Алакольской котловине // Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата: изд-во "Гылым". С. 149–151.

Белик В.П., 1999. Современное состояние донских популяций журавля-красавки // Журавли Украины. Мелитополь. С. 38–53.

Белик В.П., 2006. Миграции серого журавля на юге России // Журавли Евразии: биология, охрана, разведение. Вып. 2. М. С.117–133.

Белик В.П., Гугуева Е.В., Ветров В.В., Милобог Ю.В., 2011. Красавка в Северо-Западном Прикаспии: распространение, численность, успешность размножения // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. М. С. 157–174.

Белик В.П., Ильяшенко В.Ю., Ильяшенко Е.И., 2020. Журавль-красавка – индикатор экологического благополучия в степях России // Природа. № 4. С. 3–15.

Березовиков Н.Н., 2002. Новые данные о распространении и миграциях журавля-красавки в южных, центральных и восточных регионах Казахстана // Журавли Евразии (распространение, численность, биология). Вып. 1. М. С. 151–161.

Бидашко Ф.Г., Пак М.В., Сатыбаев С.М., Парфенов А.В., Буханько Г.А. и др., 2006. О распространении и состоянии численности журавля-красавки (*Anthropoides virgo* L.) в северо-западной части Республики Казахстан // Selevinia. Казахстанский орнитологический ежегодник. С. 201.

Бохра Д.Л., 2020. Лимитирующие факторы для журавлей на местах зимовки в Индии // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 15. С. 162–165.

Брагин Е.А., 2002. Современное состояние журавлей в Кустанайской области, Казахстан // Журавли Евразии (распределение, численность, биология). Вып. 1. М. С. 168–174.

Брагин Е.А., 2011. Серый журавль и красавка в Тургайском регионе (Казахстан) на рубеже 20 и 21 веков // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. М. С. 190–202.

Букреева О.М., 2003. Состояние популяций журавля-красавки и серого журавля в Калмыкии // Стрепет: фауна, экология и охрана птиц Южной Палеарктики. № 2. С. 42–62.

Варшавский С.Н., Варшавский Б.С., Гарбузов В.К., 1991. Важнейшие особенности распространения и численности журавля-красавки в Актюбинско-Мугоджарском районе и Северном Приаралье // Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата: изд-во "Гылым". С. 24–31.

Гаврилов Э.И., 1977. О численности и путях пролета журавля-красавки в Казахстане // Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана. Алма-Ата: изд-во "Наука" КазССР. С. 167–175.

Гаврилов Э.И., 1979. Сезонные миграции птиц на территории Казахстана. Алма-Ата: изд-во "Наука" КазССР. 256 с.

Гаврилов Э.И., Гисцов А.П., 1985. Сезонные перелеты птиц в предгорьях западного Тянь-Шаня. Алма-Ата: Наука. 223 с.

Гисцов А.П., 1991. Послегнездовые скопления журавлей-красавок в Павлодарской области // Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата: изд-во "Гылым". С. 148–149.

Горошко О.А., 2015. Динамика и современное состояние популяций журавлей в Даурии (Забайкалье, Монголия) // Журавли Евразии (биология, распространение, разведение). Вып. 5. М. С. 116–134.

Губин Б.М., Скляренко С.Л., 1991. Весенний пролет журавля-красавки у восточной кромки песков Кызылкум // Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата: Наука. С. 138–139.

Даль С.К., 1954. Животный мир Армянской ССР. Т. 1. Позвоночные животные. Ереван: Академия наук Армянской ССР. 415 с.

Дементьев Г.П., 1952. Птицы Туркменистана. Ашхабад: Академия наук Туркменской ССР. 347 с.

Емельянов В.И., Савченко А.П., 1991. Журавль-красавка на юге Красноярского края // Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата: изд-во "Гылым". С. 51–55.

Ерохов С.Н., 2009. Орнитологические наблюдения в Актюбинской области летом 2008 г. // Казахстанский орнитологический бюллетень 2008. Алматы: "Tethys". С. 37–40.

Забашта А.В., 2020. О времени добычи первого журавля, помеченного в Аскании-Нова // Русский орнитологический журнал. № 29 (экспресс-выпуск 1906). С. 1528–1531.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Хрустов И.А., Якушев Н.Н., 2003. Современное распространение и особенности экологии журавля-красавки в Саратовском Заволжье // Беркут. № 12 (1–2). С. 76–82.

Иванов А.И., 1940. Птицы Таджикистана. М.-Л.: Издательство Академии наук СССР. 299 с.

Ильяшенко Е.И., 2013. Учеты красавки в Волгоградском Заволжье, Россия, в 2011 г. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 12. С. 37–41.

Ильяшенко Е.И., 2018. Динамика численности и ареала красавки в XX и начале XXI веков // Орнитология. № 42. С. 5–23.

Ильяшенко Е.И., 2019. Влияние изменений в агроландшафтах на распределение и численность красавки (*Anthropoides virgo* Linnaeus, 1758) (Gruidae, Aves) в гнездовой части ареала с середины XX века // Поволжский экологический журнал. Вып. 2. С. 222–236.

Ильяшенко Е.И., Ильяшенко В.Ю., 2011. Поиски красавки в Марокко // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 11. С. 38–40.

Ильяшенко Е.И., Белялов О.В., Ильяшенко В.Ю., Гаврилов А.Э., Зарипова С.Х. и др., 2018. Результаты мечения журавлей на оз. Тузколь, Казахстан, в 2017 г. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 14. С. 89–101.

Ильяшенко Е.И., Ильяшенко В.Ю., Андрющенко Ю.А., Белик В.П., Гаврилов А.Э. и др., 2020. Предварительные результаты мечения красавки в 2018 и 2019 гг. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 15. С. 112–134.

Ильяшенко Е.И., Ильяшенко В.Ю., Белик В.П., Корепов М.В., Арюлина И.П., Мнацеканов Р.А., 2020a. Обследование мест обитания красавки на юге азо-

во-черноморской группировки красавки в 2018 и 2019 гг. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 15. С. 31–38.

Ильяшенко Е.И., Ильяшенко В.Ю., Шуркина В.В., Постельных К.А., Мудрик Е.А., 2020б. Обследование мест обитания журавлей в Республике Хакасия в 2019 г. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 15. С. 56–62.

Ильяшенко Е.И., Ильяшенко В.Ю., Белик В.П., Коренов М.В., Гугуева Е.В. и др., 2020в. Обследование мест обитания красавки в южных степях России и Западном Казахстане в 2018 и 2019 гг. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 15. С. 38–50.

Кашкаров Д.Ю., Третьяков Г.П., Лановенко Е.Н., 1977. Наблюдения за весенней миграцией журавлей на юге Казахстана // Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана. Алма-Ата. С. 187–188.

Климов А.С., Самарин Е.Г., Сараев Ф.А., 1991. Распространение и места обитания журавля-красавки в Гурьевской области // Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата: изд-во “Гылым”. С. 16–24.

Ковшарь А.Ф., 2007. Журавль-красавка // Птицы Средней Азии. Т. 1. Алматы. С. 343–348.

Ковшарь А.Ф., Березовиков Н.Н., 1991. Весенние скопления и перемещения журавля-красавки в долине р. Копа (Алма-Атинская область) // Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата: изд-во “Гылым”. С. 130–135.

Ковшарь А.Ф., Давыгора А.В., 2004. Результаты российско-казахстанской экспедиции в Мугоджары и верхнюю часть бассейна Эмбы // Казахстанский орнитологический бюллетень 2003. Алматы. С. 32–34.

Ковшарь А.Ф., Давыгора А.В., Карпов Ф.Ф., 2007. Орнитологические наблюдения в Урало–Эмбинском междуречье (Эмба, Темир, Сагиз, Уил, Б. Хобда) в июне 2006 г. // Selevinia 2006: Казахстанский зоологический ежегодник. Алматы. С. 63–81.

Костин Ю.В., 1983. Птицы Крыма. М.: Наука. 241 с.

Кошкин А.В., 2007. Орнитологические наблюдения в Тенгизском регионе в 2006 г. // Казахстанский орнитологический бюллетень 2006. Алматы: “Tethys”. С. 41–44.

Лановенко Е.Н., Крейцберг Е.А., 2006. Ключевые территории для журавлей в Узбекистане и пути их охраны // Журавли Евразии (биология, охрана, разведение). Вып. 2. М. С. 175–176.

Лановенко Е.Н., Филатова Е.А., Филатов А.К., Шерназаров Э., 2011. О миграции журавлей в Южном Узбекистане в начале 21 века // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. М. С. 344–351.

Ляйстер А.Ф., Соснин Г.В., 1942. Материалы по орнитофауне Армянской ССР. Ереван. 402 с.

Матюхин А.В., Любущенко С.Ю., Мороз А.В., Ковальский А.И., 1991. Пролет журавля-красавки на крайнем юге Казахстана весной 1988 г. // Журавль-красавка в СССР. Алма-Ата: изд-во “Гылым”. С. 136–138.

Нанкинов Д.Н., 2009. История красавки *Anthropoides virgo* в Болгарии // Русский орнитологический журнал. № 18 (экспресс-выпуск 480). С. 695–704.

Саркисян А., 2011. Встречи серых журавлей и красавок в Армении // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 11. С. 46.

Судиловская А.М., 1951. Отряд журавли // Птицы Советского Союза. Т. 2. М. С. 97–138.

Султанов Э.Г., Керимов Т.А., Мамедов А.Ф., 2011. Результаты исследования журавлей в Азербайджане в начале XX века // Журавли Евразии: (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. М. С. 312–316.

Торопова В.И., Еремченко В.К., 1980. Миграции птиц в урочище Кар-Кара (Киргизия) // Миграции птиц в Азии. Душанбе: Академия наук Таджикской ССР. С. 119–125.

Торопова В.И., Кулагин С.В., 2005. Миграционные скопления красавки в Кыргызстане // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 9. С. 40.

Торопова В.И., Кулагин С.В., 2011. Миграции журавлей в Кыргызстане // Журавли Евразии: (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. М. С. 384–387.

Флинт В.Е., 1987. Семейство Журавлиные // Птицы СССР: Курообразные, журавлеобразные. Л.: Наука. С. 266–335.

Хан А., 2010. Орнитологический заказник Аб-и-Эстада // Атлас ключевых территорий для стерха и других околоводных птиц Западной и Центральной Азии. Барабу, США: Международный фонд охраны журавлей. С. 93–95.

Шевченко В.Л., Дебело П.В., Э.И. Гаврилов, Наглов В.А., Федосенко А.К., 1993. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья // Фауна и биология птиц Казахстана. Алма-Ата. С. 7–10.

Abuladze A., 1995. Seasonal migrations of Demoiselle Cranes in Georgia // Crane Research and Protection in Europe. Proceedings of the Second European Crane Workshop. Germany, Halle-Wittenberg: Martin-Luther Univrsitat. P. 302–304.

Abuladze A., 2018. On the migration of Demoiselle Crane (*Anthropoides virgo*) across Georgia // IXth European Crane Conference. Abstracts. 3–7 December 2018, Arjuzanx. France, Arjuzanx. P. 3.

Ahmad A., Khurshid N., 1991. Observations of migration and migratory routes of cranes through Baluchistan // Natura. № 8. P. 9–11.

Akarsu F., ed., 2013. Biyo-Kültürel Açıdan Turna (*Grus grus*) Araştırması 2013. Doğa Derneği, Ankara, Türkiye. 56 p. (In Turkish).

Akarsu F., Ilyashenko E., Hays Branscheid C., 2013. Current status of cranes in Eastern Turkey // Proceedings of the VIIth European Crane Conference. Crane Conservation Germany, Groß Mohrdorf. P. 69–76.

Ashtiani M.A., 1999. Distribution and conservation of cranes in the Islamic Republic of Iran // Proceedings of the Third European Crane Workshop. Germany, Halle-Saale, Martin-Luther–Univ. P. 211–217.

Atta G.A.M., 1996. Status of cranes in Egypt // Proceedings 1993 African Crane & Wetland Training Workshop, Maun, Botswana. Baraboo, Wis., International Crane Foundation. P. 71–73.

Azar J.F., Al Hasani I., Nishimura K., 2007. The Demoiselle Crane, *Anthropoides virgo* (Linnaeus, 1758) (Aves: Gruidae), new to Jordan // Zoology in the Middle East. № 41. P. 109–110.

Banerjee A.K., Gopakumar G., 1986. Effect of drought on the wintering cranes in Rajkot, Saurashtra // Cheetal. № 27 (3). P. 31–37.

Basalingappa S., Reddy M.S., Mathapathi S.B., Muralidhar K.S., 1989. Some observations on the appearance and foraging of Demoiselle Cranes (*Anthropoides virgo*) in Dharwad and other parts of Karnataka, India // Workshop on Cranes and Wetland Research. Abstracts, Pune, India, 21–24 January 1989. P. 3.

Beilfuss R.D., Dodman T., Urban E.K., 2007. The status of cranes in Africa in 2005 // Ostrich. № 78 (2). P. 1–4.

Berg B., 1930. To Africa with the Migratory Birds. NY: G.P. Putnam's Sons. P. 1–274.

Bijlsma R.G., 1991. Migration of raptors and Demoiselle Cranes over central Nepal // Birds of Prey Bulletin. № 4. P. 73–80.

Flint P., 1971. A reappraisal of the relative status of the Common Crane *Grus grus* and the Demoiselle Crane *Anthropoides virgo* on autumn passage through Cyprus // Cyprus Ornithological Society: First Bird Report. P. 84–91.

Flint P., 1972. Observations of the autumn crane passage at Akrotiri, Cyprus // Cyprus Ornithological Society: 2nd Bird Report. P. 123–128.

Gavrilov E., Van der Ven J., 2004. About migration routes of Demoiselle Crane (*Anthropoides virgo*) in Asia // Миграции птиц в Азии. Вып. 12. С. 6–28.

Gebremedhin B., Demeke Y., Atsebeha T., Meressa B., 2009. Notable records of a wintering site of the Demoiselle Crane in Kaftasheraro National Park // African cranes, wetlands and communities. № 5. P. 9–15.

Guo Yumin, He Fenqi, 2017. Preliminary results of satellite tracking on Ordos Demoiselle Cranes // Chinese Journal of Wildlife. № 38 (1). P. 141–143.

Hedenström A., 2008. Adaptations to migration in birds: behavioral strategies, morphology and scaling effects // Philosophical Transactions of the Royal Society. № B 363. P. 287–299.

Howes A.R.M., 1989. Demoiselle Cranes in Israel // Bulletin of the Ornithological Society of the Middle East. № 22. P. 21.

Ilyashenko E.I., 2019. Demoiselle Crane (*Anthropoides virgo*) // Crane Conservation Strategy. *Mirande C.M., Harris J.T.*, editors. Baraboo, Wisconsin, USA: International Crane Foundation. P. 383–396.

Jain P., Jeenagar B., Rajpurohit S.N., 2005. Demoiselle Crane (*Anthropoides virgo*): A Study of its Management and Conservation at Kheechan in Rajasthan State of India // WWF India and Nature & People Research and Support Group. New Delhi, India. 30 p.

Jan A., Ahmad A., 1995. Cranes in Pakistan // Crane Research and Protection of Europe. Proceedings of the Palearctic Crane Workshop in Tallinn. Halle–Wittenberg. P. 337–352.

Johnsgard P.A., 1983. Demoiselle Crane (*Anthropoides virgo* Linnaeus, 1758) // Cranes of the World. University of the Nebraska – Lincoln. P. 95–102.

Kanai Y., Minton J., Nagendran M., Ueta M., Auyrsana B., et al., 2000. Migration of Demoiselle Cranes in Asia based on satellite tracking and fieldwork // Global Environ Research. № 4 (2). P. 143–153.

Kasparek M., 1988. The Demoiselle Crane, *Anthropoides virgo*, in Turkey: distribution and population of a highly endangered species // Zoology in the Middle East. № 2. P. 31–38.

Ma J., Ma Y., 2001. The status and conservation of cranes in China // Cranes in East Asia: Proceedings of the Symposium Held in Harbin, People's Republic of China, 9–18 June 1998. Fort Collins, Colorado, USA: Geological Survey, Midcontinent Ecological Science Center. P. 3–9.

Mackworth-Praed C.W., Grant C.H.B., 1970. Demoiselle Crane // Birds of West Central and Western Africa. V. 1. London. P. 231.

Martens V.J., 1971. Zur Kenntnis des Vogelzuges im nepalischen Himalaya // Die Vogelwarte. № 26 (1). P. 113–128.

Meine C.D., Archibald G.W., 1996. The Cranes: Status Survey and Conservation Action Plan. Gland, Cambridge: IUCN. 294 p.

Mudrik E.A., Ilyashenko E.I., Goroshko O.A., Kashentseva T.A., Korepov M.V., et al., 2018. The Demoiselle crane (*Anthropoides virgo*) population genetic structure in Russia // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. V. 22. № 5. P. 586–592. https://doi.org/10.18699/VJ18.398

Mundkur T., 1992. Observation of a colour banded Demoiselle Crane in Gujarat, India // Newsletter for Birdwatchers. № 32 (7–8). P. 8.

Newton S.F., 1996. Establishing a monitoring program for the African wintering population of the Demoiselle Cranes during their spring migration through Saudi Arabia // Proceedings 1993 African Crane and Wetland Training Workshop. Baraboo, Wisconsin: International Crane Foundation. P. 83–88.

Newton S.F., Simens P., 1993. A survey of African Demoiselle Cranes *Anthropoides virgo* migrating through Saudi Arabia in spring 1992 // Proceedings of the Eight Pan-African Ornithological Congress. P. 595–596.

Nikolas G., 1987. Distribution atlas of Sudan's bids with notes of habitats and status. Bonn, Germany. P. 64.

Perennou C., Mundkur T., 1991. Special feature: Distribution of the Demoiselle crane in India // Newsletter for Birdwatchers. № 31. P. 9–10.

Pfister O., 1996. The Demoiselle Cranes in Khichan // Oriental Bird Club. № 24. P. 22–24.

Ranaghad H., Ebrahimi A.M., 2007. The status of Common Crane Grus grus and Demoiselle Crane *Anthropides virgo* in West Azerbaijan, northwest Iran // Podoces. West & Central Asian Ornithological Journal. № 2 (2). P. 154–155.

Ripley S.D., 1950. Birds from Nepal 1947–1949 // Journal of the Bombay Natural History Society. № 49. P. 355–417.

Scholte P., 1996. Conservation status of cranes in North Cameroon and Western Chad // Proceedings 1993 African Crane & Wetland Training Workshop, Maun, Botswana. Baraboo, Wis., International Crane Foundation. P. 153–156.

Teli J., Tatu K., 2004. Migratory crane survey in Gujarat State – 2002 // Proceedings of the Workshop "Cranes and community in Gujarat – holistic conservation strategy for future". Gujarat, India. P. 15–18.

Urban E.K., Gichuki N.N., 1991. Recent Research and Conservation Activities with cranes in Africa // Proceedings of the 1987 International Crane Workshop. Baraboo, Wisconsin. P. 351–355.

MIGRATIONS OF THE DEMOISELLE CRANE (*ANTHROPOIDES VIRGO*, GRUIFORMES): TRACKING ALONG FLYWAYS AND AT WINTERING GROUNDS

E. I. Ilyashenko[1, *], E. A. Mudrik[2, **], Yu. A. Andryushchenko[3, *], V. P. Belik[4, ****], O. V. Belyalov, M. Wikelski[5, *****], A. E. Gavrilov[6, ******], O. A. Goroshko[7, *******], E. V. Guguyeva[8, ********], M. V. Korepov[9, *********], R. A. Mnatsekanov[10, **********], D. V. Politov[2, **********], K. A. Postelnykh[11, **********], Cao Lei[12, **********], V. Yu. Ilyashenko[1, **********]**

[1]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119091 Russia
[2]Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119091 Russia
[3]Azov-Black Sea Ornithological Station, Shmalgauzen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Melitopol, 72312 Ukraine
[4]Ivanovsky Academy of Biology and Biotechnology, South Federal University, Rostov-on-Don, 344006 Russia
[5]Max Plank Institute of Animal Behavior, Radolfzell, 04103 Germany
[6]Institute of Zoology MSK, Almaty, 050040 Kazakhstan
[7]Daursky State Nature Biosphere Reserve, Nizhny Tsasuchei, Transbaikalia, 674495 Russia
[7]Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Chita, Transbaikalia, 672014 Russia
[8]Volga-Akhtuba Floodplain Nature Park, Volzhsk, Volgograd Region, 404147 Russia
[9]Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, 432700 Russia
[10]"North Caucasus" Regional Brunch of the World Wildlife Fund, Krasnodar, 350020 Russia
[11]Oka State Nature Biosphere Reserve, Brykin Bor, Ryazan Region, 391071 Russia
[12]Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 38400 China
**e-mail: eilyashenko@savingcranes.org*
***e-mail: mudrik@vigg.ru*
****e-mail: anthropoides73@gmail.com*
*****e-mail: vpbelik@mail.ru*
******e-mail: wikelski@ab.mpg.de*
*******e-mail: aegavrilov@bk.ru*
********e-mail: oleggoroshko@mail.ru*
*********e-mail: elenagugueva@yandex.ru*
**********e-mail: korepov@list.ru*
***********e-mail: ramnatsekanov@mail.ru*
************e-mail: dmitri.p17@gmail.com*
*************e-mail: kirill_cbc@mail.ru*
**************e-mail: leicao@rcees.ac.cn*
***************e-mail: valpero53@gmail.com*

In 2017–2020, 104 young or adult cranes were tracked with GPS-GSM loggers in Ukraine, Russia and Kazakhstan. The migration routes of the Demoiselle Crane from different parts of the distribution range were specified, with key areas for each flyway identified. In the European part of the range, cranes from different breeding groups followed two flyways using the same route in autumn and spring. The Azov-Black breeding group winters in Chad, while the Caspian, Volga-Urals and Cisurals breeding groups spend the winter in Sudan. Demoiselle cranes from the Asian part of the range excluding the Transurals carry out a circular migration. In the fall, they use four main flyways to northwestern India coming there from the north, northeast and east. In the spring, they fly firstly in a narrow front to the western tip of the Tien Shan Mountains, and then fly out like a fan north, northeast and east. At wintering grounds and summer gatherings, gene flow can occur between cranes of different breeding groups. The migration period consists of two stages: trophic, when cranes accumulate energy resources, and transit, when they make a long active flight without replenishing energy reserves. Autumn migration takes place in a short time. With migration route lengths totaling 2170 to 5600 km, the distance of the transit flights varies from 1900 to 4600 km, and their durations from seven to 13 days. This is obviously the period that the Demoiselle Crane is capable of overcoming without essential replenishment of the energy costs, due to the resources accumulated before starting the transit flight. The spring migration of adults is more extended, with shorter daily flights and a longer rest at transit stops, this probably being necessary to save energy before the breeding period. Some young cranes return to their places of birth with their parents in the spring, while others make a transit flight to the first places of a long stopover located in the southern part of the steppe zone. Some of them spend the whole summer in these territories, while others gradually move to their places of birth, arriving 1–1.5 months later than adults do. Some young birds fly to their birthplaces only after the second winter. Young birds from Transbaikalia and probably also from the Altais and Khakassia make two transit flights with a long rest approximately in the middle of the flyway.

Keywords: Demoiselle Crane, migration routes, key sites, wintering grounds

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 1055–1065

УДК 598.28/29

ПУТИ МИГРАЦИИ И РАЙОНЫ ЗИМОВКИ ОБЫКНОВЕННЫХ КУКУШЕК (*CUCULUS CANORUS*, CUCULIFORMES, CUCULIDAE) ИЗ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ПРИБАЛТИКИ (ПО ДАННЫМ СПУТНИКОВОЙ ТЕЛЕМЕТРИИ)

© 2021 г. Л. В. Соколов[a], *, Р. С. Лубковская[b], В. Н. Булюк[a]

[a]*Биологическая станция "Рыбачий", Зоологический институт РАН, Рыбачий, Калининградская обл., 238535 Россия*

[b]*Санкт-Петербургский университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия*

**e-mail: leonid-sokolov@mail.ru*

Поступила в редакцию 29.06.2020 г.
После доработки 06.10.2020 г.
Принята к публикации 10.10.2020 г.

Благодаря прогрессу спутниковой телеметрии, в последнее десятилетие стало возможным детально изучать пути миграции относительно небольших по размерам видов птиц, таких как кукушки, и выяснять места их остановок, зимовки и гнездования. На Куршской косе в юго-восточной части Балтийского моря на протяжении более 60 лет (с 1957 г.) массового кольцевания птиц были пойманы и окольцованы 1752 обыкновенные кукушки. Из них повторно были обнаружены во время миграции только 15 особей (0.9%). Все регистрации были из Европы и ни одной из Африки, куда летят зимовать птицы этого вида. Используя спутниковые передатчики, мы за пять лет (2015–2019 гг.) исследовали пути миграции молодых и взрослых кукушек, пойманных на Куршской косе, и выяснили места их остановок и зимовки в Африке. Птицы из восточно-прибалтийского региона зимуют южнее (в основном в Анголе), нежели птицы из Великобритании, Дании и Германии (Нигерия, Камерун, Габон, Конго). Как взрослые, так и молодые птицы способны совершать беспосадочные полеты на 3–4 тысячи километров над такими барьерами, как Средиземное море и пустыня Сахара. После их пересечения кукушки останавливаются на длительное время (около месяца) в более благоприятной зоне Сахеля, а затем начинают совершать перемещения в направлении района своей зимовки. В результате специального эксперимента нами были получены уникальные данные, свидетельствующие о том, что как взрослые, так и молодые птицы, смещенные с осенней миграционной трассы (Куршская коса) к востоку на 1800 км, способны к коррекции пути и выходу на африканский континент для успешной зимовки. Результаты этого эксперимента показывают, что не только взрослые кукушки, уже зимовавшие в Африке, но и неопытные молодые особи имеют некую врожденную информацию о расположении благоприятного для их популяции района зимовки. Это предположение противоречит общепринятой концепции о том, что молодые птицы в свою первую осеннюю миграцию не способны к истинной навигации, а используют только компасную ориентацию для достижения района зимовки.

Ключевые слова: птицы, обыкновенная кукушка, спутниковая телеметрия, пути миграции, зимовки, ориентация, навигация

DOI: 10.31857/S0044513421090099

Ареал размножения номинативного подвида обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus canorus* (L. 1758)) занимает большую часть территории Палеарктики – от Британских о-вов до Камчатки, простирается на юг до Средиземного моря, включает Азию от Урала до восточной Сибири, Японии, Кореи и Северного Китая (Payne, 2005). Предполагалось, что область зимовок кукушек, размножающихся в Европе, располагается в тропической зоне к югу от зоны Сахеля, но в каких именно районах Африки зимуют птицы этого подвида до последнего времени было неизвестно, несмотря на многолетнее кольцевание птиц в районах размножения и на пролете (Seel, 1977; Payne, 2005; Payne, Christie, 2016). В целом в Европе было окольцовано более 19000 кукушек, и только от нескольких особей были получены возвраты из Африки. Например, из 7045 кукушек, окольцованных в 1909–2018 гг. в Великобритании, только 3 (0.04%) особи были впоследствии обнаружены на африканском континенте, остальные 48 (0.7%) – на пролете в Европе (сайт: https://

app.bto.org/ringta/). О том, по каким маршрутам мигрируют европейские кукушки, до недавнего времени также было мало известно (Moreaur, 1961; Erritzøe et al., 2012).

Появление небольших спутниковых передатчиков с солнечными батареями массой около 5 г более 10 лет назад, можно сказать без преувеличения, совершило революцию в исследовании миграций обыкновенной кукушки. Первые результаты спутникового слежения за осенней миграцией вида были озвучены на 25 Орнитологическом конгрессе в Бразилии в 2010 г. (Kristensen, 2010). С тех пор и до настоящего времени, в результате использования в Европе спутниковых передатчиков, были получены уникальные данные по срокам и путям миграции кукушек из районов размножения в Великобритании, Дании, Норвегии, Швеции, Финляндии и Венгрии к местам зимовок осенью и обратно весной. Стало известно, как они пересекают Средиземное море и пустыню Сахару, где останавливаются во время пролета и в зимний период (Willemoes et al., 2014, 2015; Vega et al., 2016; Bán et al., 2018; сайты: www.bto.org/our-science/projects/cuckoo-tracking-project, www.movebank.org). Что касается России, то мы первыми начали активно метить обыкновенных кукушек спутниковыми передатчиками: в 2015–2019 гг. на Куршской косе Балтийского моря, в 2017 г. – на Камчатке, в 2018–2019 гг. – в Хакасии (Соколов и др., 2017а; Булюк и др., 2018; Марковец и др., 2018).

Основной целью настоящей работы был анализ данных, полученных с помощью спутниковой телеметрии, чтобы (1) исследовать пути миграции, районы остановок и зимовки молодых и взрослых особей обыкновенной кукушки, пойманных на Куршской косе Балтийского моря в послегнездовой период, (2) сравнить полученные данные с результатами исследований перемещений кукушек, размножавшихся в других регионах Европы, (3) выяснить, как молодые кукушки находят места для первой зимовки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На Куршской косе Балтийского моря (55.05° с.ш., 20.44° в.д.) на Биологической станции “Рыбачий” Зоологического института РАН более 60 лет, начиная с 1957 г. по настоящее время, проводится ежегодный (с конца марта по 1 ноября) отлов разных видов птиц, включая обыкновенную кукушку, большими стационарными ловушками “рыбачинского” типа и паутинными сетями. Всего было поймано и окольцовано за эти годы 1752 кукушки. Среди нескольких десятков кукушек, ежегодно отлавливаемых на Куршской косе, ловится достаточно много молодых особей, родившихся в год отлова в основном в районе исследования. Это позволило нам (в отличие от других исследователей) изучить с помощью спутниковой телеметрии миграции не только взрослых, но и молодых кукушек из прибалтийских популяций. В странах Западной Европы исследователи метили спутниковыми передатчиками в основном взрослых самцов кукушек, которых они ловили в гнездовой период, привлекая их на брачные крики, воспроизводимые с помощью магнитофона. Поскольку молодые птицы почти не реагируют на кукование взрослого самца, западным исследователям для прослеживания перемещений молодых кукушек с помощью спутниковых передатчиков приходилось вручную докармливать птенцов кукушки, найденных в гнездах. Это заметно сказывалось на их дальнейшей выживаемости (Vega et al., 2016).

В летний послегнездовой период (конец июля–середина августа) 2015–2019 гг. нами была поймана и помечена спутниковыми передатчиками 51 особь, 29 из них (12 молодых и 17 взрослых птиц) были выпущены на Куршской косе во второй половине августа. Остальные 22 кукушки (15 молодых и 7 взрослых особей) в этот же период были перевезены самолетом на 1800 км к востоку и выпущены в окрестностях г. Казань (55.51° с.ш., 48.48° в.д.). Выпущенные птицы имели массу тела более 100 г. Спутниковые передатчики, весившие не более 5 г, составляли, таким образом, менее 5% массы тела птицы.

Для прослеживания за перемещениями кукушек применяли два типа спутниковых передатчиков: 5-граммовые PTT-100s передатчики с солнечными батареями (Platform Terminal Transmitters; Microwave Telemetry Inc., Maryland, USA) и 3.4 или 3.7-граммовые передатчики PinPoint GPS ARGOS (LOTEK, Newmarket, Canada). Передатчики прикрепляли на спине птиц с помощью нейлоновых нитей, образующих петли вокруг шеи и крыльев. Местоположение птицы определяли по нескольким принятым от передатчика PTT-100s сигналам. Полученные данные обрабатывались в сервисной службе CLS (Франция) и в виде набора локаций передавались через интернет. Точность определения положения птицы на местности с помощью PTT-100s передатчика зависела от числа и продолжительности сигналов, переданных этим передатчиком. В среднем этот показатель составлял несколько сотен метров (Boyd, Brightsmith, 2013). Использование подобных передатчиков для прослеживания кукушек в Великобритании, Дании и Швеции показало их высокую эффективность и надежность (Willemoes et al., 2014; Vega et al., 2016).

PinPoint передатчики собирали и архивировали GPS локации, а затем – во время определенного периода – передавали собранные данные через спутник системы Argos. Получение информации о местоположении птицы с помощью данного ти-

па передатчиков ограничено емкостью встроенных в передатчик батарей. Даты, время сбора и передачи данных этими передатчиками были запрограммированы таким образом, чтобы получить информацию о перемещении птицы на большом отрезке миграционной трассы во время осенней миграции.

К сожалению, не от всех кукушек, выпущенных нами с передатчиками, удалось получить информацию об их передвижениях в сторону районов зимовок и обратно. По разным причинам (из-за смерти птиц, отсутствия сигналов от передатчиков вскоре после выпуска птиц) данные по местоположениям части птиц во время миграций были получены только для района выпуска, для других – только в пределах Европы, и лишь для некоторых особей – из районов зимовки на африканском континенте. Для удобства анализа перемещений кукушек с передатчиками, от которых были получены сигналы на расстояниях более 200 км от места выпуска, птиц разделили на три группы: 1) особи, выпущенные в районе поимки на Куршской косе, с локациями преимущественно в границах Европы (8 птиц), 2) особи, выпущенные на Куршской косе, с локациями в Европе и Африке (10 птиц), 3) особи, пойманные на Куршской косе и выпущенные в окрестностях г. Казань, с локациями в Европе и Африке (7 птиц). Данные по индивидуальным локациям всех птиц, снабженных передатчиками, выложены на специальном сайте www.movebank.org и были частично проанализированы в нашей отдельной публикации, совместной с датскими исследователями (Thorup et al., 2020).

Для каждой группы птиц были высчитаны средние значения направления миграции со стандартным отклонением.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дальние находки обыкновенных кукушек, окольцованных на Куршской косе

Данные многолетнего кольцевания обыкновенных кукушек на Куршской косе Балтийского моря дали мало информации о путях пролета этого вида. Из 1752 кукушек, окольцованных на косе в 1957–2018 гг., сведения о встречах окольцованных птиц за пределами косы были получены только для 15 особей (0.9%). В осенний период возвраты получены из Калининградской обл., Украины, Венгрии, Хорватии, Австрии и Италии. Весной и в начале лета по два возврата получено из Италии и Норвегии, по одному возврату из Финляндии, Литвы, Италии и Мальты (рис. 1). Ни одной находки не поступило с африканского континента. По этим данным трудно представить, какими путями кукушки летят из восточной части Балтийского региона в Африку осенью и возвращаются к местам размножения весной.

Рис. 1. Находки обыкновенных кукушек, окольцованных на Куршской косе Балтийского моря. Звездочка – район кольцевания птиц; черные кружки – находки птиц в конце лета и осенью; белые кружки – находки птиц весной и в начале лета.

Пути осеннего пролета обыкновенных кукушек, пойманных и выпущенных на Куршской косе, через Европу и Африку

Анализ перемещений обыкновенных кукушек, помеченных спутниковыми передатчиками и выпущенных на Куршской косе в п. Рыбачий (в 33 км к северу от основания косы), показал большие вариации в поведении отдельных птиц. В то же время в этих данных прослеживались следующие общие тенденции.

1) Как молодые, так и взрослые кукушки, после выпуска (в середине–конце августа), начинали покидать район исследования через 2–3 недели (взрослые птицы в среднем на 10 дней раньше, чем молодые) и перемещаться преимущественно в южных направлениях.

2) Маршруты большинства птиц, прослеженных на длительном отрезке пути, проходили через Балканский п-ов (рис. 2). Перед пересечением Средиземного моря и пустыни Сахары кукушки делали несколько продолжительных остановок (от нескольких дней до нескольких недель) в Европе, чтобы, по-видимому, накопить жировые ресурсы для длительного полета. У отдельных птиц места и районы остановок значительно различались.

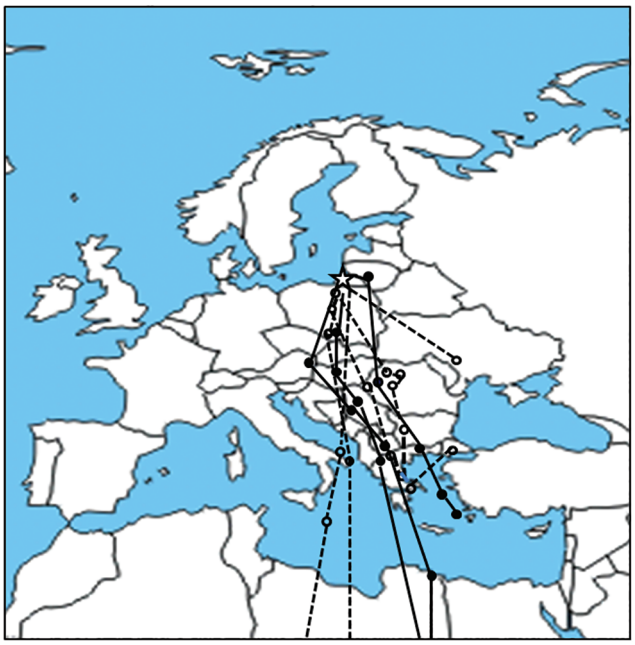

Рис. 2. Пути осенней миграции кукушек из юго-восточной части Прибалтики через Европу (по данным спутниковой телеметрии). Звездочка – район выпуска птиц; прерывистые линии – треки взрослых птиц (PB 112875, PB 143156, PB 143370, PB 143375, PB 143382), сплошные линии – треки молодых птиц (PB 143227, PB 143327, PB 143376); кружки (черные и белые) – основные места локации птиц на пути миграции.

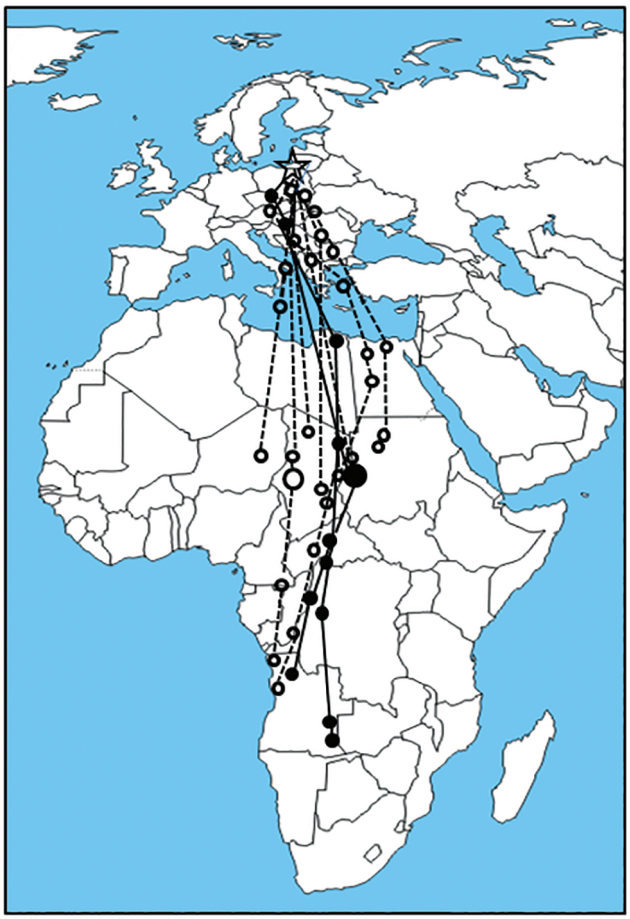

Рис. 3. Пути осенней миграции кукушек из Европы в Африку. Звездочка – район выпуска птиц; прерывистые линии – треки взрослых птиц (PB 112876, PB 112877, PB 112879, PB 143114, PB 143156, PB 143373, PB 143382), сплошные линии – треки молодых птиц (PB 143227, PB 143376); маленькие кружки (черные и белые) – основные места локации птиц, большие кружки – места продолжительной остановки птиц в Африке.

3) После пересечения Сахары практически все кукушки на протяжении достаточно длительного времени останавливались в саванне – в переходной зоне между Сахарой на севере и более плодородными землями на юге (зона Сахеля).

4) Если направление перемещений кукушек по данным локаций от места выпуска на Куршской косе до зоны Сахеля в Африке (рис. 2, 3) у молодых кукушек составило в среднем 185 ± 22° ($n = 7$), а у взрослых птиц – 177 ± 13° ($n = 8$), то, по данным тех кукушек, которых удалось проследить практически до района зимовки (рис. 3), направление перемещений кукушек после зоны Сахеля у обоих возрастных групп имело более западную компоненту: две молодые птицы – 186° и 195°, взрослые птицы – в среднем 195 ± 8° ($n = 4$). В результате такого изменения в направлениях перемещений обыкновенные кукушки из Восточной Прибалтики достигали района зимовки, расположенного на западном побережье Африки, в основном в пределах Анголы.

Для более полной иллюстрации поведения и маршрутов отдельных кукушек из Восточной Прибалтики во время их миграций, в качестве примеров приведем истории по перемещениям двух взрослых и двух молодых кукушек.

Взрослый самец (PB 143373) пойман на косе 6 августа 2017 г. и выпущен с передатчиком через 2 дня. Через месяц (8.09) он переместился в Польшу, а затем в Западную Украину. 12 сентября сигнал от передатчика был зарегистрирован уже на юго-западе Румынии, а 15 сентября – в западной части Албании вблизи от побережья Ионического моря. Через 2 дня птица пролетела 650 км к СВ и остановилась почти на три недели в Румынии. 6 октября она покинула Европу и через 3 дня была отмечена в Северной Африке (в районе Сахары), а затем 11 октября – в Судане в зоне Сахеля. Таким образом, за 5 суток этот взрослый самец преодолел 3300 км, перелетев Средиземное море и пустыню Сахара одним броском. После остановки на 10 суток в зоне Сахеля он начал перемещаться на юг и достиг района зимовки в Анголе

8 ноября. Общая протяженность его маршрута составила около 7800 км (рис. 3).

Взрослый самец (PB 143382) был пойман и выпущен 15 августа 2017 г. Через месяц (16.09) он был отмечен в Польше, откуда через 13 дней (29.09) начал быстро перемещаться на юг. В этот же день сигнал от его передатчика был зарегистрирован над юго-восточной частью Италии, а через 3 суток (2.10) – на африканском континенте в Чаде. Таким образом, этот самец преодолел путь в 4200 км над Адриатическим, Ионическим и Средиземным морями, а также над Сахарой, причем, скорее всего, за один бросок. В зоне Сахеля птица провела больше месяца (до 8.10), после чего совершила миграцию за 9 суток на 2600 км и достигла района зимовки в Анголе 17 ноября (рис. 3).

Молодая птица (PB 143227) была поймана и выпущена на косе 19 августа 2015 г. После кратковременной остановки в Польше (14–17.09) она переместилась в Сербию, а затем в Албанию. В последних двух районах она провела более одного месяца (с 17.09 по 25.10). После этого особь совершила дальний перелет через Балканы, Средиземное море и Сахару и оказалась в зоне Сахеля, где задержалась на целый месяц (с 27.10 по 28.11). После длительной остановки здесь она продолжила движение к югу и к 15 декабря достигла южной части Анголы. Общая протяженность ее маршрута составила около 7800 км (рис. 3).

Молодая птица (PB 143376) была поймана и выпущена на Куршской косе 8 августа 2017 г. В конце сентября (29.09) она сделала бросок на 800 км к ЮЮВ и остановилась в Словакии, а 2 октября переместилась в Сербию. 14 октября сигнал от ее передатчика был зарегистрирован на северном берегу Африки, а 17.10 – в зоне Сахеля на границе Чада и Судана. Отсюда 26 октября она начала миграцию на юг и 16 ноября достигла района зимовки – Анголы (рис. 3).

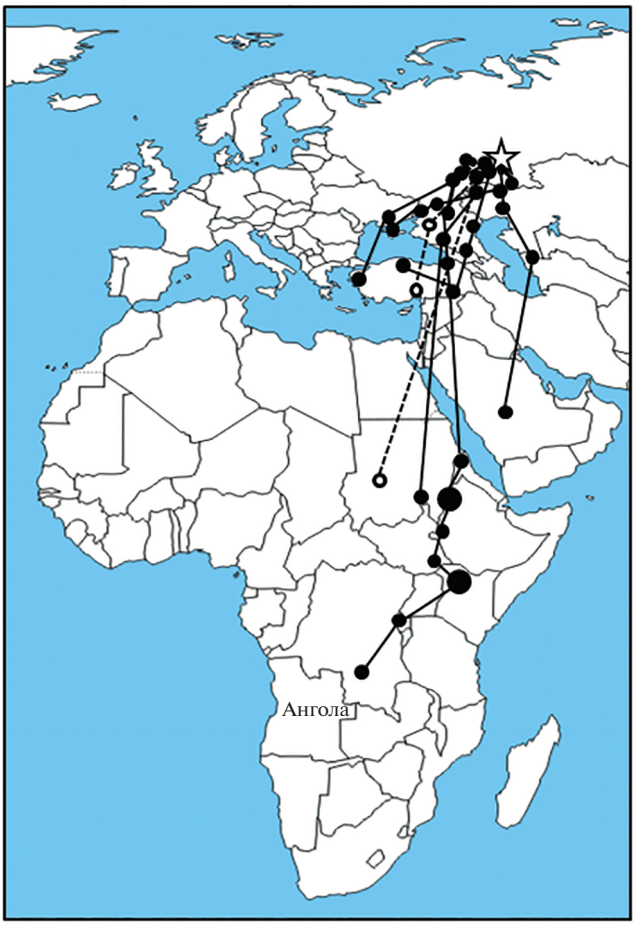

Рис. 4. Пути осенней миграции кукушек, пойманных на Куршской косе и выпущенных в окрестностях г. Казань (Татарстан). Звездочка – район выпуска птиц; прерывистые линии – треки взрослых птиц (PB 143133, PB 143428), сплошные линии – треки молодых птиц (PB 143125, PB 143320, PB 143429, PB 143436, PB 143437); маленькие кружки (черные и белые) – основные места локации птиц, большие кружки – места продолжительной остановки птицы в Африке.

Маршруты обыкновенных кукушек с Куршской косы, перевезенных на восток и выпущенных в Татарстане

Из 22 кукушек (15 молодых и 7 взрослых), пойманных на Куршской косе, перевезенных на 1800 км к востоку и выпущенных в окрестностях г. Казань, только у 8 молодых и 2 взрослых птиц были выявлены выраженные тренды на протяжении более 500 км от места выпуска (рис. 4).

Перевезенные в середине–конце августа молодые и взрослые кукушки начинали покидать район исследования преимущественно через 2 недели после выпуска и перемещаться главным образом в юго-западном направлении (204° ± 18° для молодых и 207° ± 6° для взрослых). Для большинства из них, к сожалению, информация о треках перестала поступать в пределах Европы, только три особи (одна взрослая и две молодые) достигли африканского континента и одна молодая птица достигла Аравийского п-ова (рис. 4). Из них две кукушки долетели до южной части Судана, а одна молодая птица после непродолжительной остановки в прибрежной зоне Эритреи переместилась на 420 км к юго-западу в глубь африканского континента, где остановилась на границе Эфиопии и Судана на целый месяц (с 28.09 по 30.10). Затем переместилась в Кению, где оставалась до 12 января. После чего начала двигаться на ЮЗ в направлении Анголы и окончательно остановилась 4 февраля в ДР Конго, не долетев до зимовки прибалтийских кукушек в Анголе около 700 км (рис. 4). Общая протяженность ее маршрута составила около 7300 км.

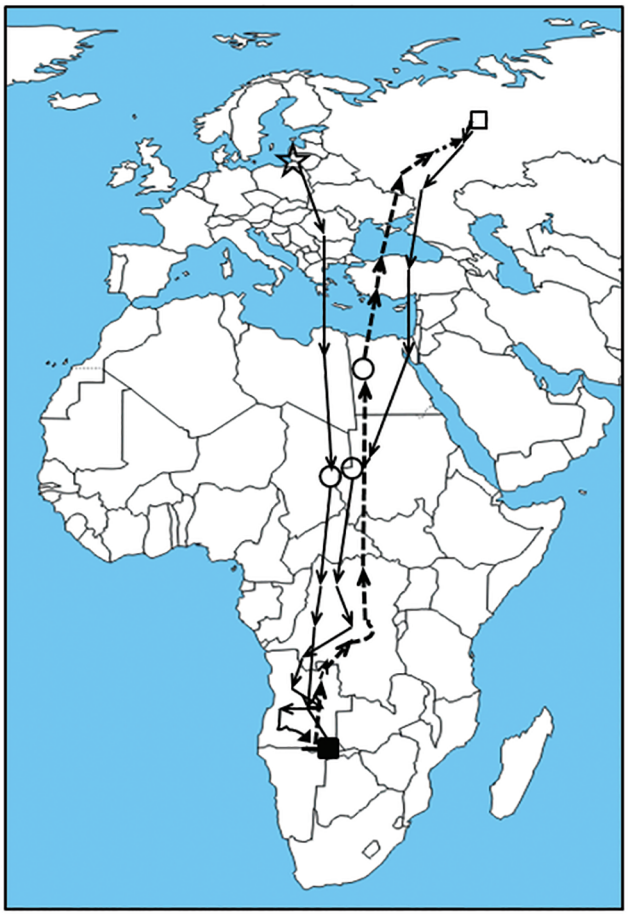

Рис. 5. Пути осенней и весенней миграций самца кукушки (PB 143194), размножавшегося в Коми, пойманного и выпущенного на Куршской косе осенью 2015 г. Сплошные линия – пути осенней миграции (2015 и 2016 гг.), прерывистая линия – путь весенней миграции (2016 г.); Звездочка – район поимки; открытый кружок – место продолжительной остановки птицы в Африке во время осенней и весенней миграции; черный квадрат – район зимовки (Ангола), белый квадрат – район размножения (Коми).

Пути осенней и весенней миграции самца обыкновенной кукушки, размножавшегося в Коми

На примере одной особи удалось проследить маршруты осенней миграции на протяжении двух лет и весенней миграции в течение одного года (рис. 5). Взрослый самец (PB 143194) был пойман на Куршской косе 14 августа 2015 г. и через четыре дня выпущен в месте отлова. До 7 сентября, судя по полученным сигналам, он находился на Куршской косе, после чего начал перемещаться на ЮЮВ и 10 сентября был зарегистрирован уже в юго-западной части Румынии (рис. 5). Дальше его маршрут пролегал на юг через Болгарию, Грецию, и Средиземное море. 16 сентября сигнал от него был зарегистрирован на севере Ливии. Затем он перелетел Сахару и достиг центральной части Чада на границе с Суданом, где задержался на 20 дней (с 19.09 по 9.10). После этой длительной остановки в зоне Сахеля он полетел на юг и 11 октября достиг Демократической Республики Конго, а 31 октября – Анголы, где и зазимовал в южной ее части (рис. 5). Общая протяженность маршрута этой птицы от места поимки на Куршской косе Балтийского моря до Анголы составила около 7800 км. Это расстояние он преодолел за 116 суток. В самом конце февраля 2016 г. этот самец начал двигаться к северу и к 1 марта достиг центра Демократической Республики Конго, а 22 марта был на границе с Центральноафриканской республикой. Через месяц (21.04) сигнал поступил из Египта, где птица задержалась на несколько дней, после чего перелетела Средиземное море, Турцию, Украину и достигла территории России. Завершил свою весеннюю миграцию этот самец в Коми 15 мая. Весь путь от места зимовки до района размножения протяженностью около 9000 км занял 76 суток. Следующую осеннюю миграцию он начал 16 августа 2016 г. В этот день он покинул район размножения, стал перемещаться в юго-западном направлении и 30 августа достиг Синайского п-ова. Первого сентября он был отмечен в центре Судана, а 5.09 – на границе Судана с Чадом, где оставался до 12 сентября. Затем, 25 числа того же месяца, самец достиг Демократической Республики Конго, а 3 декабря находился уже в центре Анголы, после чего сместился на юг в район прошлогодней зимовки (рис. 5). Путь второй осенней миграции протяженностью в 9000 км занял 147 суток. Вторая весенняя миграция 2017 г. этой птицы началась 21 февраля. Через пять суток эта кукушка находилась на юге Центральноафриканской республики, где, по-видимому, и погибла, поскольку оттуда от ее передатчика перестали поступать сигналы.

ОБСУЖДЕНИЕ

До недавнего времени почти все сведения о миграциях обыкновенных кукушек в России сводились к регистрации дат их первого появления во время весеннего пролета по данным брачных сигналов (Нумеров, 1993). Проанализировав данные по 1752 кукушкам, пойманным на Куршской косе Балтийского моря за 60 лет (1957–2018 гг.), мы выяснили, что осенняя миграция взрослых птиц у обоих полов в нашем районе исследования начинается во второй половине июня, достигает пика в конце июля и заканчивается к началу сентября (Соколов и др., 2017б). Молодые птицы ловятся с середины июля до середины сентября. Весной кукушки начинают появляться в районе исследования в конце апреля и достигают пика численности во второй половине мая. Сравнение сроков прилета на места размножения кукушек в разных регионах России показало определенную

закономерность. В тех районах, где наблюдался значимый рост весенних температур воздуха (Восточная Прибалтика, Северное Прибайкалье, Восточная Камчатка), у птиц отмечается значимая тенденция к более раннему прилету в область размножения. В то же время в регионах, где повышения температур воздуха весной не наблюдалось (Карелия, Архангельская обл., Южный Урал), сроки прилета кукушек существенно не изменились в последние три десятилетия (Соколов, 2017).

На основании визуальных наблюдений и немногочисленных находок окольцованных птиц, предполагалось, что кукушки из Европы мигрируют к местам зимовки в Африке осенью и обратно весной в основном вдоль восточного и западного африканского побережья (Moreaur, 1961; Erritzøe et al., 2012). Благодаря появлению современных методов слежения за конкретными особями с помощью спутниковых передатчиков и миниатюрных геолокаторов наши представления о путях миграции, местах зимовок и гнездования многих видов птиц в последние два десятилетия существенно изменились (Соколов, 2011). Одно из первых масштабных исследований путей пролета, мест остановок и зимовок у обыкновенной кукушки с помощью спутниковой телеметрии было осуществлено в Великобритании (Hewson et al., 2016). Благодаря финансовой поддержке различных фондов и частных спонсоров в 9 регионах Великобритании спутниковыми передатчиками с 2011 по 2019 г. было помечено 78 взрослых самцов (сайт: https://www.bto.org/our-science/projects/cuckoo-tracking-project). В результате мониторинга за перемещениями британских кукушек было выяснено, что их осенняя миграция к зимовкам, расположенным в центральной Африке, проходит двумя разными маршрутами. Один из них (западный путь) проходит через Иберийский п-ов и Марокко, другой (восточный путь) – в основном через Апеннинский п-ов. Хотя до пересечения Сахары западный маршрут на 12% длиннее восточного, кукушки начинают мигрировать по нему в среднем на восемь дней позже, чем по восточному маршруту. При этом на европейском отрезке западной трассы смертность птиц, предположительно из-за сильных засух и пожаров в Испании, была значимо выше, чем на восточном участке трассы. Различия в выживаемости птиц, мигрирующих разными путями, коррелировали с изменениями численности кукушек в разных частях Британии (Massimino et al., 2015).

В последнее десятилетие взрослых кукушек стали активно метить спутниковыми передатчиками и в других странах Европы – Швеции, Финляндии, Дании, Германии и некоторых других (Willemoes et al., 2014, 2015; Vega et al., 2016; сайт: www.movebank.org). Было выяснено, что осенняя миграция кукушек из этих стран проходит преимущественно через Балканский п-ов с длительными остановками перед пересечением Средиземного моря и пустыни Сахара, где птицы накапливают значительные жировые резервы, необходимые для беспосадочного полета на расстояния в 3–4 тысячи километров. Данные спутниковой телеметрии показывают, что длительные остановки кукушки делают и после пересечения Сахары в саванной зоне Сахеля, где они, по-видимому, восстанавливают силы и жировые резервы. Далее кукушки следуют к своим зимовкам, расположенным преимущественно за экватором на западе центральной Африки (рис. 3). Сравнение районов зимовки у разных европейских популяций показывает, что они могут существенно различаться. Кукушки из Великобритании и Дании зимуют преимущественно на западе центральной части Африки – в Нигерии, Камеруне, Габоне (Willemoes et al., 2015; Hewson et al., 2016), кукушки из Швеции – в Анголе (Vega et al., 2016), кукушки из Германии – в Демократической Республике Конго и Анголе, кукушки из Венгрии – в Анголе и Намибии (Bán et al., 2018), кукушки из Беларуси – в Зимбабве, кукушки из Украины – в Демократической Республике Конго (сайт: www.movebank.org) (рис. 6).

Взрослые и молодые кукушки из Восточной Прибалтики, как и птицы из некоторых западноевропейских популяций, осенью мигрируют преимущественно через Балканский п-ов и делают длительные остановки перед пересечением Средиземного моря (рис. 2). После продолжительного броска над Сахарой, как взрослые, так и молодые птицы, на длительное время также останавливаются в зоне Сахеля, после чего продолжают миграцию в район зимовки, расположенный преимущественно в Анголе (рис. 3, 5, 6). Периоды продолжительных остановок кукушек, как в Европе, так и в Африке (в зоне Сахеля), по-видимому, записаны в генетическую программу, поскольку это свойственно не только опытным взрослым особям, но и молодым, даже искусственно смещенным с основной трассы миграции (рис. 4). Ранее в эксперименте по завозу взрослых кукушек из Дании в Испанию было показано, что смещенные птицы способны возвращаться на традиционную трассу миграции и находить места своих прежних остановок (Willemoes et al., 2015). Многочисленные данные кольцевания и спутникового слежения свидетельствуют о том, что мигрирующие птицы у разных видов могут использовать одни и те же остановки на протяжении нескольких лет (Соколов, 1991, 2011; Alerstam, 2006).

Было показано, что кукушки из одной и той же популяции могут мигрировать достаточно узким фронтом. Так, у кукушек из южной Швеции среднее расстояние между отдельными особями в восточной части Сахеля после того, как они пролетели более чем 5000 км, составляло всего 164 км

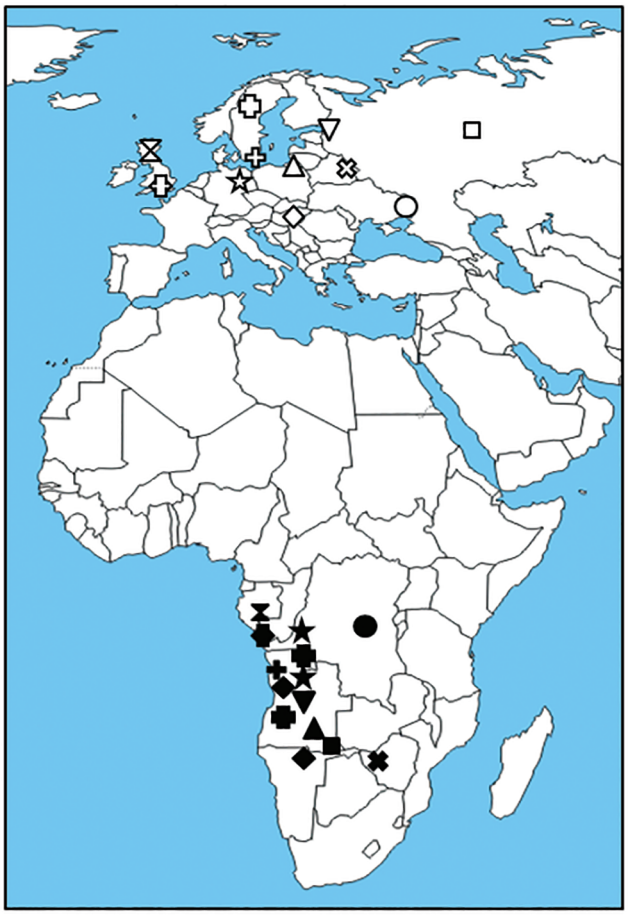

Рис. 6. Районы размножения и зимовки обыкновенной кукушки из разных европейских популяций по данным спутниковой телеметрии. Белые фигуры – районы размножения, черные фигуры – районы зимовки.

(Willemoes et al., 2014). Осенняя миграция молодых кукушек начинается значительно позднее и продолжается несколько дольше, чем у взрослых (Willemoes et al., 2014; Vega et al., 2016). Весной птицы могут пересекать Сахару в течение 60-часового беспосадочного перелета, часто используя при этом тоже узкие коридоры (O'Neill, 2015).

Отлет кукушек из района зимовки наиболее рано (в конце февраля) начинается у британских популяций, затем у птиц из Дании и Швеции – в середине марта (Willemoes et al., 2014; Hewson et al., 2016; Vega et al., 2016). Интересно, что у взрослого самца из Коми, зимовавшего в Анголе, весенние перемещения в сторону района размножения в 2016 г. начались в самом конце февраля (28.02), а в 2017 г. – на неделю раньше (21.02). Этот самец весной пролетел с остановками 9000 км до района размножения всего за 76 сут, тогда как осенью он преодолел это расстояние за 147 суток. Это известный факт, что весенняя миграция у дальних мигрантов занимает значительно меньше времени, чем осенняя. Более интересным является тот факт, что в один и тот же район зимовки в Анголе этот самец из Коми в год его первой поимки на Куршской косе (2015 г.) мигрировал одним путем, а в следующую осень (2016 г.) – совершенно другим (рис. 5). Чем можно объяснить такой петлеобразный осенний путь самца из Коми, мы не знаем. Интересно, что петлеобразные маршруты во время сезонных миграций были отмечены у части британских, шведских и датских кукушек (Willemoes et al., 2014; Hewson et al., 2016). Так, некоторые взрослые кукушки из южной Швеции осенью пролетали около 7100 км до района зимовки в северной Анголе, придерживаясь южного направления, а весной они сначала полетели на северо-запад до Кот-д'Ивуар, затем на северо-восток до Италии и далее на север до Швеции, преодолев таким образом около 9100 км (Willemoes et al., 2014). По мнению ряда исследователей, это может быть связано с сезонными различиями в распределении кормовых ресурсов, необходимых для мигрирующих птиц, весной и осенью в Африке и Европе (Hewson et al., 2016; Thorup et al., 2017). Осенью в разные годы распределение необходимых для миграции ресурсов также может различаться территориально. Известно, что основным кормом для кукушки являются крупные насекомые и гусеницы, в том числе гусеницы с ядовитыми длинными волосками, которых многие другие виды птиц избегают употреблять в качестве пищи (Нумеров, 1993; Hewson et al., 2016). На Куршской косе мы неоднократно наблюдали, что в годы с высокой численностью походного соснового шелкопряда, концентрация кукушек в местах скопления гусениц была значительно выше, чем в годы с низкой численностью.

В августе 2015–2018 гг. 15 молодых и 7 взрослых кукушек были пойманы, помечены передатчиками, перевезены самолетом на 1800 км к востоку и выпущены в окрестностях г. Казань (Татарстан). Целью этого эксперимента было проверить, способны ли птицы, перемещенные на столь значительное по долготе расстояние от трассы осенней миграции, определить и скомпенсировать это смещение во время их осенней миграции к району традиционной зимовки. Согласно общепринятой концепции, которая сформировалась более 60 лет назад после масштабных экспериментов по смещению самолетом 18000 обыкновенных скворцов (*Sturnus vulgaris*) с трассы их осенней миграции через Данию в Англию на юг Швейцарии (Perdeck, 1958; см. обзор Piersma et al., 2020), взрослые опытные птицы способны компенсировать смещение и осуществлять навигацию к цели (району прежней зимовки). Молодые особи этого не могут сделать, поскольку не обладают врожденным знанием месторасположения района зимовки. Считается, что молодые птицы в первую свою миграцию

пользуются только компасной ориентацией и врожденной информацией об общей продолжительности осеннего перелета (Berthold, 1996). Исходя из этой концепции, взрослые кукушки, перевезенные нами к востоку, должны были компенсировать смещение и попасть на африканский континент, а молодые особи – продолжить мигрировать на юг, как контрольные птицы из района поимки на Куршской косе, и вместо запада Африки достигнуть восточного побережья африканского континента или Мадагаскара. Проведенный нами эксперимент показал, что не только взрослые, но и молодые кукушки скомпенсировали смещение на восток и полетели в направлении района зимовки на западе Африки (рис. 4). К сожалению, только одна особь из прослеженных молодых птиц почти долетела до Анголы, где зазимовали контрольные птицы, выпущенные на Куршской косе. Более подробно результаты этого эксперимента опубликованы нами в специальной статье (Thorup et al., 2020). Это первые в мире данные, которые свидетельствуют о том, что молодые птицы, как и взрослые, способны осуществлять истинную навигацию во время своей первой осенней миграции. Таким образом, дальние мигранты, по крайней мере такие как кукушки, могут иметь врожденную информацию о местонахождении района зимовки, которая помогает им находить локальные места зимовок, удаленные на тысячи километров от места рождения. Так, обыкновенные кукушки с Камчатки, как мы выяснили с помощью спутникового слежения, пролетают осенью почти 17000 км, чтобы зазимовать на юге Африки – в Намибии и Ботсване (Булюк и др., 2018; Марковец и др., 2018). Пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*) мигрирует осенью с Чукотки в Восточную Африку, судя по данным слежения с помощью логгеров, на расстояние в 13000 км (Sokolovskis et al., 2018). Какого рода информация используется молодыми птицами при нахождении незнакомого района зимовки – исследователям пока неизвестно. Есть только предположение, что это информация, основанная на геомагнитном поле Земли, которую могут использовать некоторые морские животные (лососевые рыбы, угри, черепахи), совершая дальние миграции (Putman et al., 2011, 2014; Putman, 2015; Naisbett-Jones et al., 2017; Thorup et al., 2020). При этом эта информация должна быть не только специфичной для каждого конкретного района Земли, но и надежной и постоянной на протяжении долгого периода времени, чтобы животным был смысл передавать ее по наследству из поколения в поколение. Положение магнитного полюса нашей планеты, как показывает длительный мониторинг, претерпевает существенные изменения со временем (Тарасов, 2012), поэтому возникает вопрос, является ли магнитное поле Земли такой надежной информацией, или же животные используют для навигации иного рода информацию, о которой мы пока ничего не знаем. Остается надеяться, что масштабные исследования с помощью спутниковой телеметрии рано или поздно помогут ответить на самый загадочный вопрос современной биологии – как мигрирующие животные, в первую очередь птицы, находят локальные места своих зимовок и размножения, удаленные друг от друга на тысячи километров.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны всем нашим коллегам, студентам и волонтерам, которые участвовали в отловах и кольцевании птиц, включая обыкновенных кукушек, на полевых стационарах Биологической станции “Рыбачий” Зоологического института РАН. Мы особенно благодарны проф. Касперу Торупу из Копенгагенского университета, который предоставил в наше распоряжение спутниковые передатчики, а также М.Ю. Марковцу, М.Л. Веге, К.Р.С. Снел, Д.Ю. Леоке за помощь в отлове и мечении кукушек на Куршской косе и перевозке их в Казань. Мы также благодарим рецензента, чьи замечания позволили значительно улучшить текст.

Данная работа была выполнена при финансовой поддержке Зоологического института РАН (зарегистрированный исследовательский проект АААА-А19-19021190073-8) и РФФИ (16-04-00761 и 19-44-390002 р-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Булюк В.Н., Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Лубковская Р.С., 2018. Исследование миграционных стратегий обыкновенных кукушек (*Cuculus canorus*) с помощью спутниковых передатчиков // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской конференции, посвященной 120-летию профессора Г.П. Дементьева (Ред.: Гаврилов В.М., Бёме И.Р., Чернецов Н.С., Авилова К.В., Гаврилов В.В. и др.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 61–67.

Марковец М.Ю., Булюк В.Н., Соколов Л.В., Лубковская Р.С., Торуп К., 2018. Стратегии осенней миграции у обыкновенной кукушки на Камчатке // Тезисы докладов Первого Всероссийского орнитологического конгресса. Тверь. С. 195–196.

Нумеров А.Д., 1993. Обыкновенная кукушка // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Совообразные (Ред.: Ильичев В.Д., Флинт В.Е.). М.: Наука. С. 193–225.

Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 230). Л. 232 с.

Соколов Л.В., 2011. Современная телеметрия: новые возможности в орнитологии // Зоологический журнал. Т. 90. Вып. 7. С. 861–882.

Соколов Л.В., 2017. Связь сроков прилета птиц в разных регионах России с температурным режимом. Труды Мензбировского общества. Т. 3. С. 157–180.

Соколов Л.В., Булюк В.Н., Марковец М.Ю., Лубковская Р.С., 2017а. Миграционные пути и зимовки европейских и азиатских популяций обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) // Материалы Юбилейной отчетной научной сессии, посвященной 185-летию Зоологического института РАН. СПб. С. 184–188.

Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Шаповал А.П., 2017б. Долговременный мониторинг гнездовых и пролетных популяций птиц на Куршской косе Балтийского моря // Труды Зоологического института. Т. 321. № 1. С. 72–88.

Тарасов Л.В., 2012. Земной магнетизм. Долгопрудный: ИД “Интеллект”. 193 с.

Alerstam T., 2006. Conflicting Evidence About Long-Distance Animal Navigation // Science. V. 11. P. 791–794.

Bán M., Moskát C., Fülöp A., Hauber M.E., 2018. Return migration of Common Cuckoos (*Cuculus canorus*) between breeding grounds in Hungary and wintering grounds in Africa as documented by non-PTT GPS technology // Journal of Ornithology. V. 159. P. 337–344.

Berthold P., 1996. Control of bird migration. London: Chapman and Hall. 355 p.

Boyd J.D. & Brightsmith D.J., 2013. Error Properties of Argos Satellite Telemetry Locations Using Least Squares and Kalman Filtering // PLoS ONE. V. 8. e63051.

Erritzøe J., Mann C.F., Brammer F., Fuller R.A., 2012. Cuckoos of the world. Publisher: Christopher Helm Publishers Ltd. 544 p.

Hewson C.M., Thorup K., Pearce-Higgins J.W., Atkinson P.W., 2016. Population decline is linked to migration route in the Common Cuckoo // Nature communications. V. 7. 12296.

Kristensen M.W., 2010. Migration patterns of the Eurasian Cuckoo *Cuculus canorus* studied by satellite telemetry // Abstract 25 Intern. Ornithol. Congr. Campos do Jordro. Brazil. P. 653.

Massimino D., Johnston A., Noble D.G., Pearce-Higgins J.W., 2015. Multispecies spatially-explicit indicators reveal spatially structured trends in bird communities // Ecological Indicators. V. 58. P. 277–285.

Moreaur E., 1961. Problems of Mediterranean-Saharan migration // Ibis. V. 103a. P. 373–427.

O'Neill S., 2015. Cuckoos against the clock // New Scientist. V. 226. P. 25.

Naisbett-Jones L.C., Putman N.F., Stephenson J.F., Ladak S., Young K.A., 2017. A magnetic map leads juvenile European eels to the Gulf Stream // Current Biology. V. 27. P. 1236–1240.

Payne R.B., 2005. Cuckoos. Oxford University Press. 423 p.

Payne R.B., Christie D.A., 2016. Common Cuckoo (*Cuculus canorus*) // del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A., de Juana E. (eds). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona.

Perdeck A.C., 1958. Two Types of Orientation in Migrating Starlings, *Sturnus vulgaris* L., and Chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as Revealed by Displacement Experiments // Ardea. V. 55. P. 1–37.

Piersma T., Loonstra A.H.J., Verhoeven M.A., Oudman T., 2020. Rethinking classic starling displacement experiments: evidence for innate or for learned migratory directions? // Journal Avian Biology. V. 51 (5). e 02337.

Putman N.F, 2015. Inherited magnetic maps in salmon and the role of geomagnetic change // Integrative Comparative Biology. V. 55. P. 396–405.

Putman N.F., Endres C.S., Lohmann C.M.F., Lohmann K.J., 2011. Longitude perception and bicoordinate magnetic maps in sea turtles // Current Biology. V. 21. P. 463–466.

Putman N.F., Scanlan M.M., Billman E.J., O'Neil J.P., Couture R.B., Quinn T.P., Lohmann K.J., Noakes D.L.G., 2014. An inherited magnetic map guides ocean navigation in juvenile Pacific salmon // Current Biology. V. 24. P. 446–450.

Seel D.C., 1977. Migration of the northwestern European population of the cuckoo (*Cuculus canorus*), as shown by ringing // Ibis. V. 119. P. 309–322.

Sokolovskis K., Bianco G., Willemoes M., Solovyeva D., Bensch S., Åkesson S., 2018. Ten grams and 13,000 km on the wing – route choice in willow warblers *Phylloscopus trochilus yakutensis* migrating from Far East Russia to East Africa // Movement Ecology. V. 6. P. 1–10.

Thorup K., Tøttrup A.P., Willemoes M., Klaassen R.H.G., Strandberg R., Vega M.L., Dasari H.P., Araújo M.B., Wikelski M., Rahbek C., 2017. Resource tracking within and across continents in long-distance bird migrants // Science Advances. V. 3. e1601360.

Thorup K., Vega M.L., Snell K.R.S., Lubkovskaia R., Willemoes M., Sjöberg S., Sokolov L.V., Bulyuk V., 2020. Flying on their own wings: young and adult cuckoos respond similarly to long-distance displacement during migration // Scientific Reports. V. 10. 7698.

Vega M.L., Willemoes M., Thomson R.L., Tolvanen J., Rutila J., Samaš P., Strandberg R., Grim T., Fossøy F., Stokke B.G., Thorup K., 2016. First-Time Migration in Juvenile Common Cuckoos Documented by Satellite Tracking // PLoS ONE. V. 11. e0168940.

Willemoes M., Blas J., Wikelski M., Thorup K., 2015. Flexible navigation response in common cuckoos *Cuculus canorus* displaced experimentally during migration // Scientific Reports. V. 5. 16402.

Willemoes M., Strandberg R., Klaassen R.H.G., Tøttrup A.P., Vardanis Y., Howey P.W., Thorup K., Wikelski M., Alerstam T., 2014. Narrow-Front Loop Migration in a Population of the Common Cuckoo *Cuculus canorus*, as Revealed by Satellite Telemetry // PLoS ONE. V. 9. e83515.

MIGRATION ROUTES AND WINTERING GROUNDS OF COMMON CUCKOOS (*CUCULUS CANORUS*, CUCULIFORMES, CUCULIDAE) FROM THE SOUTHEASTERN PART OF THE BALTIC REGION (BASED ON SATELLITE TELEMETRY)

Leonid V. Sokolov[1, *], Regina Lubkovskaia[2], Victor Bulyuk[1]

[1]*"Rybachy" Biological Station, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Rybachy, Kaliningrad Region, 238535 Russia*

[2]*Saint Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia*

**e-mail: leonid-sokolov@mail.ru*

Thanks to progress in satellite telemetry, during the last decade it has become possible to study in detail the migration routes of relatively small species of birds, such as cuckoos, and to find out their stopover sites, wintering and breeding grounds. On the Courish Spit, southeastern part of the Baltic coast, for more than 60 years (since 1957) of bird ringing, altogether 1752 common cuckoos have been captured and ringed. Only 15 of them (0.9%) have been recovered during migration. All of them arrived from Europe, but none from Africa, the wintering ground of the species. Using satellite transmitters, over five years (2015–2019), we investigated the migration routes of young and adult cuckoos caught on the Courish Spit and revealed the locations of their stopover sites and wintering grounds in Africa. A comparative analysis of migration routes and wintering grounds of common cuckoos from other European populations shows that birds from the eastern Baltic region winter farther south (mainly in Angola) than do birds from Great Britain, Denmark or Germany (Nigeria, Cameroon, Gabon or Congo). Both adults and young birds are able to fly non-stop for 3–4 thousand kilometers above barriers such as the Mediterranean and the Sahara. After crossing those barriers, cuckoos stay for a long time (about a month) in the more suitable regions of the Sahel, and then begin to make movements to their wintering grounds. As the result of a special experiment, unique data have been obtained, indicating that both adult and young birds, displaced 1800 km eastward from the autumn migration route (Courish Spit), are capable of compensating for their routes and reach the African continent for a successful wintering. The results of this experiment show that not only adult cuckoos that have wintered in Africa, but also unexperienced juveniles have some innate information about the location of their species-specific wintering ground. This assumption contradicts the generally accepted concept that young birds in their first autumn migration are not capable of true navigation, but use only compass orientation to reach their wintering ground.

Keywords: orientation, navigation, Courish Spit

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 1066–1077

МЕТОДИКА ЗООЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 59.002:639.112.:616.98

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ХОЗЯЕВ НОР И ВЕСЕННЕ-ЛЕТНИЕ УЧЕТЫ ЧИСЛЕННОСТИ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (CARNIVORA) В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ БЕШЕНСТВА

© 2021 г. Г. Н. Сидоров[a, b, *], Е. М. Полещук[a, **], Д. Г. Сидорова[c, d, *]**

[a]*ФБУН "Омский НИИ природно-очаговых инфекций" Роспотребнадзора, Омск, 644080 Россия*

[b]*ФГБОУ ВО "Омский государственный педагогический университет", Омск, 644099 Россия*

[c]*ФГБОУ ВО "Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина", Омск, 664008 Россия*

[d]*ФГАОУ ВО "Сибирский федеральный университет", Красноярск, 660041 Россия*

**e-mail: g.n.sidorov@mail.ru*

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

****e-mail: dg.sidorova@omgau.org*

Поступила в редакцию 19.06.2020 г.
После доработки 08.11.2020 г.
Принята к публикации 09.11.2020 г.

Проведено усовершенствование имеющихся методик определения видовой принадлежности хозяев убежищ и учета численности природных хозяев вируса бешенства (лисицы, корсака, двух видов барсуков, енотовидной собаки и волка) при весенне-летнем осмотре нор этих хищников. Полевая работа велась в 1976–2011 гг. на 42 учетных площадках общей площадью 3582 км^2 в природных очагах бешенства на 14 административных территориях Российской Федерации: в Амурской, Астраханской, Брянской, Волгоградской, Воронежской, Новосибирской, Омской, Саратовской, Тульской областях, Алтайском, Забайкальском, Хабаровском краях, в Тувинской республике и республике Алтай. Проведено 111 учетов численности, обследовано 3920 нор этих животных. Норы, сооруженные особями одного вида, в дальнейшем могли быть использованы или реконструированы и использованы другими видами. Поэтому при проведении работы не представлялось возможным составлять дихотомическую таблицу различий признаков актуального использования конкретного убежища определенным видом в данном году. Исключение – размеры отнорков лисиц и корсаков в норах, выкопанных этими хищниками в первый год их обустройства. Четко между собой различались только норы лисицы, корсака и волка по наличию экскрементов и остатков пищи у их убежищ, в отличие от незагрязненных нор барсука и енотовидной собаки. Норы лисиц, корсаков, волков могли поочередно заниматься разными видами хозяев. Достоверно определить вид хищника, заселившего убежище, можно было только в мае – начале июня по размеру экскрементов молодняка и взрослых особей. Убежища барсука и енотовидной собаки, при поселении одного вида в норах другого, достоверно различались только по отпечаткам лап и по цветовой окраске выпавших волос. Для видовой идентификации хозяев убежищ в каждом конкретном случае необходимо использовать комплекс определительных признаков. При проведении первичных учетов крайне трудоемко выявлять и картографировать территориальное распределение нор. Но учет хозяев нор, качественно проведенный в первый год работы, давал возможность воспроизводить его впоследствии на протяжении многих лет без больших материальных затрат и времени. Откорректированную методику рекомендуется применять для оперативного учета относительной и абсолютной численности основных природных распространителей вируса бешенства и анализа их внутривидовых и межвидовых биотических отношений. В природных очагах бешенства методика позволяет проводить не только учет численности хищников, но и их территориальное распределение и концентрацию вблизи норных убежищ, что актуально при проведении оральной вакцинации хищников против бешенства.

Ключевые слова: лисица, корсак, енотовидная собака, барсук, норы хищников, учеты численности, бешенство

DOI: 10.31857/S0044513421090087

Лисица (*Vulpes vulpes* L. 1758), енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides* Gray 1834), корсак (*Vulpes corsac* L. 1768) и волк (*Canis lupus* L. 1758) на протяжении всего послевоенного периода являлись основными природными хозяевами вируса бешенства в России. Два вида барсуков (*Meles meles* L. 1758) и (*M. leucurus* Hodgson 1847) относились к дополнительным хозяевам возбудителя (Мальков, Грибанова, 1978; Сидоров и др., 1979а, 1998, 2004, 2008, 2010, 2019; Сидоров, 1985, 1995; Ботвинкин, Сидоров, 1991; Ботвинкин, 1992; Полещук и др., 2009, 2013, 2019; Полещук, 2005; Полещук, Сидоров, 2020; Макаров и др., 2015). Известно, что вовлечение нескольких видов животных в эпизоотический процесс способствует устойчивости природных очагов бешенства как в пространстве, так и во времени (Селимов, 1978; Сидоров, 1995; Сидоров и др., 2010; Макаров, 2018; Carey, McLean, 1983; Murray et al., 1986; Khalaf et al., 2019).

Первые методики весенне-летнего учета численности лисицы и корсака по выводковым убежищам, в СССР и за рубежом предусматривали оценку обилия этих животных в природных очагах бешенства (Чиркова, 1952; Мальков, 1971; Шевченко, Щербак, 1980; Scot, Selko, 1939).

В охотоведческой практике результаты весенне-летних учетов численности лисицы, корсака и волка особого значения не имели, поскольку многие десятилетия как в СССР, так и в России биологи пользовались и продолжают пользоваться в отношении этих видов данными зимних маршрутных учетов (Формозов, 1932; Приклонский, 1973). Использование зимних маршрутных учетов в разных регионах страны было внедрено в практику охотоведческой работы только в 1980–1990 гг., после чего ранее существующие методики учета численности не зимоспящих зверей стали использоваться реже (Учеты и ресурсы ..., 2007). В отношении песца (Сдобников, 1938) и таких зимоспящих видов как енотовидная собака и особенно барсук учет численности проводился по выводковым убежищам. Пионерные методики изучения численности зимоспящих хищников (Иванова, 1963; Горшков, 1969), а также лисицы и корсака (Чиркова, 1952) использовались всеми последующими исследователями и до настоящего времени коррекции не подвергались. Это объяснялось незначительным количеством работ, посвященных учету численности барсука и енотовидной собаки по выводковым убежищам, и переключением внимания биологов при учетах лисицы, корсака и волка на зимние маршрутные учеты.

Ряд исследователей проводили учеты одновременно нескольких видов: барсука, лисицы, енотовидной собаки (Бородин, Бородин, 1978; Бородин, 1981), лисицы, корсака, барсука (Барабаш, Шибанов, 1980). Изучением убежищ лисицы занимался Харченко (1999). Норы енотовидных собак целенаправленно обследовались в природных очагах бешенства (Варнаков, 2011; Варнаков, Мирутенко, 2013). Во всех проведенных исследованиях повторялись методические неточности, содержащиеся в пионерных публикациях. Необходимость корректировки всех этих методик возникла потому, что в них не были учены признаки нор этих видов при смене хозяев в течение одного сезона. Хозяева убежища не всегда устанавливались достоверно. Кроме того, приводились четкие признаки, характеризующие хозяина норы. Наши исследования показали, что эти признаки могли быть вариабельными.

К сожалению, такие неточности, искажающие результаты учетов численности хищников по выводковым норам, не только переходили из одной научной публикации в другую, но в настоящее время серьезно вредят работе широкого круга охотоведов, егерей и охотников – любителей, поскольку обнародованы в интернет-источниках. Кроме того, изложенные в Интернете “Учет жилых нор барсука, лисицы, енотовидной собаки” (Борисова, https://pandia.ru/text/78/311/31422.php) и “Учет енотовидной собаки...” (http://ihunter.pro/posts/uchet-jivotnyih/298) приведены с ошибками.

Определение видовой принадлежности хозяев нор и учет численности, лисицы, корсака, барсука, енотовидной собаки и волка на основании наших многолетних исследований, изложенных в рукописи докторской диссертации (Сидоров, 1995), кратко описаны в учебном пособии Машкина (2013). Однако в полном объеме эта методика ранее в доступной научной литературе не обнародовалась.

При проведении полевых исследований на территориях одновременного обитания разных видов животных сложность состояла в определении видовой принадлежности хозяев убежищ лисицы, корсака, барсуков, енотовидной собаки и волка в весенне-летний период. Это обстоятельство определило актуальность нашей работы, которая вызвана необходимостью устранения ошибок и неточностей в методиках учета относительной и абсолютной численности основных природных распространителей вируса бешенства, а также необходимостью объединения этих методик для анализа биотических отношений при проведении экологических исследований.

Определение видовой принадлежности хозяев убежищ и выполнение весенне-летних учетов численности хищных млекопитающих крайне важно для обоснования работы при проведении оральной вакцинации диких животных в природных очагах бешенства.

Цель работы: усовершенствовать методику определения видовой принадлежности хозяев

(лисицы, корсака, барсуков, енотовидной собаки и волка) убежищ при весенне-летнем осмотре их нор и рекомендовать эту методику для проведения экологических исследований и оральной вакцинации диких животных антирабическими вакцинами в природных очагах бешенства.

Усовершенствование методики учетов всех шести изучаемых видов и анализа их биотических отношений проводилось в период 1976–2011 гг. Были заложены 42 учетные площадки (каждая размером от 30 до 510 км^2, общей площадью 3582 км^2, или 358 200 га) в природных очагах бешенства 14 субъектов Российской Федерации: в Амурской, Астраханской, Брянской, Волгоградской, Воронежской, Новосибирской, Омской, Саратовской, Тульской областях, Алтайском, Забайкальском, Хабаровском краях, Тувинской республике и республике Алтай. На протяжении 36 лет во все весенне-летние сезоны было обследовано 3920 нор этих хищников. Проведено 111 учетов по определению плотности популяций (Чиркова, 1952), абсолютной численности животных, изучению особенностей их биотических связей (Шевченко, Щербак, 1980), степени синантропизации (Сидоров и др., 1992) и пространственно-временного распределения (Сидоров, 1995; Полещук, 2005). Во время этой работы почти всегда проводился отлов хищников (кроме волка) в целях вирусолого-серологических, зоолого-паразитологических, морфофизиологических исследований. Поэтому видовая принадлежность хозяев нор после вылова зверьков определялась безошибочно. Это позволило внести авторские корректировки в описания строения нор разных видов животных. Учет численности всех шести видов по выводковым убежищам на протяжении 1976–2011 гг. обычно проводился во второй половине мая – первой половине июня. В этот период молодняк животных начинал выходить из нор и оставлял следы жизнедеятельности. Норы было проще обнаружить, поскольку они еще не зарастали растительностью. Минимальная площадь учетов составляла 30–50 км^2 (для волка 100–200 км^2). При учете выделяли четыре варианта нор: выводковые, жилые заселенные одиночным животным, посещаемые, непосещаемые. В течение трех сезонов, при осенне-зимних отловах лисиц и корсаков осматривались 14 нор этих животных.

Результаты учетов численности диких псовых и барсуков в природных очагах бешенства России, без изложения методической специфики самих учетов, многократно были приведены нами в эколого-эпизоотологических и вирусолого-эпидемиологических публикациях в течение последних 40 лет (Сидоров и др., 1979, 1983, 1989, 1992, 2007, 2009, 2019а; Ботвинкин и др.,1980; Сидоров, Ботвинкин, 1987, 2001; Сидоров, Полещук, 2002; Полещук, 2005; Полещук, Сидоров, 2004, 2006). Кроме этого, на протяжении последних 30 лет весенне-летние учеты численности вышеупомянутых млекопитающих в разных регионах России и Казахстана проводились с нашим участием – либо экспедиционным, либо консультативным (Шибанов, 1989; Сабдинова, Сидоров, 2003; Сабдинова, 2005; Бондарев и др., 2016).

Корсак, волк и барсуки обнаруживались нами только в норах. Лисица и енотовидная собака, как правило, – в норах, реже в других убежищах. Эти убежища (кучи хвороста, копны соломы, дупла поваленных деревьев и др. (см. ниже)) отличались от нор только конфигурацией входа. Остальные признаки убежища, заселенного хищником, – экскременты, остатки пищи, покопы молодняка, туалеты, дорожки и др. – оставались характерными для каждого из видов животных, поэтому такие убежища мы условно характеризовали как “норы” (табл. 1).

На территории России, при работе в природных очагах бешенства, в полупустынных, степных и лесостепных ландшафтах, исследователь может столкнуться с выводковыми убежищами шести видов природных распространителей этой инфекции: лисицы, корсака, енотовидной собаки, волка и двумя видами барсука. При этом одна и та же нора в разные годы и даже в течение одного сезона могла быть заселена или могла посещаться особями разных видов.

Большое разнообразие нор по заселенности хозяевами разных видов, а, следовательно, разные варианты вероятных биотических контактов животных, были выявлены при одновременных учетах численности лисицы, корсака, енотовидной собаки и азиатского барсука в природном очаге бешенства Омской обл. На юге Омской обл. было обнаружено 18 вариантов заселенности и посещаемости нор хищными млекопитающими. Кроме вышеупомянутых видов, во время этих учетов, были обнаружены также норы степного хорька (*Mustela eversmanni* Less. 1827) (табл. 2). Аналогичное разнообразие вариантов заселенности нор хищниками наблюдалось и в других регионах России (табл. 1). Поэтому обычно определение видовой принадлежности хозяев нор вызывало затруднения у специалистов научных и практических учреждений и часто было сопряжено с ошибками.

При планировании учетных работ необходимо иметь карты купного масштаба 1 : 100000, спутниковый навигатор GPS, Глонас. В течение ряда лет авторы использовали карточки учета хозяев нор, где указывали район работ, ближайший населенный пункт, координаты норы по навигатору, биотоп, дату учета, вид хозяина норы или виды посещающие убежище, характер заселенности норы: выводковая, жилая, заселенная одиночным жи-

Таблица 1. Проведение учетов численности и определение видовой принадлежности хищных млекопитающих (Carnivora) – хозяев нор – в природных очагах бешенства России в 1976–2011 гг.

№	Годы учетов	Регион	Площадь учетов, км^2	Количество проведенных учетов	Число нор, заселенных хищниками						Число нор, не заселенных и не посещаемых хищниками	Всего обнаружено нор
					Лисица	Корсак	Енотовидная собака	Волк	Барсуки*	в т.ч. норы, посещаемые несколькими видами**		
1	1976	Амурская обл.	85	2	11	–	40	–	6	2	8	67
2	1977–1983, 1991	Забайкальский край	680	17	83	1036	6	6	104	64	185	1484
3	1979, 1981, 1991	Хабаровский край	80	6	72	–	54	1	39	9	16	191
4	1983–1985	Республика Тыва	110	6	74	35	–	–	46	15	19	189
5	1986	Республика Алтай	30	1	1	2	–	–	–	–	–	3***
6	1986, 1987, 1992, 1995	Алтайский край	120	7	82	12	–	–	94	16	23	227
7	1986, 1987	Новосибирская обл.	325	3	31	4	–	–	24	5	7	71
8	1986–2011	Омская обл.	1375	51	350	196	17	4	418	102	93	1180
9	1988	Брянская обл.	185	3	45	–	19	–	16	8	13	101
10	1988	Воронежская обл.	118	3	81	–	32	2	8	12	9	144
11	1988, 1989, 1993	Саратовская обл.	35	3	21	–	–	–	9	1	3	34
12	1989, 1993	Астраханская обл.	110	3	32	15	14	3	7	7	9	87
13	1990	Тульская обл.	225	2	26	–	15	–	18	6	7	72
14	1994	Волгоградская обл.	104	4	25	12	17	2	6	2	6	70
	1976–2011	14 регионов России	3582	111	934	1312	214	18	795	249	398	3920

Примечания. * Барсуки, учтенные в азиатской части России (№ регионов 1–8), относились к виду *Meles leucurus*; барсуки, учтенные в европейской части России (№ регионов 9–14), относились к виду *Meles meles*. ** Варианты посещения нор несколькими видами представлены на примере Омской обл. в Табл. 2. *** При поиске нор хищников в Горном Алтае дополнительно осмотрено 129 жилых нор серого сурка (*Marmota baibacina* Kastschenko 1899), пояснения в тексте.

Таблица 2. Варианты заселения нор хищными млекопитающими в заказнике “Степной” Оконешниковского и Черлакского районов Омской области 12–15 мая 2011 г. на площади 510 км^2 (51000 га) при осмотре 140 норных убежищ

Вид хищника-хозяина норы	Типы нор, варианты заселения нор	Количество нор	
		Всего	%
Лисица	Выводковые	13	9.3
	Жилые (зверь-одиночка)	4	2.9
	Посещаемые	16	11.4
Корсак	Выводковые	10	7.1
	Жилые (зверь-одиночка)	4	2.9
	Посещаемые	7	5.0
Барсук	Выводковые	15	10.7
	Жилые (зверь-одиночка) либо регулярно посещаемые	21	15.0
	Редко посещаемые	14	10.0
Енотовидная собака	Жилые (зверь-одиночка)	2	1.4
Степной хорек	Выводковые	2	1.4
Барсук и лисица	Жилые одновременно для обоих хищников	2	1.4
Барсук, жилые норы	Посещаемые лисицей	2	1.4
	Посещаемые корсаком	3	2.2
Корсак, жилая нора	Посещаемая барсуком	1	0.7
	Посещаемая лисицей и барсуком	1	0.7
Лисица и барсук	Посещаемые	4	2.9
Нежилые норы		19	13.6
Всего нор		140	100.0

вотным, посещаемая, не посещаемая. При отсутствии карточек данные о норах фиксировали в многолетних полевых журналах.

Учетные площадки закладывали в типичных биотопах, все норы осматривались, что повышало точность экстраполяции учетных показателей на большую площадь. При поисках нор применяли челночный маршрутный учет в степных биотопах на машине или пешком. Ширина учетной ленты составляла 70–100 м. В лесу работа проводилась пешком с шириной трансекты 10–20 м. Использовали данные опросов охотоведов, егерей, охотников, пастухов, фермеров. Во всех регионах помощь в работе оказывали зоологи Центров санэпиднадзоров (санитарно-эпидемиологических станций), предоставляя транспорт и осваивая методику весенне-летних учетов хозяев нор для работы в природных очагах бешенства. При работе на площади больше 50 км^2 обычно использовали транспорт. Но отсутствие транспорта или невозможность его применения в условиях бездорожья не являлись препятствием для проведения учетов.

Норы – это долговременные сооружения, существующие на протяжении столетий (Кучерук, 1983). В первый год работы обнаружение нор и определение видовой принадлежности хозяев их хозяев вызывали большие трудности. Найденные норы с присвоенными номерами наносили на карту. В последующие годы учет проводили значительно быстрее. При обнаружении новых нор нумерацию продолжали. Хорошо налаженный учет, с точной картографической привязкой убежища в первый год работы, в последующем не требовал больших затрат времени и материальных средств. Это подтверждалось нашими работами в Омской обл. (26 лет), Забайкалье (8 лет), Алтайском крае (4 года), Саратовской обл. (3 года) (табл. 1). Это же подтверждалось непрерывными полевыми исследованиями Шибанова (Барбаш, Шибанов, 1980; Шибанов, 1989) в Новосибирской обл. в 1965–1987 гг. в течение 22 лет, в том числе два года с нашим участием (табл. 1).

После того как норы были обнаружены, мы определяли плотность популяций, абсолютную численность, изучали пространственное распределение и удаленность поселений хищников от населенных пунктов, выполняли обоснование тактики оральной вакцинации в очагах бешенства.

Количество “отнорков” (лазов) у норного убежища колебалось от 1 до 30–40. Все соединенные между собой под землей лазы учитывали как одну “нору”. Количество лазов, их размер и конфигу-

рация не всегда достоверно указывали на видовую принадлежность хозяина норы, поскольку от сезона к сезону и даже в течение одного весенне-летнего сезона хозяева нор могли меняться.

Признаки выводковой норы лисицы, корсака, волка. Возле норы наблюдались щенки. Обнаруживались экскременты молодняка, много экскрементов взрослых животных, остатки пищи (кости, перья, клочки шерсти и др.). У логова волка ощущался запах мочи и гнили, в разные стороны расходились тропинки, на них были видны следы и лёжки волков. В норах лисицы и корсака ощущался запах аммиака. Около выводковых нор наблюдалось много маленьких ямок – "покопов" ("пороев") щенков. Около нор подрастающие щенки вытаптывали во время игр "точкй" – ровные площадки. Выводковые убежища этих видов хорошо различались по размеру экскрементов взрослых животных. Экскременты взрослой лисицы – это "колбаски" толщиной 1.5–2 см. Длина сегментов от 3 до 10 см, в среднем 7 см. Сегменты плотно обтянуты пленкой слизи, иногда с перетяжкой. Свежие экскременты темно-оливкового цвета, при высыхании белесого или землистого. Экскременты лисят толщиной от 0.8 до 1.5 см в зависимости от возраста (Гептнер и др., 1967). К середине лета помет лисят достигал размеров помета взрослого корсака (1 см), к концу лета превосходил его (1.5 см). Помет взрослого корсака – небольшие "колбаски", состоящие обычно из шерсти грызунов, толщиной 0.7–1 см.

По размеру экскрементов взрослых особей (число нор лисицы $n = 934$ и число нор корсака $n = 1312$) можно было определить, принадлежит нора лисице или корсаку. Однако к июлю–августу размеры и внешний вид экскрементов лисят и взрослых особей корсака становились неразличимым, что затрудняло учеты в эти месяцы и являлось основанием рекомендовать проводить учеты в конце весны или в начале лета. Волчьи экскременты по размеру соответствовали экскрементам крупной собаки. Экскременты всегда содержали непереваренную шерсть, кости и перья (число нор $n = 18$). Обычно экскременты были черного цвета, т.е. волк ел мясо.

Норы лисиц повсеместно обнаруживались как в открытой степи, так и в густых и разреженных лесах. В ряде регионов страны лисьи выводковые убежища устраивались на распаханных территориях в старых скирдах соломы (Воронежская обл., число нор $n = 18$), в нагромождениях спиленных деревьев, оставленных после лесозаготовок (Алтайский край, $n = 2$; Волгоградская обл., $n = 2$; Омская обл., $n = 6$). Норы выкапывались на месте подвалов домов, разрушенных деревень, в канавах. Одна нора была обнаружена в старой ирригационной трубе. Лисицы и енотовидные собаки выкапывали норы в придорожных кустарниках и на могилах старых и действующих сельских кладбищ. Осмотр таких территорий был обязателен при учете численности хищников. Барсуки для выведения потомства такими убежищами (за исключением устройства нор на кладбищах) не пользовались.

Корсаки устраивали норы только на открытой степной территории или восстанавливали распаханное убежище только в первый год после распашки целины. Нами в Забайкалье и в Омской обл. зафиксировано всего 5 нор корсаков, выкопанных в первый год. Они всегда имели один треугольный отнорок с овальными краями размером в среднем 19 × 23 см. Выбранную из норы почву корсак разравнивал вокруг входа, и она не выделялась на фоне ровной степной поверхности. На второй год количество отнорков увеличивалось до 2–3. Корсак пользовался норами в течение всего года. В Забайкалье и в Омской обл. мы фиксировали, что если нора, в которой поселялась семья корсаков, имела весной и летом несколько отнорков, то в декабре–январе зверьки очищали от снега только один вход (количество наблюдаемых нор $n = 5$). В Омской обл. нами зафиксированы 4 лисьи норы, выкопанные в первый год наблюдений. Отнорок в этих убежищах всегда был один овальной формы размером 32 × × 36 см. Зимой лисицы в 9 норах, осмотренных нами в Омской обл., не жили и начинали расчищать по одному входу только к концу зимы. По свидетельствам пяти охотников лисицы в Омской области укрывались в норах только в сильные морозы. Расчищать по одному входу в норах звери начинали после окончания гона в конце марта, начале апреля.

При проведении учетов мы выявили (среди лисьих нор) три норы, которые каждый год в течение трех лет оказывались поврежденными при проведении сельскохозяйственных работ (распахивании) и которые каждый год лисицы восстанавливали. Норы корсаков на распаханных полях никогда не обнаруживались. Для лисиц устройство выводковых нор в кустарниках и лесных биотопах было нормой. Из 1312 нор корсаков (табл. 1) только две норы в Забайкальском крае и в Омской обл. были обнаружены около кустов и у леса. В Забайкальском крае корсаки, лисицы и барсуки почти всегда поселялись в старых норах (бутанах) тарбаганов (*Marmota sibirica* Radde 1862), что обеспечивало сохранение бутанов от разрушения, поскольку сами тарбаганы уже многие десятилетия, до начала нашей работы, обнаруживались в этом регионе крайне редко и только на границе с Монголией. В Республике Горный Алтай все выводки корсаков и лисиц обнаруживались в норах серого сурка (табл. 1). Экскременты сурков разного возраста по размерам и конфигурации были похожи на экскременты хищников. Но экскременты сурков состояли из раститель-

ных остатков, а экскременты хищников – из шерсти, перьев, костей. Чтобы определить, какие норы в этом регионе принадлежали лисице, какие – корсаку, около обнаруженных нор приходилось растирать камнями экскременты и определять их содержимое. Хищников, отлавливали капканами № 1, обтянутыми резиной для смягчения травм ног, и после определения вида выпускали. Маленькие лисята и корсачата очень походили друг на друга, но различались цветом кончика хвоста: у лисят он светлый, а у корсачат – темный.

Выводки волков мы обнаруживали в расширенных норах барсуков и лисиц либо в норах, отрытых этими хищниками самостоятельно, на участках с ровной поверхностью, в густом сосняке или березняке, либо на небольших холмах, поросших соснами (Забайкалье), в заросших ямах (Хабаровский край), под корнями деревьев на гривах среди болот (Омская обл.). Выводки могли также встречаться среди сплошных полей на заросших склонах оврагов (Воронежская обл.), в открытых степных и полупустынных ландшафтах в глубине больших лесных насаждений (Волгоградская и Астраханская области). Источники воды находились обычно не дальше 200–300 м от выводкового убежища. Однако эта, верная в целом, закономерность подтверждалась не всегда. Две выводковые норы волков были обнаружены нами на расстоянии 5 и 6 км от ближайших источников воды (Цасучейский бор в Забайкальском крае).

Жилые убежища лисиц и корсаков – это норы, заселенные одиночными животными. Здесь не было экскрементов молодняка и вытоптанных площадок для игр. Видовая принадлежность нор (до отлова зверей) определялась по одному-двум свежим или расчищенным отноркам, относительно свежим экскрементам взрослых животных и по их следам на мягком грунте либо по результатам визуальных наблюдений за убежищами.

Посещаемые убежища лисицы и корсака определялись по небольшому количеству “старых” экскрементов взрослых зверей, по отсутствию дорожек и слабо примятой травы у нор. Выбросы грунта из нор были старые.

Признаки выводковых убежищ барсуков и енотовидной собаки. Около этих нор, в отличие от нор лисицы, корсака и волка, всегда было чисто и из отнорков не пахло аммиаком и гнилью. Не было экскрементов и остатков пищи. У входов в чистые отнорки животные выгребали для просушки старую траву и листья. Зеленая трава вокруг нор была примята играющим молодняком, от отнорков расходились четкие тропинки: на поле, в лес, к водоему. Слева и справа от дорожек в небольших ямках находились “уборные” этих хищников с кучками экскрементов. Расстояние от отнорка до “уборной” составляло от двух до нескольких десятков и даже сотен метров и на видовую принадлежность животного достоверно не указывало, как это утверждалось в других публикациях, отражающих специфику поселений в Воронежском заповеднике, в Татарстане и Мордовии (Иванова, 1963; Горшков, 1969; Бородин, 1981). По сторонам от этих тропинок, на значительном протяжении встречались кормовые “покопы” взрослых животных. В помете того и другого видов часто обнаруживался хитин насекомых. По размеру экскрементов можно было ориентировочно определить возраст животных. Указание на то, что “в отличие от барсука енотовидная собака не зарывает кучки своих экскрементов” (Варнаков, Мирутенко, 2013 с. 17), ошибочно. По нашим наблюдениям, барсук во всех регионах нашей работы тоже никогда не зарывал свои “туалеты”. Подробные особенности биологии барсуков отражены в ряде фундаментальных работ по изучению этих животных (Соловьев, 2008; Сидорчук, Рожнов, 2010, 2018; Рожнов и др., 2014; Рожнов, Сидорчук, 2016; Neal, 1948; Roper, 2010). Выводки барсука всегда устраивались в норах, которые, как и норы лисиц, могли располагаться в разных биотопах. Эти убежища находились как на абсолютно ровной степной территории, так и на склонах гор, оврагов, в лесах, на территории нежилых деревень и посещаемых людьми или не посещаемых кладбищ. Однако енотовидная собака, в отличие от барсука, дополнительно устраивала гнездовые убежища в корнях деревьев и, как лисица, в кучах хвороста, а также в копнах старой соломы (Волгоградская обл., количество нор $n = 4$). Ее выводковые убежища устраивались также в зарослях тростника (Забайкальский край, $n = 3$) или кустарников (Хабаровский край, $n = 3$). Большинство литературных источников, характеризующих экологию барсуков (Гептнер и др., 1967; Машкин, 2007; Neal, 1948; Roper, 2010), указывали на то, что животные устраивали выводки недалеко от воды. В отношении барсуков, как и волков, эта в целом верная закономерность иногда не подтверждалась (Агинские степи в сухие годы и Цасучейский лесной бор в Забайкальском крае). Для обнаружения выводков хищников один раз мы использовали привитую от бешенства собаку. В Воронежской обл., в ходе наших учетов, свободно бегущая собака задавила лисенка с подтвержденным впоследствии диагнозом бешенства (Сидоров и др., 1998). При работе с собакой желательно держать ее на поводке.

До начала наших исследований в пионерных публикациях (Иванова, 1963; Горшков, 1969) и у авторов, опирающихся на эти работы (Варнаков 2011; Варнаков, Мирутенко, 2013), указывалось, что выброс земли из “отнорков” енотовидной собаки веерообразный, а у барсука удлиненный и может быть устроен в виде лотка. У лисицы и корсака перед входом в нору выброс земли веерооб-

разный, как у енотовидной собаки. У барсука ширина выброса земли у входа в “отнорок” около 30 см, у енотовидной собаки и лисицы 15–20 см. Мы придерживаемся такого же мнения, что эти признаки указывают на хозяина норы, заселившего ее. Но, согласно опыту нашей работы, хищники любого вида могли заселять нору, оставленную хищниками любого другого вида. Поэтому характеристика выбросов, на которую опирались наши предшественники и их последователи, часто оказывалась не достаточной для определения видовой принадлежности хозяина убежища. Достоверным указанием на видовую принадлежность хозяина являлся наблюдаемый у норы молодняк, обнаружение отпечатков лап или выпавших волос животного. Окраска волос барсука серебристо-серая, реже буровато-серая с серебристым оттенком. Выпавшие у норы волосы барсука обязательно имели элемент чисто белой окраски. Это отличало их от выпавших волос енотовидной собаки, окрашенных в буроватый или серебристо-палевый цвет. Такую дифференциацию волос приходилось проводить в Тульской и Воронежской областях (количество нор $n = 6$).

Жилые или регулярно посещаемые взрослыми животными норы барсука и енотовидной собаки. От выводковых убежищ их отличить было сложно, особенно если учет проводился в конце июня. Такие норы у барсуков располагались обычно на расстоянии не дальше 0.5 км от выводковых убежищ. От этих нор, так же как и от выводковых, отходили четкие тропинки, по бокам от которых располагались туалеты, прокопы взрослых животных и содранный в поисках беспозвоночных дерн. Непосредственно около норы трава была вытоптана меньше, чем около выводковых убежищ.

Редко посещаемые убежища барсука и енотовидной собаки. От нор отходили слабо выраженные тропинки, вдоль них встречались туалеты животных. Трава была слабо примята. У барсуков такие норы обнаруживались обычно на расстоянии больше 0.5 км от выводковых убежищ. Видовая принадлежность хозяина норы определялась по отпечаткам лап или на основании информации от местных жителей (охотоведов, пастухов, егерей, охотников, фермеров).

Непосещаемые норы. У норы отсутствовали выбросы свежего грунта, отнорки зарастали травой. Следы жизнедеятельности животных отсутствовали. Такие норы всегда учитывались и нумеровались для работы с ними в последующие годы.

Учеты на площадке 50 км^2 с уже известными норами занимали 4–5 часов. Отработанную ранее площадку размером 150–200 км^2 в степи или в лесостепи, даже с поиском вновь выкопанных убежищ, при наличии транспорта, можно было осмотреть за два дня. Число новых нор, выявленных на хорошо обследованных ранее площадках, бывало невелико. Этим норам присваивался очередной порядковый номер, и они всегда осматривались в следующие сезоны.

После выявления всех выводковых нор, принадлежащих разным видам хищников, определяли среднее количество щенков каждого вида путем визуальных наблюдений или при опросе пастухов и фермеров. Использовались данные литературы о размерах выводков применительно к региону работы. Общее количество животных на учетной площадке определялось из расчета того, что на каждую нору с выводком приходились две взрослые особи и несколько молодых. В южных районах Западной Сибири в выводке волка обычно учитывалось 7 детенышей, в выводке лисицы 5, в выводке корсака 6, в выводке енотовидной собаки 7, в выводке азиатского барсука 2 (Гептнер и др., 1967; Сидоров и др., 2007, 2009). Учитывались также одиночно живущие звери. Показателем плотности популяции служило количество хищников, рассчитанное на 10 км^2 (1000 га). При проведении таких учетов в охотничьих угодьях материалы, характеризующие плотность популяций хищников, экстраполировались на территорию всего угодья или административного района. Специалисты, помогающие проводить учеты численности хищников, при необходимости привлекались к проведению оральной вакцинации диких животных антирабическими вакцинами в природных очагах бешенства. Материалы выполненных нами учетов были использованы при проведении аналогичной работы на территории Омской обл. (Околелов и др., 2008) и были предложены для использования в Республике Тыва (Полещук и др., 2016).

Результаты выполненных исследований по определению видовой принадлежности хозяев убежищ мы предлагали использовать при разработке национальной программы по борьбе с природными очагами бешенства.

Таким образом, была уточнена методика определения видовой принадлежности природных хозяев вируса бешенства при весенне-летнем осмотре нор лисицы, корсака, барсуков, енотовидной собаки, корсака, волка. Указано на ряд данных, которые искажали реальную численность хищников. Эти неточности на протяжении многих десятилетий переходили и продолжают переходить из одной публикации в другие и попадают в Интернет.

Для проведения такой работы не представлялось возможным составить дихотомическую таблицу различий признаков осматриваемых убежищ. Четко между собой различались только норы лисицы, корсака и волка по наличию экскрементов и остатков пищи около убежищ, а также норы барсуков и енотовидной собаки по отсутствию загрязнений вокруг норы. Убежища лисиц, корса-

ков, волков могли поочередно занимать разные виды хозяев, и достоверно определить видовую принадлежность хозяев можно было только в мае–начале июня по размеру экскрементов молодняка и взрослых особей. Убежища барсуков и енотовидной собаки достоверно различались между собой только по отпечаткам лап и по окраске выпавших волос. Для определения видовой принадлежности хозяев убежищ в каждом конкретном случае необходимо было использовать комплекс признаков. Проведение первичного учета – выявление и картографирование территориального распределения нор – очень трудоемкая работа. В последующем такую работу можно проводить на протяжении многих лет без больших материальных затрат и в относительно короткие сроки.

Откорректированную методику рекомендуется применять для оперативного учета относительной и абсолютной численности основных природных распространителей вируса бешенства и анализа их внутривидовых и межвидовых биотических отношений. В природных очагах бешенства методику можно использовать в периоды оральной вакцинации диких плотоядных животных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность заведующему кафедрой эпидемиологии Иркутского государственного медицинского университета А.Д. Ботвинкину и охотоведу республиканского заказника “Степной” А.Н. Скрепкареву за многолетнее участие в совместной полевой работе по учету численности животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барбаш Л.А., Шибанов В.В., 1980. Экология барсука, корсака и лисицы в Северной Кулунде // Труды Биологического ин-та АН СССР. Вып. 37. С. 197–216.

Бондарев А.Я., Дежкин А.В., Павлов П.М., 2016 О методах учета численности барсуков // Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных России и сопредельных территорий. Материалы II Международной, VII Всероссийской науч.-практ. конф. Балашиха: Российский гос. аграрный заочный ун-т. С. 42–47.

Борисова Я. Учет жилых нор барсука, лисицы, енотовидной собаки на территории [Электронный ресурс] Режим доступа: https://pandia.ru/text/78/311/31422.php. Дата обновления 19.04.2021

Бородин А.Л., Бородин П.Л., 1978. Количественный учет хищников – норников (барсук, лисица) в Мордовском заповеднике // Доклады Московского общества испытателей природы (зоология и ботаника, за I полугодие 1976 г.). М.: Московское общество испытателей природы. С. 37–40.

Бородин П.Л., 1981. Распределение и учет барсука, лисицы и енотовидной собаки в Мордовском заповеднике // Эколого-фаунистические исследования в заповедниках. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 58–69.

Ботвинкин А.Д., 1992. Особенности эпидемиологии гидрофобии и экологии вируса бешенства в условиях преобладания очагов природного типа. Автореф. дис. ... докт. мед. наук. М.: РАМН НИИ вирусологии им. Д.И. Ивановского. 58 с.

Ботвинкин А.Д., Савицкий В.П., Сидоров Г.Н., Мальков Г.Б., Грибанова Л.Я., Бутина В.А., 1980. О природной очаговости бешенства в Восточном Забайкалье // Современные методы изучения природно-очаговых инфекций. Л.: ОмСХИ. С. 52–61.

Варнаков А.П., 2011. Мониторинг численности енотовидной собаки и других норных зверей – основных переносчиков бешенства // Ветеринария. № 8. С. 32–37.

Варнаков А.П. Мирутенко В.С., 2013. Методические рекомендации по учету численности енотовидной собаки. М.: Товарищество научных изданий КМК. 22 с.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г., 1967. Млекопитающие Советского Союза (морские коровы и хищные). Т. 2. Ч. 1. 1002 с.

Горшков П.К., 1969. К методике количественного учета барсука, енотовидной собаки и картирования их нор // Естественная производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. Материалы Всесоюз. науч.-произв. конф.: в 2 ч. Ч. 2. Киров. С. 234–236.

Иванова Г.И., 1963. Опыт учета в Воронежском заповеднике лисицы, барсука и енотовидной собаки // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М.: Изд-во Акад. наук СССР. С. 164–167.

Кучерук В.В., 1983. Норы млекопитающих их строение, использование и типология // Фауна и экология грызунов. Вып. 15. М.: МГУ. С. 5–54.

Макаров В.В., 2018. Современные представления о бешенстве // Вестник охотоведения. Т. 15. № 3. С. 215–227.

Макаров В.В., Гулюкин А.М., Гулюкин М.И., 2015. Бешенство: естественная история на рубеже столетий. М.: ЗооВетКнига. 121 с.

Мальков Г.Б., 1971. Программа и методика зоологической работы в природных очагах бешенства // Вопросы инфекционной патологии. Природно-очаговые болезни: Материалы юбилейной науч. конф. НИИПИ. Омск: ОмСХИ. С. 117–123.

Мальков Г.Б., Грибанова Л.Я., 1978. Дикие млекопитающие – носители вируса бешенства на территории СССР // 2 съезд Всероссийского териологического общества. М.: АН СССР. Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова. С. 132–134.

Машкин В.И., 2007. Биология промысловых зверей России. Учебное пособие. 2-е изд., переработанное и дополненное. Киров: Вятская ГСХА. 424 с.

Машкин В.И., 2013. Методы изучения охотничьих и охраняемых животных в полевых условиях: Учебное пособие. СПб.: Лань. 432 с.

Околелов В.И., Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., Кузьмин И.В., Сидорова Д.Г., Колычев Н.М., Ерофеев Ю.В., 2008. Методические рекомендации для ветеринарных специалистов и органов местного самоуправления Омской области по профилактике бешенства Омск: ГП Омская обл. типография. 157 с.

Полещук Е.М., 2005. Морфофизиологические и биоценотические особенности лисицы (*Vulpes vulpes* L.) и корсака (*Vulpes corsac* L.) и их значение в циркуляции природноочаговых инфекций и инвазий на юге Западной Сибири (на примере Омской области). Дис. ... канд. биол. наук. Омск: ОмГПУ. 276 с.

Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., 2004. Динамика численности корсака в Омской области в 2000–2003 годах // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты. Екатеринбург. С. 183–184.

Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., 2006. Внутривидовые топические связи лисицы и корсака на территории Омской области // Материалы международной научно-практической конференции “Актуальные проблемы экологии и природопользования в Казахстане и сопредельных территориях” Т. 1. Павлодар. С. 352–353.

Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., 2020. Анализ особенностей эпизоотолого-эпидемической ситуации и риск заражения бешенством в Российской Федерации в начале XXI века // Проблемы особо опасных инфекций. № 4. С. 16–25.

Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., Сарыглар Л.К., Саая А.М., Монгуш А.О., Монгуш Р.М., 2016. Профилактика бешенства в условиях отгонно–пастбищного животноводства (на примере Республики Тыва). Методические рекомендации. Омск: Полиграфический центр КАН. 84 с.

Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., Сидорова Д.Г., Колычев Н.М., 2009. Бешенство в Российской Федерации // Информационно–аналитический бюллетень. Омск: ФБУН НИИПИ Роспотребнадзора, ФГОУ ВПО ОмГАУ. 48 с.

Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., Березина Е.С., 2013. Бешенство в Российской Федерации // Информационно-аналитический бюллетень. Омск: “Полиграфический центр КАН”. 64 с.

Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., Нашатырева Д.Н., Градобоева Е.А, Пакскина Н.Д., Попова И.В., 2019. Бешенство в Российской Федерации // Информационно-аналитический бюллетень. Омск: ООО “Издательский центр КАН”. 114 с.

Приклонский С.Г., 1973. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Труды Окского государственного заповедника. М.: Московский рабочий. Вып. 9. С. 35–62.

Рожнов В.В., Сидорчук Н.В., 2016. Поведенческая экология барсуков. Опыт сбора данных с помощью фотоловушек. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. 104 с.

Рожнов В.В., Сидорчук Н.В., Ерофеева М.Н., Маслов М.В., 2014. Репродуктивное поведение азиатского барсука (*Meles leucurus amurensis*) в Уссурийском заповеднике // Зоологический журнал. Т. 93. № 6. С. 778–785.

Сабдинова Д.К., 2005. Особенности экологии барсука (*Meles meles* L.) в Ишимской лесостепи Казахстана. Дис. ... канд. биол. Омск: ОмГПУ. 117 с.

Сабдинова Д.К., Сидоров Г.Н., 2003. Особенности территориального распределения барсука в лесостепи Северного Казахстана // Естественные науки и экология. Ежегодник. Вып.7. Межвузовский сборник научных трудов. Омск: ОмГПУ. С. 114–116.

Сдобников В.М., 1938. Материалы промыслово-биологической съемки в Арктике // Труды НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Серия “Промысловое хозяйство”. Л.: Главсевморпуть. Вып. 3а. 36 с.

Селимов М.А., 1978. Бешенство. М.: Медицина. 334 с.

Сидоров Г.Н., 1985. Хищные млекопитающие семейства собачьих и их значение в поддержании природных очагов бешенства в горных районах Южной Сибири. Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Биологический ин-т СО АН СССР. 199 с.

Сидоров Г.Н., 1995. Роль диких собачьих (Canidae) в поддержании эпизоотического процесса в природных очагах бешенства на территории России в связи с особенностями экологии этих животных. Дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: Институт экспериментальной ветеринарии Сибири и Дальнего Востока. 363 с.

Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., 1987. Корсак южной Сибири (*Vulpes corsac* L.) // Зоологический журнал. Т. 66. Вып. 6. С. 914–927.

Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., 2001. Численность и особенности распространения барсука на территории России // Итоги и перспективы териологии Сибири. Материалы 1 научной конференции. Иркутск: ИСХИ. С. 222–228.

Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., Грехов В.Г., 1979. Методический прием “капканные точки” и его использование для отлова и определения численности корсака при изучении природных очагов бешенства // Современные методы в изучении природноочаговых инфекций. Республиканский сборник научных работ. Л.: ОмСХИ. С. 134–140.

Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., Кузьмин И.В., 1998. Особенности поведения диких млекопитающих, инфицированных вирусом бешенства // Зоологический журнал. Т. 77. № 11. С. 1310–1316.

Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., Малькова М.Г., Красильников В.Р., 1992. Распределение, плотность населения, вероятность биоценотических контактов и степень синантропизации диких собачьих (Canidae) в природных очагах бешенства СССР // Зоологический журнал. Т. 71. Вып. 4. С. 115–130.

Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., Чернов С.М., 1989. Плотность населения лисицы, корсака енотовидной собаки и барсука в степях и лесостепях Сибири и Дальнего Востока // Всесоюзное совещание по

проблеме кадастра и учета животного мира. Тез. докл. Ч. 2. Уфа. С. 292–293.

Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Мишкин Б.И., Фролов К.В., 2007. Хищные звери Омской области. Териофауна Омской области – Хищные. Омск: ООО "Издатель-полигафист". 412 с.

Сидоров Г.Н., Кассал Б.Ю., Фролов К.В., Гончарова О.В., 2009. Пушные звери среднего Прииртышья (Териофауна Омской области). Под ред. Фисинина В.И. Омск: Наука. 808 с.

Сидоров Г.Н, Полещук Е.М., 2002. Корсак Омской области в XX–начале XXI веков // Териологические исследования. Вып. 1. Санкт–Петербург: Зоологический институт РАН. С. 115–124.

Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г., 2004. Природные очаги бешенства в России в XX–начале XXI веков // Ветеринарная патология. № 3 (10). С. 86–101.

Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г., 2019. Изменение роли млекопитающих в заражении людей бешенством в России за исторически обозримый период в 16–21 веках // Зоологический журнал. Т. 98. № 4. С. 437–452.

Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г., 2019а. Перепромысел диких псовых в 1990–1999 гг. в России как фактор снижения заболеваний животных бешенством в стране // Современные проблемы охотоведения: материалы национальной научно–практическая конференция с международным участием. Иркутск: ООО Мегапринт. С. 75–81.

Сидоров Г.Н., Савицкий В.П., Ботвинкин А.Д., 1983. Ландшафтное распределение хищных млекопитающих семейства собачьих (Canidae) как фактор формирования ареала вируса бешенства на юго-востоке СССР // Зоологический журнал. Т. 62. Вып. 5. С. 761–770.

Сидоров Г.Н., Савицкий В.П., Ботвинкин А.Д., Мальков Г.Б., 1979а. Размещение и динамика численности хищников семейства собачьих и их роль в распространении бешенства в южной части Восточной Сибири и Дальнего Востока // 10 Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней. Душанбе: Дониш. Т. 2. С. 215–217.

Сидоров Г.Н., Сидорова Д.Г., Колычев Н.М., Ефимов В.М., 2008. Эпизоотический процесс бешенства: роль диких млекопитающих, периодичность // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. № 12. С. 68–74.

Сидоров Г.Н., Сидорова Д.Г., Полещук Е.М., 2010. Бешенство диких млекопитающих на территории России в конце 20–начале 21 веков // Зоологический журнал. Т. 89. № 1. С. 26–36.

Сидорчук Н.В., Рожнов В.В., 2010. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: Товарищество научных изданий КМК. 122 с.

Сидорчук Н.В., Рожнов В.В., 2018. Суточная активность европейского барсука (*Meles meles*, Mustelidae, Carnivora) на поселениях в Дарвинском заповеднике и национальном парке "Мещера" (Россия) в летне-осенний период // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 3. № 2. С. 47–56.

Соловьев В.А., 2008. Биология и хозяйственное значение барсуков Вятско-Камского междуречья. Дис. ... канд. биол. наук Балашиха. Российский государственный аграрный заочный университет. 162 с.

Учет енотовидной собаки [Электронный ресурс] Режим доступа: http://ihunter.pro/posts/uchet-jivotnyih/298. Дата обновления 19.04.2021

Учеты и ресурсы охотничьих животных России, 2007. Под ред. В.И. Машкина. Киров: ВНИИОЗ РАСХН, ВГСХА. 302 с.

Формозов А.Н., 1932. Формула для количественного учета млекопитающих по следам // Зоологический журнал. Т. 11. Вып. 2. С. 65–66.

Харченко Н.Н., 1999. Экология и биоценотическая роль лисицы обыкновенной в экосистемах Центрального Черноземья: монография. Воронеж: Воронеж гос. пед. университет. 183 с.

Чиркова А.Ф., 1952. Методика и некоторые результаты учетов численности лисицы и корсака // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: АН СССР. С. 179–203.

Шибанов В.В., 1989. Барсук (*Meles meles* L.), корсак (*Vulpes corsac* L.) и лисица (*Vulpes vulpes* L.) Барабинско–Кулундинской низменности (экология, этология, биоценотическое и практическое значение). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Биологический ин-т СО АН СССР. 21 с.

Шевченко Л.С., Щербак Ю.Н., 1980. Экологические предпосылки формирования очагов бешенства природного типа в УССР // Вестник зоологии. № 4. С. 64–69.

Carey A.B., McLean A.D., 1983. The ecology of rabies: evidence of co-adaptation // Journal of Applied Ecology. V. 20. № 3. P. 777–800.

Khalaf M. Alanazi, Zdzislaw Jackiewicz, Horst R., 2019. Numerical simulations of spread of rabies in a spatially distributed fox population // Mathematics and Computers in Simulation. [Электронный ресурс] Режим доступа: semanticscholar.org›paper/Fields-of-Experts-Roth Дата обновления 19.04.2021

Murray J.D., Stanley E.A., Brown D.L., 1986. On the spatial spread of rabies among foxes // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences. V. 229. P. 111–150.

Neal E., 1948. The Badger. New naturalist monograph. London: Collins. V. 1. 155 p.

Roper T.J., 2010. Badger. London: Collins. 388 p.

Scott N.G., Selko L.F., 1939. A census of red foxes and striped skunks in Clay and Boone Counties // Journal of Wildlife Management. V. 2. № 3. P. 92–98.

DETERMINATION OF THE SPECIES IDENTITY OF BURROW HOSTS AND THE SPRING-SUMMER COUNTS OF THE NUMBERS OF CARNIVOROUS MAMMALS (CARNIVORA) IN NATURAL FOCI OF RABIES

G. N. Sidorov[1, 2, *], E. M. Poleshchuk[1, **], D. G. Sidorova[3, 4, *]**

[1]*Omsk Research Institute of Natural Focal Infections of the Rospotrebnadzor, Omsk, 644080 Russia*
[2]*Omsk State Pedagogical University, Omsk, 644099 Russia*
[3]*P.A. Stolypin Omsk State Agrarian University, Omsk, 644008 Russia*
[4]*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041 Russia*
**e-mail: g.n.sidorov@mail.ru*
***e-mail: e-poleschuk@yandex.ru*
****e-mail: dg.sidorova@omgau.org*

The existing methods for determining the species identity of shelter owners and for counting the numbers of natural hosts of the rabies virus (the fox, the corsac, two species of badgers, the raccoon dog, and the wolf) were improved during a spring-summer inspection of burrows of these predators. Field-work was carried out in 1976–2011 at 42 registration sites with a total area of 3582 sq. km in natural foci of rabies within 14 administrative territories of the Russian Federation: the Amurskaya, Astrakhan, Bryansk, Volgograd, Voronezh, Novosibirsk, Omsk, Saratov and Tula regions, the Altai, Trans-Baikal and Khabarovsk provinces, in the Tuva Republic and the Republic of Altai. Altogether, 111 counts were carried out, with 3920 burrows of these animals examined. As burrows built by individuals of one species could later be used or reconstructed and used by other species, it was not possible during the research to compile a dichotomous key to differences in the characters of the actual use of a particular shelter by a certain species in a given year. The exceptions are the sizes of fox and corsac burrows dug by these predators in the first year of their settlement. Only the fox, corsac and wolf burrows were clearly distinguished from each other by the presence of excrement and food debris at their shelters, in contrast to the uncontaminated burrows of badgers and raccoon dogs. Burrows of foxes, corsacs and wolves could alternately be occupied in following years by various host species. It was possible to reliably identify the species of the predator that settled in the shelter only in May to early June by the size of the excrements of young and adult animals. The shelters of the badger and raccoon dog, when one species replaced the other in a burrow, differed reliably only in paw prints and the color of the hair that fell off. For the species identification of the owners of shelters in each particular case, it is necessary to use a set of key characters. When conducting primary counts, it is extremely laborious to identify and map the territorial distribution of burrows. But a high-quality registration of burrow owners carried out n the first year of research allowed for following registrations subsequently for many years to be reproduced with low material and time costs. This corrected methodology is recommended for usage both in the operational counting of the relative and absolute numbers of the main natural distributors of the rabies virus and in analyzing their intra- and interspecific biotic relationships. In natural foci of rabies, this technique allows for not only the numbers of predators to be counted, but also their territorial distributions and concentrations near burrowing shelters to be revealed, this being important when carrying out oral vaccinations of predators against rabies.

Keywords: fox, raccoon dog, corsac, badger, wolf, predator hideouts

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 9, с. 1078–1080

ПОТЕРИ НАУКИ

ПРОФЕССОР ВИНФРИД ЛАМПЕРТ – ЭПОХА В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЛИМНОЛОГИИ

© 2021 г. В. Р. Алексеев*

Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

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

DOI: 10.31857/S0044513421090038

Профессор Винфрид Ламперт (Winfried Lampert) (рис. 1) ушел из жизни 6 марта 2021 г. Вместе с ним завершилась целая эпоха экспериментальных исследований в лимнологии. С российской наукой его связывали не только формальные отношения как почетного зарубежного члена Гидробиологического общества при РАН и лауреата памятной медали профессора Г.Г. Винберга, но и хорошее знание достижений российской науки в области планктонологии, а также личная дружба со многими выдающимися деятелями отечественной науки.

Винфрид Ламперт родился 20 сентября 1941 г. в городе Оппельне (современная Польша), откуда его семья вынуждена была уехать на юг Германии в связи с приближением фронта в 1944 г. До поступления в Университет города Фрайберг Ламперт успел поработать в типографии этого города и навсегда сохранил интерес и уважение к издательской деятельности. Эти качества с блеском у него проявились на посту главного редактора журнала Archiv für Hydrobiologie, впоследствии с 1 января 2007 г. им преобразованном в Fundamental and Applied Limnology. В период руководства Лампертом этот журнал входил в число изданий первой квартили в этой области науки.

После окончания Фрайбургского Университета Ламперт начал свои исследования на базе Института рыбного хозяйства в городе Констанц, в районе Боденского озера, а в 1971 г. защитил диссертацию (Lampert, 1971), посвященную систематике, биологии и популяционной динамике сиговых рыб рода *Coregonus* в водохранилище Шлухзе. Именно там Ламперт впервые всерьез заинтересовался маленьким рачком рода *Daphnia*, который играет важнейшую роль в трансформации энергии от фотосинтезирующих водорослей рыбам. Довольно быстро, в возрасте 36 лет Винфрид Ламперт защитил вторую диссертацию, которая в Германии носит название “хабилитационной”, а по сути соответствует докторской диссертации в России, на тему “Исследование углеродного баланса *Daphnia pulex* в зависимости от условий окружающей среды”. По признанию самого Ламперта во многом столь быстрому переходу от ихтиологии к биологии ветвистоусых рачков как важнейшего звена трофической пирамиды пресноводных водоемов способствовало его участие в конгрессе International Society of Limnology (SIL), проходившем в 1972 г. в Ленинграде под руководством профессора Г.Г. Винберга, в те годы – одного из руководителей международной биологической программы в континентальных водоемах.

Рис. 1. Профессор Ламперт на Юбилейной конференции памяти Винберга, С.-Петербург, Россия, октябрь 2005.

К профессору Винбергу и в целом ко вкладу российской науки в изучение продуктивности лимнических систем Винфрид Ламберт всегда испытывал искреннее уважение и интерес. Поэтому неслучайно в октябре 2005 г. он принял приглашение Гидробиологического общества при РАН и участвовал с докладом в юбилейной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Винберга. После этого, в 2006 г. на съезде Гидробиологического общества он был избран иностранным членом ГБО и стал первым зарубежным лауреатом памятной медали Винберга, присуждаемой за выдающиеся достижения в области продукционной гидробиологии.

После хабилитации в 1977 г. молодой соискатель профессорского звания был принят во Франкфуртский университет имени Иоганна Вольфганга Гёте в качестве лектора, а в 1980 – организовал исследовательскую группу в составе небольшого Института лимнологии, созданного после Второй мировой войны Обществом Макса Планка на базе первой гидробиологической станции Германии в городе Плён. В 1984 г. он стал директором этого учреждения и немало способствовал его превращению во всемирно известный международный исследовательский центр. В это время он уже ясно понимал, как важно для развития такой преимущественно полевой науки как лимнология проведение хорошо организованных экспериментов для выяснения и количественной оценки роли различных факторов в функционировании сложных озерных систем.

Получив как новый директор Института Макса Планка традиционный аванс, Винфрид Ламперт пришел к президенту этого общества с необычной для биолога идеей – создать лабораторную установку, воспроизводящую условия в озере с контролируемыми температурой, миграционным поведением организмов, количеством и качеством пищи, световыми условиями и так далее. Проект, условно названный им Лимнобашня (Limno-tower), представлял собой трубу из нержавеющей стали высотой 11 м и диаметром 1 м. К ней примыкали элементы охлаждения и подогрева, позволявшие воссоздать температурный градиент, аналогичный тому, что встречается в озерах в летний период. Была предусмотрена также встроенная система отбора проб за счет деятельности микронасосов и особых ловушек по горизонтам через каждые 30 см. По рассказу самого Ламперта, президентом общества Макса Планка в Мюнхене в то время был специалист в области физики. Увидев новый проект, он воскликнул: “Я и не подозревал, что в вашей области могут использоваться такие сложные и дорогие приборы” и немедленно подписал сам проект и одобрил финансирование строительства двух таких установок. “Если бы я знал”, – сетовал Ламперт впоследствии, – “что это пройдет так легко, я бы заказал строительство не двух, а четырех башен!”

Однако и без этого появление необычного и, пожалуй, самого мощного в истории лимнологии исследовательского экспериментального инструмента прославило новый институт системы Макса Планка во всем мире. У ученых появилась возможность экспериментально проверять и изучать такие сложные поведенческие феномены, как суточные вертикальные миграции гидробионтов, оценивать пищевой баланс организмов в реальном времени и анализировать многие другие аспекты лимнологии, о которых прежде можно было только догадываться. Одна из таких догадок, высказанная еще в 30-е годы советским профессором М.М. Кожовым, – что рыбы являются триггером вертикальной миграции зоопланктонных организмов. Какие только причины, определяющие вертикальные миграции, не высказывались в литературе на протяжении XX века, а экспериментальное доказательство гипотезы Кожова было получено именно в Плёне.

Природные популяции дафний вследствие клональной изменчивости и высокой чувствительности к изменению пищевых условий весьма сложны для экспериментальной работы. Ламперт добился того, чтобы они стали идеальным модельным объектом для экспериментов в лимнологии. Наиболее трудно воспроизводимое в экспериментах равенство трофических условий достигалось высоким и постоянным качеством культивирования водорослей *Scenedesmus obliquus* и точной дозированной их подачей перистальтическими насосами с одинаковой скоростью в проточные сосуды с выращиваемыми экспериментальными животными. Температурно-фотопериодические режимы в опытах были тоже высокоточно контролируемыми параметрами. Наряду с лимно-башнями контроль за условиями в экспериментах в термобоксах вели как их участники, так и вышколенный Лампертом высококвалифицированный технический персонал.

Не будет преувеличением сказать, что нигде в мире не существовало ничего подобного для обеспечения высококачественных экспериментов в лимноэкологии, и Плён почти на 20 лет стал Меккой для исследователей экологии озерного планктона. Здесь бывали и подолгу работали М. Линч, З. Гливич, А. Гиляров, Б. Демот, Й. Пьяновска, Л. Вейдер, А. Дункан, Ю. Соммер, Н. Йоргенсен, П. Ларсен, Дж. Ханей, П. Давыдович и другие ученые, трудами которых во многом написана современная лимнология.

Несмотря на несомненный организаторский талант, проявившийся в создании исключительного по эффективности исследовательского центра, сам Ламперт основной своей задачей считал поиск, привлечение и поддержку талантливых

людей. Этот поиск велся им непрерывно, начиная с самой начальной ступени, – студентов, которые из университетов всей Германии, а также других стран мира стремились попасть на дипломную практику или в аспирантуру в Плён. Не считаясь с затратами, Ламперт приглашал весьма большое количество претендентов на месяц в Институт, где поручал им выполнение сходных по сложности заданий и по окончанию этого срока отбирал немногих лучших, которые начинали свою научную карьеру в Институте лимнологии Макса Планка. Ламперт лично посещал очень многие научные конференции и приглашал заинтересовавших его докладчиков в Плён, сперва ненадолго, а затем – иногда и в штат, который был на удивление невелик и состоял из действительно выдающихся продуктивных исследователей. Основу коллектива по численности всегда составляли молодые ученые – студенты, аспиранты и приглашенные на несколько месяцев исследователи практически из всех стран мира. Очень многие ныне активно работающие в науке гидробиологи (а за время работы Ламперта через его Институт прошло, по его словам, несколько тысяч человек) хранят в своей памяти как заветный эталон научной деятельности время, проведенное в Плёне.

Для молодых исследователей считалось большой честью стать соавтором статей с Лампертом, который никогда не соглашался просто приписать свою фамилию, пусть даже и в конце списка авторов. Полный список публикаций Винфрида Ламперта в Google Scholar (2021) содержит 222 наименования. Для некоторых из них, например для описания концептуальной PEG-модели лимнической экосистемы (Sommer et al., 1986), количество ссылок превышает две тысячи, а общее количество ссылок на его публикации приближается в настоящий момент к двадцати тысячам и, несомненно, будет увеличиваться с течением времени. За свои заслуги в изучении лимнологических систем помимо памятной медали Винберга Винфрид Ламперт в 1995 г. был награжден медалью Науманн-Тинемана, а в 2012 получил премию Редфильда от Ассоциации Наук Лимнологии и океанографии.

Весьма примечательна была организация научного процесса в Плёне. Склад оборудования и реактивов не имел заведующего. Все им пользовались без каких-либо согласований, и единственное, о чем просила надпись на двери, – занести в журнал, если замечалось исчерпание какого-либо ресурса. На следующий день после записи как по волшебству этот ресурс возобновлялся. Рано утром в институт приходили директор, а также лаборанты и техники. Ламперт до двух часов никого не принимал, занимаясь исключительно редакторской работой. Обслуживающий персонал настраивал приборы и готовил экспериментальные среды и культуры. К моменту прихода ученых все уже было готово к немедленной работе. Пожалуй, единственный ресурс, который экономился и ценился здесь превыше всего, – время эффективной работы исследователей. При этом никто не следил и не отмечал рабочие часы ученых, но каждый, кто попадал в этот рай для экспериментаторов, понимал, что, в отличие от библейского рая, время нахождения здесь конечно.

В личном общении Винфрид был очень простым человеком и проявлял легкую самоиронию, которая нередко отличает действительно крупных незаурядных людей. Одну из последних своих больших работ – монографию о дафнии как модельном объекте в лимнологии (Lampert, 2011) – он открывает забавным рассказом о начале своей работы в Плёне.

В день официального выхода Ламперта на пенсию многочисленные ученики и сподвижники устроили прощальный концерт в его честь, а он в ответ рассказал о своей научной карьере – от студента-практиканта в Институте рыбного хозяйства Германии на Боденском озере до директора Института Макса Планка. Главным напутствием молодым коллегам стали его заключительные слова “Без боязни принимайте все вызовы и используйте все шансы, которые предлагает вам жизнь!”. Этому принципу Винфрид Ламперт следовал всю свою жизнь и именно поэтому многого добился и так значительно изменил свою науку – экспериментальную лимнологию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Google Scholar, 2021. Winfried Lampert [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://scholar.google.com/citations?user=mVspTRUAAAAJ&hl=en

Lampert W., 1971. Untersuchungen zur Biologie und Populationsdynamik der Coregonen im Schluchsee. Arch. Hydrobiol., Suppl., 38: 237–314.

Lampert W., 2011. Daphnia: Development of a Model Organism in Ecology and Evolution. Excellence in Ecology 21: 1–275.

Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A., 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. Arch. Hydrobiol, 106 (4), 433–471.