СОДЕРЖАНИЕ

Том 100, номер 3, 2021

Morphological polymorphism of *Longinebela tubulosa* (Arcellinida, Hyalospheniformes) from East Herzegovina
S. D. Luketa 243

Planarians (Plathelminthes, Tricladida, Dendrocoelidae) of Baikal origin in the Boguchany reservoir of the Angara river
A. G. Porfiriev, A. G. Koroleva, E. P. Zaytseva, S. V. Kiril'chik, O. A. Timoshkin 256

Фауна пресноводных Harpacticoida (Copepoda) дельты реки Лена
А. А. Новиков, Е. Н. Абрамова, Р. М. Сабиров 264

Население панцирных клещей (Acari, Oribatida) в палевых почвах Центральной Якутии
В. С. Андриевский, М. В. Якутин, А. Н. Пучнин 275

Новый род и пять новых видов выемчатокрылых молей трибы Gelechiini (Lepidoptera, Gelechiidae, Gelechiinae) из Лаоса и Малайзии
М. М. Омелько, Н. В. Омелько 279

Гнездование и биология *Eustenancistrocerus amadanensis* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)
А. В. Фатерыга, М. В. Ончуров 288

Морфометрические и репродуктивные особенности полосатого гологлаза (*Ablepharus bivittatus* (Menetries 1832), Reptilia, Scincidae) в Талышских горах
А. А. Кидов, Т. Э. Кондратова 299

Максимальная температура тела как параметр терморегуляции рептилий: опыт статистической оценки на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*)
А. В. Коросов, Н. Д. Ганюшина 307

Анализ структуры авифауны гольцового пояса северо-запада плато Путорана (Средняя Сибирь)
А. А. Романов, Е. В. Мелихова, М. А. Зарубина, В. В. Тарасов, В. О. Яковлев 317

Астрономическое ориентирование у птиц
А. Д. Золотарёва, Н. С. Чернецов 333

Реализованное размножение таймырских диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) пясинских миграционных потоков в репродуктивном цикле 2006–2007 гг.
А. М. Шапкин, Н. С. Суханова 344

Contents

Volume 100, No 3, 2021

Morphological Polymorphism of *Longinebela tubulosa* (Arcellinida, Hyalospheniformes) from Eastern Herzegovina
S. D. Luketa 243

Planarians (Plathelminthes, Tricladida, Dendrocoelidae) of Baikal Origin in the Boguchany Reservoir of the Angara River
A. G. Porfiriev, A. G. Koroleva, E. P. Zaytseva, S. V. Kiril'chik, O. A. Timoshkin 256

Fauna of Freshwater Harpacticoida (Copepoda) in the Lena River Delta
A. A. Novikov, E. N. Abramova, R. M. Sabirov 264

Oribatid Mites (Acari, Oribatida) in the Pale Yellow Soil of Central Yakutia
V. S. Andrievskii, M. V. Yakutin, A. N. Puchnin 275

A New Genus and Five New Species of the Gelechiid Moth Tribe Gelechiini (Lepidoptera, Gelechiidae, Gelechiinae) from Laos and Malaysia
M. M. Omelko, N. V. Omelko 279

Nesting and Biology of *Eustenancistrocerus amadanensis* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae)
A. V. Fateryga, M. V. Onchurov 288

Morphometric and Reproductive Features of the Two-Streaked Snake-Eyed Skink (*Ablepharus bivittatus* (Ménétries 1832), Reptilia, Scincidae) in the Talysh Mountains
A. A. Kidov, T. E. Kondratova 299

Maximum Body Temperature as a Parameter of Thermoregulation in Reptiles: Experience from a Statistical Evaluation Using the Common Adder (*Vipera berus*) as an Example
A. V. Korosov, N. D. Ganyushina 307

An Analysis of the Avifauna Structure in the Alpine Belt of the Northwestern Putorana Plateau, Middle Siberia
A. A. Romanov, E. V. Melikhova, M. A. Zarubina, V. V. Tarasov, V. O. Yakovlev 317

Celestial Orientation in Birds
A. D. Zolotareva, N. S. Chernetsov 333

Implemented Reproduction of the Taimyr Wild Northern Deer (*Rangifer tarandus*) in the Pyasina Migratory Flows in the 2006–2007 Reproduction Cycle
A. M. Shapkin, N. S. Sukhanova 344

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 243–255

UDC 593.12

MORPHOLOGICAL POLYMORPHISM OF *LONGINEBELA TUBULOSA* (ARCELLINIDA, HYALOSPHENIFORMES) FROM EAST HERZEGOVINA

© 2021 г. S. D. Luketa*

University of Novi Sad, Faculty of Sciences, Department of Biology and Ecology, Trg Dositeja Obradovića 2, Novi Sad, 21000 Serbia

**e-mail: stefanluketa@yahoo.com*

Received December 18, 2019
Revised January 19, 2020
Accepted January 30, 2020

The genus *Longinebela* includes five testate amoeba species characterized by large, elongated-pyriform shells. The lateral margins tapering towards the aperture create a somewhat distinct neck. *Longinebela tubulosa* is the type species of the genus and has a cosmopolitan distribution, yet being very poorly studied in terms of morphological variability. In this paper, the morphological variability of *L. tubulosa* is presented, based on 2630 specimens from a *Sphagnum*-dwelling population from East Herzegovina. The minimal variation coefficient (5.49%) was observed for the shell width/shell length ratio, while the maximal variability (16.38%) was observed for the area of the optical section. The results of a size frequency distribution analysis of shell length and shell width indicate that this population possesses continuous polymorphism. Environmental and biological causes that may lead to polymorphism have been discussed and the need for further study of the molecular diversity, ecology and life cycle of this population has been outlined.

Keywords: Amoebozoa, biometry, morphometrics, protists, taxonomy, testate amoebae

DOI: 10.31857/S0044513421030077

Species delimitation of testate amoebae possesses great difficulties because of the limited number of good morphological characters in some species groups. The problem is further complicated because some species are polymorphic. Polymorphism is simultaneous presence of two or more phenotypes in a population or interrupted diversity of forms on the common genetic base. In the cases of continuous polymorphism, it is not possible to distinguish two or more clearly defined morphs within a population; this situation is relatively common among testate amoebae (Schönborn, Peschke, 1988; Schönborn, 1992; Wanner, 1999; Bobrov, Mazei, 2004; Golemansky, Todorov, 2006; Todorov, 2010). In the cases of discontinuous polymorphism, it is possible to distinguish clearly defined morphs within population. This type of polymorphism was registered in several cases among testate amoebae (Schönborn, 1992; Foissner, Korganova, 1995; Zapata, Fernández, 2008; Bobrov et al., 2013; Luketa, 2016a, 2017; Todorov et al., 2018). Both molecular and morphological taxonomists often overlook or minimize polymorphism by sampling only a single or few specimens per species.

Majority of testate amoebae with lobopodia are included into order Arcellinida which comprising about 700 nominal species, but the major part of these species needs comprehensive taxonomic revision. Lahr et al. (2019) based on a well-resolved phylogenomic reconstruction defined the infraorder Hyalospheniformes. With more than 200 described taxa distributed over all continents, this group is both highly variable and one of the largest testate amoebae groups. The precise taxonomy of the hyalospheniids is still poorly understood with incorrect descriptions being widespread, so today only about 100 species are accepted. Many of hyalospheniids are clearly identifiable by their large size and by the characteristic shell shape, so traditional taxonomic methods are still used today to describe new morphospecies (Todorov, 2010; Bobrov, Kosakyan, 2015; Todorov et al., 2018). The increasing use of molecular methods in taxonomic studies showing the presence of a large pseudocryptic diversity in many broadly defined morphospecies (Kosakyan et al., 2012, 2013, 2016; Singer et al., 2015; Qin et al., 2016). Molecular studies often underestimates infraspecific variability on intrapopulation and interpopulation levels, so several recently published studies have been devoted to the morphological variability of earlier described species (Török, 2001; Todorov, 2002; Todorov et al., 2010; Luketa, 2015, 2015a, 2016, 2017, 2017a, 2017b, 2017c, 2017d; Nicholls, 2015).

The genus *Longinebela* comprises five species (*L. ampulla*, *L. tubulosa*, *L. meisterfeldi*, *L. speciosa* and *L. golemanskyi*) characterized by elongated-pyriform shell shape in broad lateral view, laterally compressed. The lateral margins tapering toward the aperture, creating a somehow distinct neck; small lateral pores are usually present, but hard to observe. The shell is yellowish brown, composed usually of circular, oval or quadrangular plates, probably recycled from predated small testate amoebae (e.g. members of the genera *Trinema*, *Corythion* and *Quadrulella*); sometimes amoebae possess shells composed of voluminous, globular or rarely elongated, rounded and hollow plates, usually with large parts between them interspersed with small beads of organic cement. Type species – *L. tubulosa* – is widespread and common, but very poorly studied in terms of morphological variability. Although many authors have recorded basic morphometric data for different populations (Penard, 1890, 1905; Cash, Hopkinson, 1909; Wailes, 1912; Grandori, 1934; Deflandre, 1936; Jung, 1936; Van Oye, 1941, 1956; Hoogenraad, de Groot 1952; Štěpánek, 1963; Ogden, Hedley, 1980; Badewitz, 2002; Kosakyan et al., 2016; Todorov, Bankov, 2019), no detailed morphometric analysis of any population of this species has been performed so far. That kind of studies are necessary to establish possible presence of pseudocryptic taxa hidden within this highly variable morphospecies. This possibility is further supported by the fact that all other species of this genus have limited geographical distribution. Smith et al. (2007) concluded that *L. speciosa* is a good candidate for Northern endemism, but Zapata et al. (2008) recorded this species in Chile. It seems that *L. speciosa* has a wide geographical distribution, but with infrequent findings and only in populations with low number of specimens. The morphological variability of this species has been poorly studied and there are only basic morphometric data available for it (Deflandre, 1936; Ogden, 1984; Todorov, Bankov, 2019). Recently, three species (*L. golemanskyi*, *L. meisterfeldi*, and *L. ampulla*) that are thought to have very limited distribution have been described (Todorov, 2010; Kosakyan et al., 2012; Todorov et al., 2018).

I performed detailed morphometric investigation of the shell variability of *Longinebela tubulosa* based on a sphagnicolous population from East Herzegovina. The aim of this study was to test, by morphometric analyses, whether this population is monomorphic or polymorphic and to provide the basis for further investigation of ecomorphological variation and molecular diversity in this hyalospheniid testate amoeba.

MATERIAL AND METHODS

The material for the present study was extracted from several *Sphagnum* species collected in the peatland located in the Alagovac Lake region (43°17′44.8″ N, 18°07′31.9″ E, ca. 850 m a. s. l.), municipality Nevesinje, East Herzegovina on 18 April 2014, 19 August 2014, 11 May 2016, and 24 July 2016. Morphological characters and morphometric variables were studied using a light microscope Zeiss Axio Imager A1. Images were captured using an AxioCam MRc5 (Zeiss) digital camera. Measurements were conducted in the program AxioVision 4.9.1. The following measurements were taken for the studied shells: shell length, shell width, aperture width, and area of the optical section (area enclosed by the outline of the shell). The following descriptive statistics were calculated: extreme values (minimum and maximum), median, arithmetic mean, standard error of the arithmetic mean, standard deviation, coefficient of variation (in percentage), skewness and kurtosis. Statistical analysis was conducted using the program Statistica 13.0.

RESULTS

Description. The shell is elongated pyriform in broad lateral view, with sides tapering evenly and gradually from rounded aboral region towards the aperture, forming a somehow short distinct neck. The shell is laterally compressed and have oval transverse section. The lateral keel beginning at the base of the neck and extending all around. From the lateral view the shell have a pointed posterior end of the fundus. Two small lateral pores are usually present on the first one third of lateral margins. The shell is transparent, yellow to brown, composed mainly of small overlapping plates of different shape (oval, circular and/or square), arranged haphazardly and embedded in thick layer of organic cement. The aperture is oval, slightly convex, bordered by a thin organic lip. Figure 1 shows light micrographs of specimens from the studied population.

Morphometry. Morphometric characters of 2630 specimens of *L. tubulosa* from the Alagovac Lake region were measured on April 2014, August 2014, May 2016, and July 2016. There are no significant differences between the median values of the characters in different periods (Fig. 2), which indicates stability of morphometric features. The largest difference was observed for the length and width of the shell between spring and summer specimens. Namely, spring specimens are slightly shorter and narrower than summer ones. These differences are not large, so the data for all periods are merged together (Table 1). Coefficient of variation was moderate for area of the optical section (16.38%), while other measured parameters were characterized by low variability (from 5.49 to 8.82%). For basic characters, the minimal variability was observed for aperture width (5.64%), while the maximal variation coefficient was observed for area of the optical section (16.38%). For ratio characters, the minimal variability was observed for shell width/shell length ratio (5.49%), while the maximal variation coefficient was observed for aperture width/shell length ratio (8.53%).

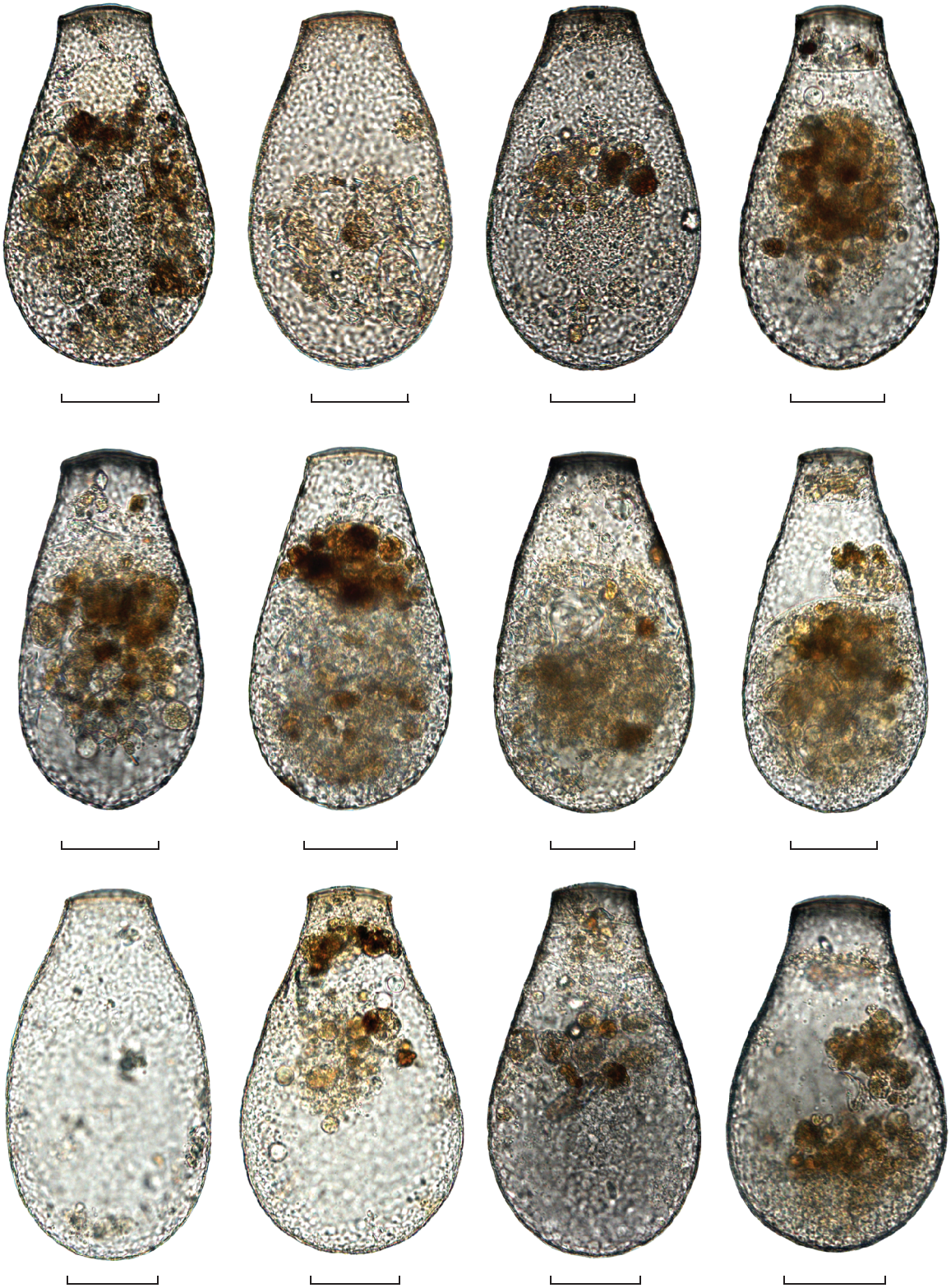

Fig. 1. Light micrographs of *Longinebela tubulosa:* broad lateral view of different specimens from the Alagovac Lake region, East Herzegovina. Scale bars 50 µm.

Table 1. Morphometric characterization of *Longinebela tubulosa* from East Herzegovina based on 2630 specimens (measurements in μm)

Characters	Min	Max	M	*x*	*SE*	*SD*	*CV*	Sk	Ku
Shell length	144	246	194	198.70	0.33	17.06	8.59	0.347	–0.916
Shell width	90	143	110	111.40	0.19	9.83	8.82	0.332	–0.699
Aperture width	34	58	47	47.01	0.05	2.65	5.64	–0.172	0.623
Area of the optical section	10420	26217	16081	16823	53.72	2755	16.38	0.405	–0.914
Shell width/shell length	0.46	0.68	0.56	0.56	0.00	0.03	5.49	0.328	0.228
Aperture width/shell length	0.16	0.30	0.24	0.24	0.00	0.02	8.53	–0.115	–0.420
Aperture width/shell width	0.28	0.53	0.43	0.42	0.00	0.03	8.19	–0.100	–0.289

Abbreviations. Min and Max – minimum and maximum values, M – median, *x* – arithmetic mean, *SE* – standard error of the arithmetic mean, *SD* – standard deviation, *CV* – coefficient of variation in %, Sk – skewness, Ku – kurtosis.

The most frequent shell length (186, 188 and 189 μm) was registered in 85 specimens (Fig. 3*A*); the most frequent shell width (103 μm) was registered in 120 specimens (Fig. 3*B*), and the most frequent aperture width (47 μm) was registered in 415 specimens (Fig. 3*C*). Analysis of the size frequency distribution of shell length and shell width indicates that this population is characterized by continuous polymorphism. All measured specimens had shell length between 144 and 246 μm. In this case, 66.27% of all specimens had shell length between 178 and 212 μm, whereas only 7.34% were smaller than 178 μm and 26.29% were larger than 212 μm. The frequency analysis of shell width shows a slightly different distribution pattern. All measured specimens had shell width between 90 and 143 μm, but in this case 49.39% of all specimens had shell width of 108–125%, whereas 41.83% had shell narrower than 108 μm and only 8.78% had shell wider than 125 μm. Analysis of the size frequency distribution of aperture width indicates that this population is size-monomorphic. Aperture width ranged from 34 to 58 μm. However, 89.43% of all measured specimens had aperture width of 42–50 μm, whereas only 1.79% had aperture narrower than 42 μm and only 8.78% had aperture wider than 50 μm. Figures 3*D*–3*F* show bag plot analyses of the correlation between shell length, shell width and aperture width. The frequency scatter plot analyzes of the correlation between shell length and shell width (Fig. 4*A*), and shell width/shell length ratio and shell length (Fig. 4*B*) clearly show polymorphism within the studied population.

The negative skewness values for aperture width (–0.172), aperture width/shell length ratio (–0.115), and aperture width/shell width ratio (–0.100) suggest an asymmetrical distribution with a long tail toward lower values. Since the negative values are not clearly different from zero, the asymmetry of size distribution of these variables were minimal. All other variables were characterized by moderate positive skewness values (0.328–0.405). Low positive kurtosis value (0.228) was observed for shell width/shell length ratio, while high positive value (0.623) was registered for aperture width. These characters were characterized by sharper distribution than a standard Gaussian distribution. Other variables were found to have negative kurtosis values (between –0.916 and –0.289), indicating a distribution that is flatter than the standard Gaussian distribution. Moderate negative value (–0.289) was observed for aperture width/shell width ratio, while high negative kurtosis values were registered for shell length (–0.916), area of the optical section (–0.914), shell width (–0.699), and aperture width/shell length ratio (–0.289).

DISCUSSION

In this study it has been shown that population of *Longinebela tubulosa* from East Herzegovina is very heterogeneous, indicating the possible presence of pseudocryptic diversity or polymorphism. It is possible to assume that *L. tubulosa* is a species complex and that certain cryptic and/or pseudocryptic species are endemic for certain geographical areas. Laminger (1973) in a population from Austria noticed two unusual specimens: one specimen has a significantly wider fundus (shell length 183 μm, shell width 137 μm, aperture width 43 μm), while the other specimen has a remarkably narrowed neck with widens at the aperture (shell length 291 μm, shell width 123 μm, aperture width 49 μm). Both forms were found in the hydrophilic mosses. Hoogenraad and de Groot (1952) found an extremely variable population in *Sphagnum teres* collected in the Kamchatka Peninsula (Russia). The shell length varied between 140 and 307 μm, while the shell width was between 80 and 150 μm. In morphometric terms, this population is the most variable among *L. tubulosa* populations analyzes so far, although it inhabits only single moss species. Laminger (1971) described *L. tubulosa* var. *adami* (as *Nebela tubulosa* var. *adami*) from Austria that differs from its type in that the lip is better developed and the shell is much smaller (shell length 101–114 μm, shell width 52–65 μm, and aperture width 18–22 μm). Given the large and discontinuous differences in the size of the shell, it can be assumed that it is a separate species, but

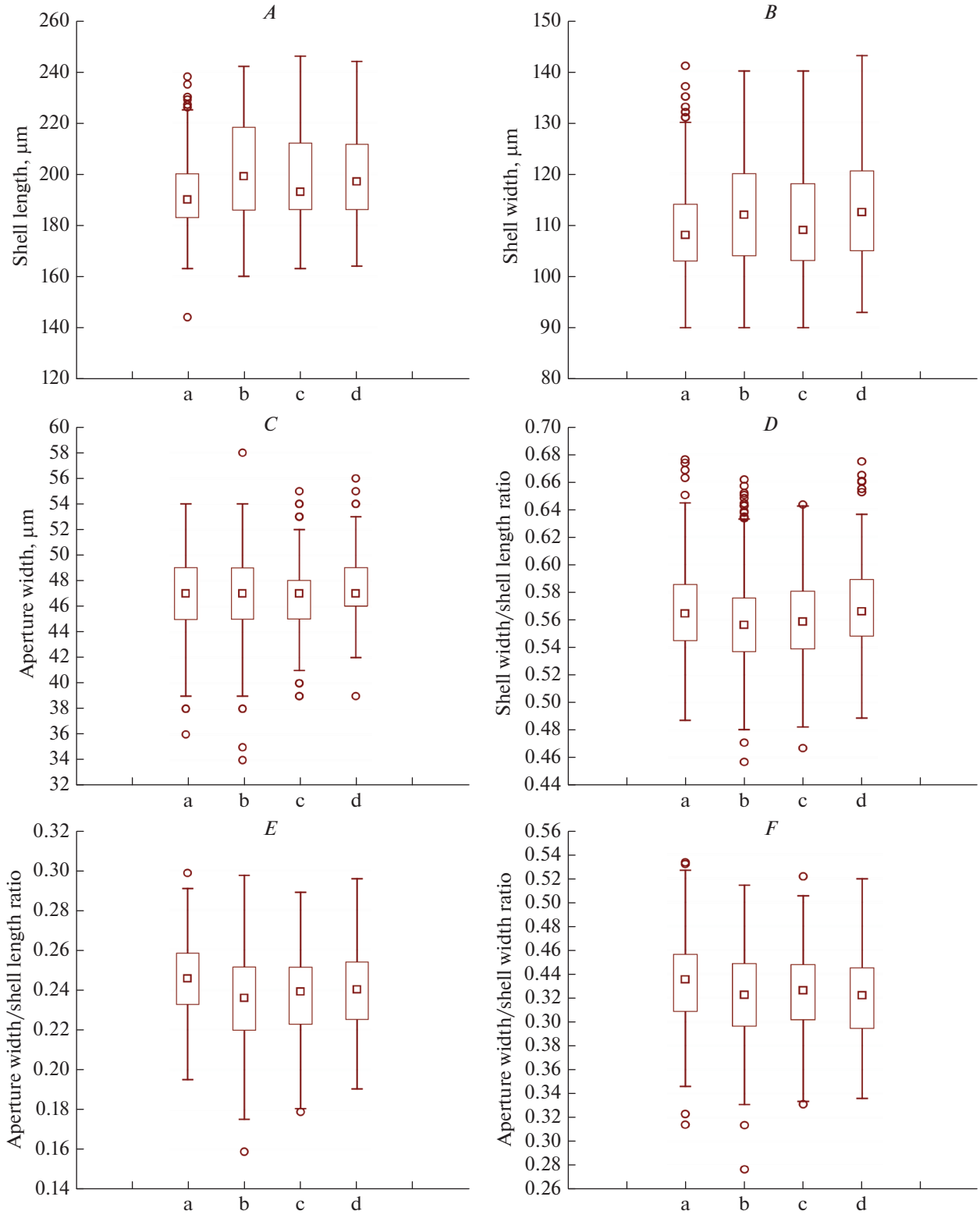

Fig. 2. Inter-seasonal morphological variability of *Longinebela tubulosa* based on 2630 specimens from the Alagovac Lake region, East Herzegovina. Box plots show the variability of the shell length (*A*), shell width (*B*), aperture width (*C*), shell width/shell length ratio (*D*), aperture width/shell length ratio (*E*), and aperture width/shell width ratio (*F*). Legend: a – 413 specimens collected on 18 April 2014, b – 1146 specimens collected on 19 August 2014, c – 751 specimens collected on 11 May 2016, d – 320 specimens collected on 24 July 2016, square – median, box – 25%–75%, whisker – non-outlier range.

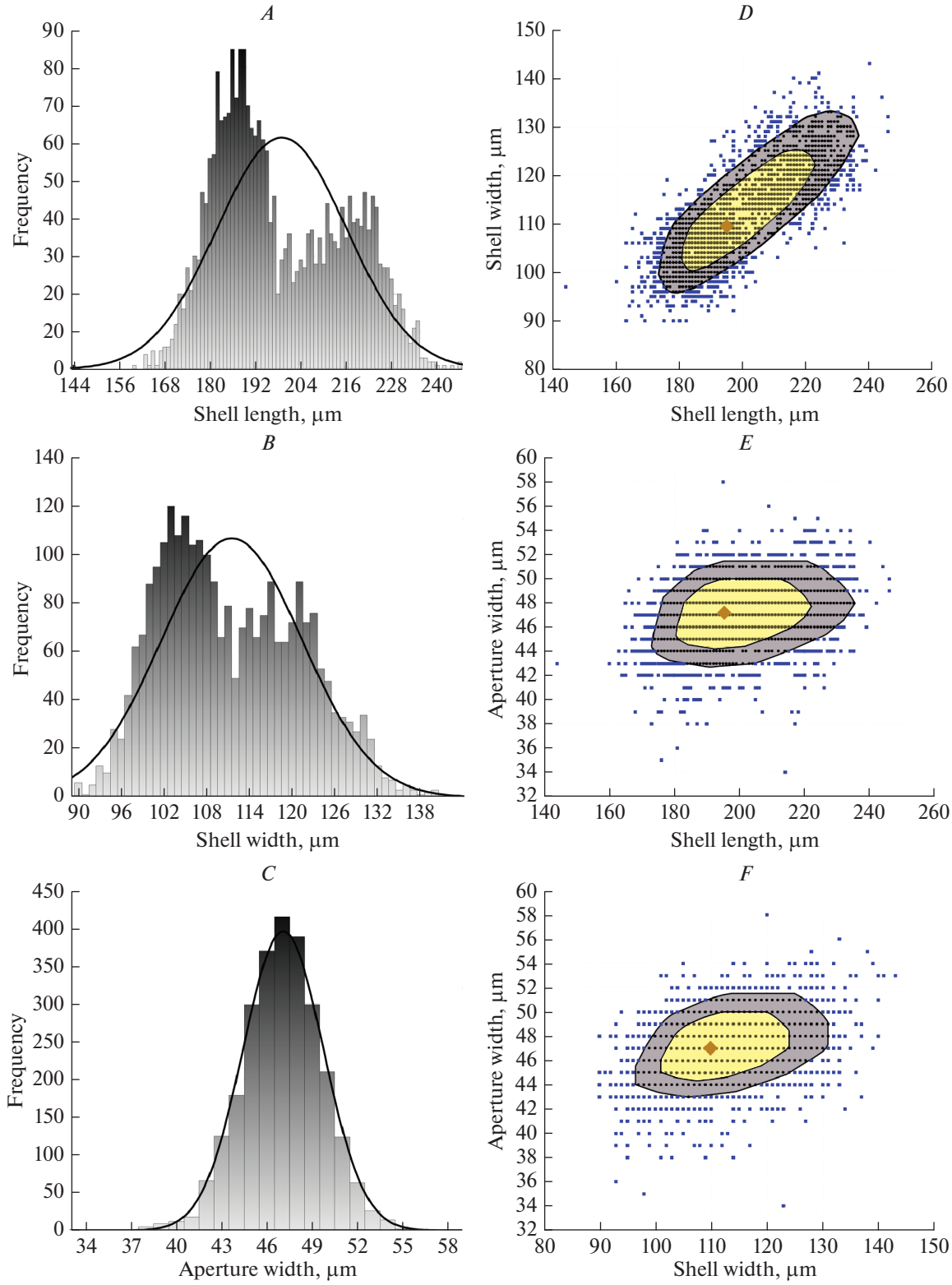

Fig. 3. Morphological variability of *Longinebela tubulosa* based on 2630 specimens from the Alagovac Lake region, East Herzegovina. Histograms show the size frequency distribution of the shell length (*A*), shell width (*B*), and aperture width (*C*); bag plots show the correlation between shell length and shell width (*D*), aperture width and shell length (*E*), and aperture width and shell width (*F*). Legend for bag plots: depth median ◆, characters on *Y* axes ●, outliers ■.

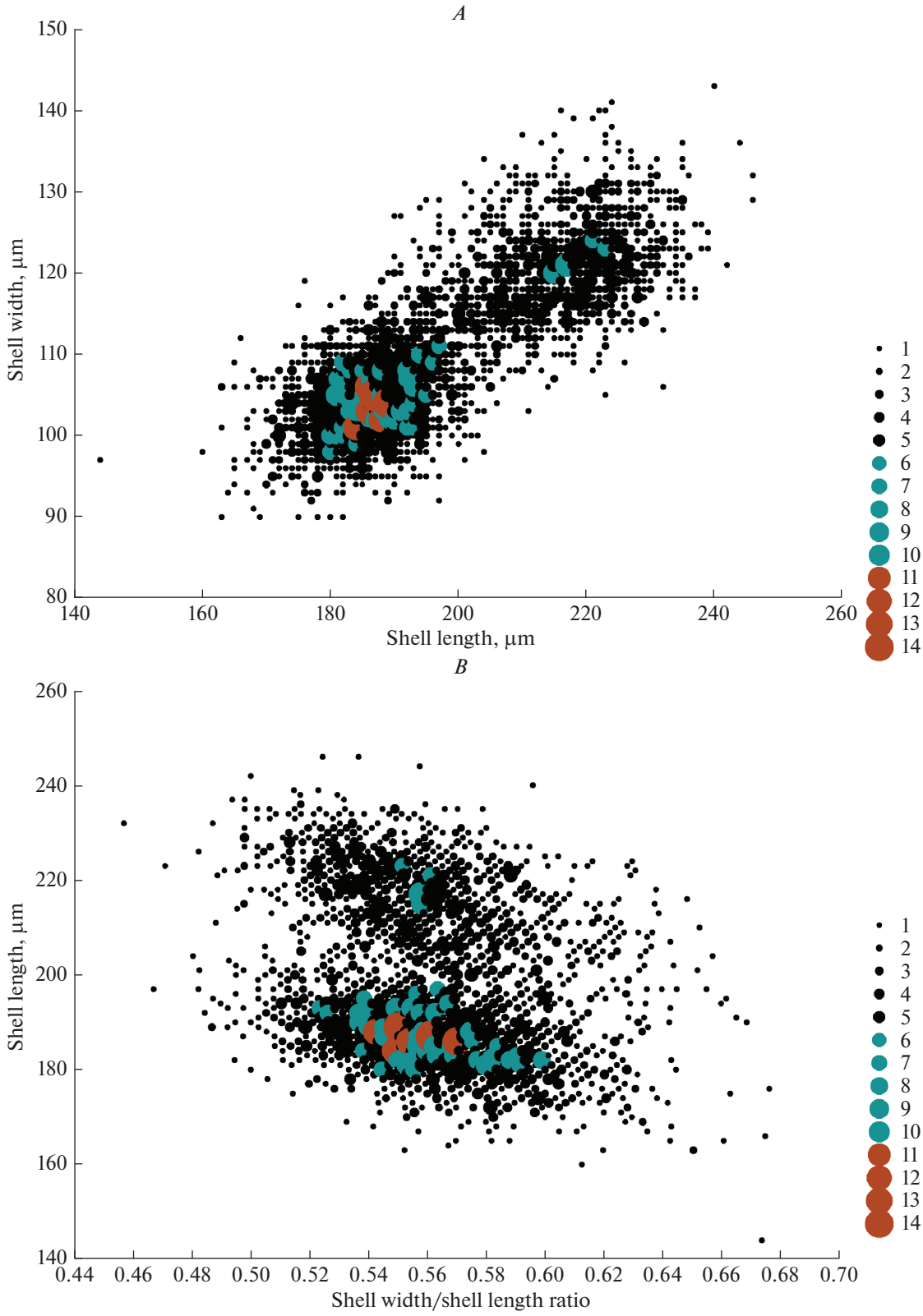

Fig. 4. Frequency scatter plots show the correlation between shell width and shell length (*A*), and shell width/shell length ratio and shell length (*B*) of 2630 specimens of *Longinebela tubulosa* from the Alagovac Lake region, East Herzegovina.

Table 2. Comparative morphometric data (minimum–maximum) of *Longinebela tubulosa* according to different authors (all measurements in μm)

Location	Shell length	Shell width	Aperture width	Reference
Germany	220–240	80–90	–	Penard, 1890
Switzerland	200–215	–	–	Penard, 1905
Great Britain	190–220	–	–	Cash, Hopkinson, 1909
United States of America	174–196	74–93	30–35	Wailes, 1912
Italy	190–215	–	–	Grandori, 1934
–	190–215	80–125	35–63	Deflandre, 1936
Germany	222–234	120–130	48–57	Jung, 1936
Iceland	215	121	55	Van Oye, 1941
Sakhalin Island, Russia	183–217	100–130	–	Hoogenraad, de Groot, 1952
Kamchatka Peninsula, Russia	140–307	80–150	–	Hoogenraad, de Groot, 1952
Venezuela	190–205	90–101	30–40	Van Oye, 1956
Congo	188	98	38	Štěpánek, 1963
Great Britain	213–264	120–155	42–54	Ogden, Hedley, 1980
Germany	208–226	104–140	–	Badewitz, 2002
Bulgaria	189–282	92–168	42–68	Todorov, Bankov, 2019
East Herzegovina	144–246	90–143	34–58	This study

detailed studies of this taxon are needed to clarify its taxonomic status and position. Comparative morphometric data of *L. tubulosa* according to different authors are presented in Table 2.

Molecular approaches on hyalospheniids opened new horizons in biogeography and ecology of testate amoebae. Namely, cryptic species showed non-overlapping geographic distribution areas (Heger et al., 2013), disproving the cosmopolitan hypothesis for hyalospheniids at least. Pseudocryptic and cryptic species also showed diverging ecological preferences for different microniches in *Sphagnum* peatlands (Singer et al., 2015, 2018). Singer et al. (2018) concluded that if cryptic species differ in their ecological optima and/or function, then potentially useful information for biomonitoring or paleoecological inference is lost by lumping. If the species can not be identified by morphological or morphometric characters then applications would only be limited to the living communities, so if they do not differ in ecology or function then lumping them in morphospecies seem to be a reasonable approach. Therefore, it is necessary to study the morphology, morphometry, biogeography and ecology of individual populations within the morphospecies before the final conclusions are made.

From the evolutionary point of view, a very interesting example is *Difflugia tuberspinifera*. It is an endemic species of East Asia and is common in freshwater lakes and reservoirs in China. Yu et al. (2014) during investigations of the protist diversity in Xiamen reservoirs (China) found abundant material of living specimens of *Difflugia tuberspinifera*, so they performed detailed morphometric analysis based on 1165 specimens. They registered about 45% specimens had no spines and concluded that within *D. tuberspinifera* there are two distinct morphotypes – spiny and spineless types. Namely, their results indicated that on all metric variables but excluding spine number did not allow differentiation of spineless type from spiny type, so these two morphotypes either could be considered as two different morphotypes of the same species or two closely related species. It remained unclear if the absence of spines was genetically determined and if the presence or absence of spines is a valid taxonomical criterion for arcellinid testate amoebae in general or if is just on expression of phenotypic plasticity. However, Gomaa et al. (2015) based on molecular analysis showed that the two morphotypes are genetically distinct, but very closely related. Their phylogenetic data analyses based on the ITS sequences clearly showed that all inter-specific variations were greater than intra-specific variations, and a clear gap existed between both morphotypes. Also, the fact that the ITS sequences of the spinose morphs form a clade, whereas the spineless morphs do not, suggests that the spinose morphotypes might have evolved from spineless ancestors. The spinose morphotype has a wider distribution than the spineless morphotype. It is a remarkable fact if the spinose morphotype was derived from a spineless ancestor. However, high population densities of spinose morphotype were observed in many artificial reservoirs that were constructed after the Second World War, so this may indicate that the spinose morphotype has a competitive advantage in these reservoirs and is more adapted to local ecosystem conditions (Gomaa et al., 2015). Probably, it is a case of a

rapid evolution of a new morphotype which has no time to suppress the typical morphotype due to its short existence. It is also possible that these two morphotypes have occupied different ecological niches and will continue to live in sympatry. In *D. tuberspinifera* a more comprehensive sampling and the analysis of additional genetic markers are necessary to clarify taxonomic status of two morphotypes and the biological relevance of existing difference. This example shows how complex and rapid may be evolutionary processes in testate amoebae, and that molecular analyzes are not sufficient to correctly determine the taxonomic status of some morphotypes.

Logares et al. (2007) investigated the dinoflagellate morphospecies *Peridinium aciculiferum* and *Scrippsiella hangoei* which show significant interspecific differences in the external morphology. Despite these phenotypic differences and the habitat segregation, molecular analyses showed identical ribosomal DNA sequences for both morphospecies. Geographical isolation most probably played a minor role in the divergence of these species, because Lake Erken (habitat of *P. aciculiferum*) has been connected to the Baltic Sea (habitat of *S. hangoei*) through a network of flowing waters throughout its history. Namely, gene flow should have been possible between the diverging freshwater and marine lineages, at least in the direction from the lake to the sea. A rapid morphological divergence between these species is the most parsimonious explanation for their identical rDNA sequences. Logares et al. (2007) proposed a scenario in which *P. aciculiferum* marine ancestors were landlocked or invaded newly formed lakes after the last ice age, and diverged rapidly as a result of a strong selection caused by the new ecological conditions found in freshwater environments. The strong genetic isolation between *P. aciculiferum* and *S. hangoei* was shown by AFLP (amplified fragment length polymorphism), and the absence of shared *cob* haplotypes indicate no recent interspecific gene flow. If a future molecular study show that two morphotypes of *Longinebela tubulosa* have identical rDNA sequences, then genetic isolation between them should be tested.

Morphological polymorphism can be caused by environmental and biological factors. Environmental factors can be grouped into abiotic (soil type, nitrogen content) and biotic (*Sphagnum* species, prey type).

Schönborn (1992) have been conducted study about morphological and morphometric variability of the soil-dwelling euglyphid testate amoebae *Trinema complanatum* and *Euglypha laevis* that possess adaptive morphs of a discontinuous polymorphism. These cases are good examples of a sympatric model of morphological differentiation of subpopulations without genetic divergence. He analyzed shell morphometry of *T. complanatum* specimens that inhabit spruce forest soils with two horizons – a litter (needle) and underlying humus horizon. It is possible to distinguish four shell morphs: large-waisted, small-waisted, large-rounded, and small-rounded. Analysis has shown that the waisted forms were distributed mainly in the needle horizon, while the rounded forms were inhabited the underlying humus horizon. The shell width/shell length index of the rounded forms is higher than that of the waisted forms, so the rounded shells are stouter than the waisted shells. This could be interpreted in the context of adaptation of shells in soils for protection against evaporation. Namely, stout forms are better adapted to pores of the humus horizon than waisted shells, while waisted shells are better adapted to litter horizon because they can use the thin water film on the needles. The shell indentation of waisted morphs effects the origin of an adhesion ring, so when the films dry up, the shells adhere to the needle surface and the adhesive ring closes the aperture. Schönborn (1992) also noted that in an adjoining *Sphagnum* plot only the waisted morphs has been found and concluded that it is because the water film on *Sphagnum* leaves may be similar to that of spruce needles. The small-rounded specimens can colonize compacted soils with small pore capacity, so it is probably they live in the narrower pores rather than large specimens. Similar case is polymorphism of *Euglypha laevis* because in soils it lives in both the litter and the humus horizon. Schönborn (1992) distinguished large and small morphs in the soil. Narrow and wide shells were found in small and large morphs, but they were not referred to horizons. Namely, narrow and wide forms were interpreted as individual varieties without ecological significance. The large morph was occur in *Sphagnum* due to the similar microhabitat structure on *Sphagnum* leaves and needle surfaces, but the size spectrum in *Sphagnum* is split into three peaks indicating unknown microhabitat structures. Apertures were mostly round, but there were also specimens with oval apertures which were found only in the large morph confined on the litter horizon.

Singer et al. (2018) concluded that irrespective of any other biotic interaction, the distribution of *Nebela* species was highly correlated with nitrogen content. Nutrient deficiency is common in *Sphagnum*-dominated peatlands (especially in hummocks) and shape prokaryotic communities, so it is likely that the especially low availability of nitrogen in hummocks acts as an environmental filter influencing species composition within hyalospheniid testate amoebae. For the community of testate amoebae, water table depth and pH are usually the two main gradients explaining community composition, but these abiotic factors not correlate with species composition within the genus *Nebela* (Singer et al., 2018). These findings suggest that species differ in their respective ecological preferences and that these factors may structure soil testate amoebae communities at biogeographical and microhabitat spatial scales. The ecological differences within the peatland were not taken into account in the study presented in this paper. Therefore, it is necessary to carry

out an ecological study to examine the relationship of the morphotypes registered in this study to the nitrogen content of individual parts of the peatland.

Community patterns of soil microorganisms including testate amoebae may be directly or indirectly influenced by plants, especially *Sphagnum* mosses strongly influence key factors such as pH, nutrient and cation concentrations and water content (Clymo, 1973; Van Breemen, 1995; Lindo, Gonzalez, 2010). Todorov et al. (2018) presented the scatter plot of shell length versus shell width in population of *Gibbocarina penardiana* based on 100 specimens extracted from wet moss *Sphagnum flexuosum* collected on Stara planina Mountains (Bulgaria). This scatter plot illustrates that presented population of *G. penardiana* possesses discontinuous polymorphism, so two forms can be distinguished: small (shell lengrh varies between 127 and 157 μm) and large (shell length varies between 159 and 180 μm). Specimens of the large form correspond to the typical *G. penardiana* and those of the small form are closer to the infraspecific taxon *N. penardiana* var. *minor*, described from Africa (Gauthier-Lièvre, 1957). These results are important because show that polymorphism within the species is not always caused by moss species.

Testate amoebae are considered microbial top-predators, so they are likely to contribute to shaping microbial community structure. Also, the absence of certain prey organisms may influence their community composition (Gilbert et al., 2003). If different microhabitats are inhabited by different prey in same locality, it is possible that prey type influence the difference in body size of testate amoebae from different microhabitats. Shell length and aperture width are linked to feeding habit of testate amoebae and indicate the trophic position of each species with a low aperture width/shell length ratio (<0.18) were considered as having a low trophic position (i.e. primarily bacterivores and algivores), while species with a high one (>0.18) as having a high trophic position (i.e. primarily predators of other protists and micrometazoans) in the microbial food web (Jassey et al., 2013). Jassey et al. (2014) have shown that testate amoebae can be separated into two main groups – large and small taxa – based on their trophic position. According to this approach, species with a small shell length (<60 μm) and small aperture width (<15 μm) are usually grazers (i.e. species with a low trophic level) feeding on bacteria and fungi, while species with a large shell length (>60 μm) and large aperture width (>15 μm) are usually primarily predators (i.e. species with a high trophic level) feeding on other protists and micrometazoans. Both of these approaches indicate a positive correlation between the aperture size and the size of the prey on which testate amoeba species can predate. If we start from the assumption that there are two taxa within analyzed population of *Longinebela tubulosa* that consuming prey items of different size, a polymorphism in the size frequency distribution of the aperture width can be expected. Given that this population has a distinctly monomorphic size frequency distribution of aperture width, it can be reasonably assumed that differentiation is not caused by prey types.

The causes of morphological differentiation within a population may be of biological nature, i.e. related to reproduction. In this case, morphological differences may be caused by sexual dimorphism or plastogamy. The nature of these phenomena is much less studied than environmental factors. Oliverio et al. (2014, 2015) have suggested that *Hyalosphenia papilio* and *H. elegans* represent two different mating types of the same species. This phenomenon has not been well studied, and a future study on the reproduction of *Longinebela tubulosa* will be necessary to clarify whether the dimorphism of the studied population from East Herzegovina is caused by the presence of different mating types.

Plastogamy is the fusion of the cytoplasm of two or more cells without the fusion of their nuclei. Some amoeboid protist groups, especially Foraminifera and Gromiida, contain species that undergo plastogamy at particular times during their life cycles (Myers, 1935, 1940; Grell, 1958, 1958a; Weber, 1965; Arnold, 1966; Lipps, Erskian, 1969). Lipps and Erskian (1969) observed the foraminiferan *Glabratella ornatissima* and noted a dimorphism: one group consisted of larger, more conical and more thickly calcified specimens whereas another group consisted of smaller, lower specimens with flatter apertural side. Members of this smaller group participated in plastogamy. Reukauf (1912) described life cycle of testate amoeba *Scutiglypha acanthophora* and noted that after copulation of two specimens they fusing protoplasts and sharing the reserve plates accumulated on both sides, and that way produce a significantly larger specimen than either of the two copulants. This large specimen produces a cyst, so the encysted specimens are always characterized by striking size in comparison to the normal specimens. The two specimens involved in copulation are usually of unequal size, so it is assumed that this is a case of sexual dimorphism. For the purpose of copulation, the two specimens interconnect via apertures, as in the case of normal conjugation. However, they later to oppose each other at a certain angle. Now, the two protoplasts are fusing to form a significantly larger shell from common reserve plates. Wailes (1912) observed an abnormally large specimen of *Longinebela tubulosa* (shell length 300 μm, shell width 150 μm, aperture width 40 μm) at Lakehurst, New Jersey. He assumed that it may have been a case of plastogamy or double encystment. A detailed study of the life cycle of *L. tubulosa* population from East Herzegovina is needed to determine whether plastogamy is present and whether it is the cause of registered polymorphism.

CONCLUSIONS

The population of *Longinebela tubulosa* from the Alagovac Lake region is polymorphic, but size-classes are not clearly separated – so, this population is an example of continuous polymorphism. Morphological polymorphism can be caused by environmental and biological factors. Environmental factors can be grouped into abiotic and biotic. Probably the most significant abiotic factor that could cause polymorphism within the studied population is nitrogen content, and future ecological studies of this population should focus primarily on this factor. Of the biotic factors, particular attention should be paid to the moss species on which specimens live, since the studied peatland contains several *Sphagnum* species. Biological factors are related to reproduction, but these phenomena are poorly understood in testate amoebae. The detailed studies on the biology of these protists are needed to speak more specifically about role of biological factors in evolutionary processes. Nevertheless, it can be stated that sexual dimorphism and plastogamy represent two phenomena that can cause polymorphism within a population. The existence of polymorphic species has profound implications for the study of hyalospheniid molecular diversity, ecology, reproduction, nutrition and biogeography.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am very grateful to Dr. László Barsi (University of Novi Sad, Serbia) for permission to use the Zeiss Axio Imager A1 light microscope. Also, I am very grateful to Prof. Yuri Mazei (Lomonosov Moscow State University, Russia) for translating the summary of this paper into Russian.

REFERENCES

Arnold Z.M., 1966. Observations on the sexual generation of *Gromia oviformis* Dujardin // Journal of Protozoology. V. 13. P. 23–27.

Badewitz H.-J., 2002. Testaceen-Taxozönose (Rhizopoda, Testacea) mit hoher Artendiversität in einem kleinen Quellgewässer des Oberharzes // Lauterbornia. V. 44. P. 1–28.

Bobrov A., Kosakyan A., 2015. A new species from mountain forest soils in Japan: *Porosia paracarinata* sp. nov., and taxonomic concept of the genus *Porosia* Jung, 1942 // Acta Protozoologica. V. 54. P. 289–294.

Bobrov A., Krasilnikov P., Gracía-Calderón N.E., 2013. Biogeography of testate amoebae in the soils of Mexico // Biodiversity and Conservation. V. 22. P. 2837–2855.

Bobrov A., Mazei Yu., 2004. Morphological variability of testate amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea: Testaceafilosea) in natural populations // Acta Protozoologica. V. 43. P. 133–146.

Cash J., Hopkinson J., 1909. The British freshwater Rhizopoda and Heliozoa. Volume II: Rhizopoda, part II. London: Ray Society. 166 p.

Clymo R.S., 1973. The growth of *Sphagnum*: some effects of the environment // Journal of Ecology. V. 61. P. 849–869.

Deflandre G., 1936. Etude monographique sur le genre *Nebela* Leidy (Rhizopoda – Testacea) // Annales de protistologie. V. 5. P. 201–322.

Foissner W., Korganova G.A., 1995. Redescription of three testate amoebae (Protozoa, Rhizopoda) from a Caucasian soil: *Centropyxis plagiostoma* Bonnet & Thomas, *Cyclopyxis kahli* (Deflandre) and *C. intermedia* Kufferath // Archiv für Protistenkunde. V. 146. P. 13–28.

Gauthier-Lièvre L., 1957. Additions aux *Nebela* d'Afrique // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. V. 48. P. 494–523.

Gilbert D., Mitchell E.A.D., Amblard C., Bourdier G., Francez A.J., 2003. Population dynamics and food preferences of the testate amoeba *Nebela tincta major-bohemica-collaris* complex (Protozoa) in a *Sphagnum* peatland // Acta Protozoologica. V. 42. P. 99–104.

Golemansky V., Todorov M., 2006. New data to the shell ultrastructure and the biometry of the marine interstitial testate amoebae (Rhizopoda: Testaceafilosia) // Acta Protozoologica. V. 45. P. 301–312.

Gomaa F., Yang J., Mitchell E.A.D., Zhang W.-J., Yu Z., Todorov M., Lara E., 2015. Morphological and molecular diversification of Asian endemic *Difflugia tuberspinifera* (Amoebozoa, Arcellinida): a case of fast morphological evolution in protists? // Protist. V. 166. P. 122–130.

Grandori R.E.L., 1934. Studî sui Protozoi del terreno // Bollettino del Laboratorio di Zoologia Agraria e Bachicoltura del R. Instituto Superiore Agrario di Milano. V. 5. P. 1–341.

Grell K.G., 1958. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen, II. *Rubratella intermedia* // Archiv für Protistenkunde. V. 102. P. 291–308.

Grell K.G., 1958a. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen, III. *Glabratella sulcata* // Archiv für Protistenkunde. V. 102. P. 449–472.

Heger T.J., Mitchell E.A.D., Leander B.S., 2013. Holarctic phylogeography of the testate amoeba *Hyalosphenia papilio* (Amoebozoa: Arcellinida) reveals extensive genetic diversity explained more by environment than dispersal limitation // Molecular Ecology. V. 22. P. 5172–5184.

Hoogenraad H.R., de Groot A.A., 1952. Thekamöbe Moosrhizopoden aus Asien // Archiv für Hydrobiologie. V. 47. P. 263–287.

Jassey V.E.J., Chiapusio G., Binet P., Buttler A., Laggoun-Défarge F., Delarue F., et al., 2013. Above- and belowground linkages in *Sphagnum* peatland: climate warming affects plant-microbial interactions // Global Change Biology. V. 19. P. 811–823.

Jassey V.E.J., Lamentowicz Ł., Robroek B.J.M., Gąbka M., Rusińska A., Lamentowicz M., 2014. Plant functional diversity drives niche-size-structure of dominant microbial consumers along a poor to extremely rich fen gradient // Journal of Ecology. V. 102. P. 1150–1162.

Jung W., 1936. Thekamöben ursprünglicher, lebender deutscher Hochmoore // Abhandlungen aus dem Landesmuseum der Provinz Westfalen, Museum für Naturkunde, Münster. V. 7. P. 1–87.

Kosakyan A., Heger T.J., Leander B.S., Todorov M., Mitchell E.A.D., Lara E., 2012. COI barcoding of nebelid testate amoebae (Amoebozoa: Arcellinida): extensive cryptic diversity and redefinition of the Hyalospheniidae Schultze // Protist. V. 163. P. 415–434.

Kosakyan A., Gomaa F., Mitchell E.A.D., Heger T.J., Lara E., 2013. Using DNA-barcoding for sorting out protist species complexes: a case study of the *Nebela tincta–collaris–bohemica* group (Amoebozoa; Arcellinida, Hyalospheniidae) // European Journal of Protistology. V. 183. P. 222–237.

Kosakyan A., Lahr D.J.G., Mulot M., Meisterfeld R., Mitchell E.A.D., Lara E., 2016. Phylogenetic reconstruction based on COI reshuffles the taxonomy of hyalosphenid shelled (testate) amoebae and reveals the convoluted evolution of shell plate shapes // Cladistics. V. 32. P. 606–623.

Lahr D.J.G., Kosakyan A., Lara E., Mitchell E.A.D., Morais L., Porfirio-Sousa A.L., et al., 2019. Phylogenomics and morphological reconstruction of Arcellinida testate amoebae highlight diversity of microbial eukaryotes in the Neoproterozoic // Current Biology. V. 29. P. 991–1001.

Laminger H., 1971. Ein Beitrag zur Kenntnis der Thekamöbenfauna Österreichs (Protozoa, Rhizopoda testacea) // Zoologischer Anzeiger. V. 187. P. 372–382.

Laminger H., 1973. Die Testaceenfauna (Protozoa, Rhizopoda) in der Umgebung von Obertauern (Salzburg) // Archiv für Protistenkunde. V. 115. P. 253–270.

Lindo Z., Gonzalez A., 2010. The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere // Ecosystems. V. 13. P. 612–627.

Lipps J.H., Erskian M.G., 1969. Plastogamy in Foraminifera: *Glabratella ornatissima* (Cushman) // Journal of Protozoology. V. 16. P. 422–425.

Logares R., Rengefors K., Kremp A., Shalchian-Tabrizi K., Boltovskoy A., Tengs T., et al., 2007. Phenotypically different microalgal morphospecies with identical ribosomal DNA: a case of rapid adaptive evolution? // Microbial Ecology. V. 53 P. 549–561.

Luketa S., 2015. Description of the family Padaungiellidae and morphological variability of *Padaungiella lageniformis* (Amoebozoides: Arcellinida) from the Vlasina Lake area, Serbia // Archives of Biological Sciences, Belgrade. V. 67. P. 1331–1337.

Luketa S., 2015a. Morphological variability of two *Quadrulella* species (Arcellinida: Hyalospheniidae) from the Vlasina Lake region of Serbia // Biologia Serbica. V. 37. P. 22–30.

Luketa S., 2016. Morphological variability of *Porosia bigibbosa* (Arcellinida: Hyalospheniidae) from East Herzegovina // Protistology. V. 10. P. 130–137.

Luketa S., 2016a. First record of a size-trimorphic population among euglyphid testate amoebae // Protistology. V. 10. P. 138–147.

Luketa S., 2017. Morphological variability of *Padaungiella lageniformis* (Arcellinida: Padaungiellidae) from the central part of the Balkan Peninsula // Protistology. V. 11. P. 20–36.

Luketa S., 2017a. Morphological variability of *Gibbocarina galeata* and *G. penardiana* comb. nov. (Arcellinida: Hyalospheniidae) from East Herzegovina // Protistology. V. 11. P. 37–47.

Luketa S., 2017b. Morphological variability of *Nebela collaris* s.s. (Arcellinida: Hyalospheniidae) from the Krečko Brdo Hill, East Herzegovina // Biologia Serbica. V. 39. P. 3–8.

Luketa S., 2017c. Morphometrics of three hyalosphenid testate amoebae from the Velež Lake region, East Herzegovina // Protistology. V. 11. P. 196–214.

Luketa S., 2017d. Taxonomy of *Quadrulella longicollis* and *Q. symmetrica* (Arcellinida: Hyalospheniidae) from the central part of the Balkan Peninsula // Protistology. V. 11. P. 215–230.

Myers E.H., 1935. The life history of *Patellina corrugate* Williamson, a foraminifer // Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography. V. 3. P. 355–392.

Myers E.H., 1940. Observations on the origin and fate of flagellated gametes in multiple tests of *Discorbis* (Foraminifera) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 24. P. 201–226.

Nicholls K.H., 2015. *Nebela kivuense* Gauthier-Lièvre et Thomas, 1961 (Amoebozoa, Arcellinida), missing for a half-century; found 11,500 km from "home" // Acta Protozoologica. V. 54. P. 283–288.

Ogden C.G., 1984. Shell structure of some testate amoebae from Britain (Protozoa, Rhizopoda) // Journal of Natural History. V. 18. P. 341–361.

Ogden C.G., Hedley R.H., 1980. An atlas of freshwater testate amoebae. Oxford: Oxford University Press. 222 p.

Oliverio A.M., Lahr D.J.G., Nguyen T., Katz L.A., 2014. Cryptic diversity within morphospecies of testate amoebae (Amoebozoa: Arcellinida) in New England bogs and fens // Protist. V. 165. P. 196–207.

Oliverio A.M., Lahr D.J.G., Grant J., Katz L.A., 2015. Are microbes fundamentally different than macroorganisms? Convergence and a possible case of neutral phenotypic evolution in testate amoeba (Amoebozoa: Arcellinida) // Royal Society Open Science. V. 2. https://doi.org/10.1098/rsos.150414

Penard E., 1890. Études sur les Rhizopodes d'eau douce // Memoires de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève. V. 31. P. 1–230.

Penard E., 1905. Sarcodinés // Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Volume I. Genève: Musée d'Histoire Naturelle de Genève. P. 1–164.

Qin Y., Man B., Kosakyan A., Lara E., Gu Y., Wang H., Mitchell E.A.D., 2016. *Nebela jiuhuensis* nov. sp. (Amoebozoa; Arcellinida; Hyalospheniidae): a new member of the *Nebela saccifera–equicalceus–ansata* group described from *Sphagnum* peatlands in south-central China // Journal of Eukaryotic Microbiology. V. 63. P. 558–566.

Reukauf E., 1912. Zur Encystierung von *Euglypha alveolata* // Zoologischer Anzeiger. V. 39. P. 372–375.

Schönborn W., 1992. Adaptive polymorphisam in soil-inhabiting testate amoebae (Rhizopoda): its importance for delimitation and evolution of asexual species // Archiv für Protistenkunde. V. 142. P. 139–155.

Schönborn W., Peschke T., 1988. Biometric studies on species, races, ecophenotypes and individual variations of soil-inhabiting Testacea (Protozoa, Rhizopoda), including *Trigonopyxis minuta* n. sp. and *Corythion asperulum* n. sp. // Archiv für Protistenkunde. V. 136. P. 345–363.

Singer D., Kosakyan A., Pillonel A., Mitchell E.A.D., Lara E., 2015. Eight species in the *Nebela collaris* complex: *Nebela gimlii* (Arcellinida, Hyalospheniidae), a new species described from a Swiss raised bog // European Journal of Protistology. V. 51. P. 79–85.

Singer D., Kosakyan A., Seppey C.V.W., Pillonel A., Fernández L.D., Fontaneto D., et al., 2018. Environmental filtering and phylogenetic clustering correlate with the distribution patterns of cryptic protist species // Ecology. V. 99. P. 904–914.

Smith H.G., Bobrov A., Lara E., 2007. Diversity and biogeography of testate amoebae // Protist diversity and geographical distribution. *Foissner W., Hawksworth D.L.* (Eds.). Dordrecht: Springer. P. 95–109.

Štěpánek M., 1963. Die Rhizopoden aus Katanga (Kongo-Afrika) // Annales du Musée royal de l'Afrique centrale (Tervuren). V. 117. P. 9–91.

Todorov M., 2002. Morphology, biometry and ecology of *Nebela bigibbosa* Penard, 1890 (Protozoa: Rhizopoda) // Acta Protozoologica. V. 41. P. 239–244.

Todorov M., 2010. *Nebela golemanskyi* sp. nov., a new sphagnicolous testate amoeba from Bulgaria (Amoebozoa: Arcellinida, Nebelidae) // Acta Protozoologica. V. 49. P. 37–43.

Todorov M., Bankov N., 2019. An atlas of *Sphagnum*-dwelling testate amoebae in Bulgaria. Sofia: Pensoft. 286 p.

Todorov M., Bankov N., Ganeva A., 2018. *Longinebela ampulla* sp. n. (Arcellinida: Hyalospheniidae), a new testate amoeba from *Sphagnum* peatlands in Bulgaria // Acta Zoologica Bulgarica. V. 70. P. 285–292.

Todorov M., Golemansky V., Meisterfeld R., 2010. Is *Difflugia nebeloides* (Amoebozoa: Arcellinida) really a Difflugia? Re-description and new combination // Acta Zoologica Bulgarica. V. 62. P. 13–20.

Török J.K., 2001. Fine structure and biometric characterization of the shell in the rare testacean species *Hyalosphenia punctata* Penard (Protozoa: Testacealobosia) // Acta Protozoologica. V. 40. P. 291–296.

Van Breemen N., 1995. How *Sphagnum* bogs down other plants // Trends in Ecology & Evolution. V. 10. P. 270–275.

Van Oye P., 1941. Die Rhizopoden des Sphagnetums bei Krisuvik auf Island // Biologisch Jaarboek (Dodonaea). V. 8. P. 284–305.

Van Oye P., 1956. Rhizopoda Venezuelas. Mit bezonderer Berüchsichtigung ihrer Biogeographie // Ergebnisse der deutschen lomnologischen Venezuela-Expedition 1952. Volume I. Berlin: Deutscher Verlag der Wissenschaften. P. 329–360.

Wailes G.H., 1912. Freshwater Rhizopoda and Heliozoa from the states of New York, New Yersey, and Georgia, U.S.A.; with supplemental notes on Seychelles species // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 32. P. 121–161.

Wanner M., 1999. A review on the variability on testate amoebae: methodological approaches, environmental influences and taxonomical implications // Acta Protozoologica. V. 38. P. 15–29.

Weber H., 1965. Über die Paarung der Gamonten und den Kerndualismus der Foraminifere *Metarotaliella parva* Grell // Archiv für Protistenkunde. V. 108. P. 217–270.

Yu Z., Zhang W., Liu L., Yang J., 2014. Evidence for two different morphotypes of *Difflugia tuberspinifera* from China // European Journal of Protistology. V. 50. P. 205–211.

Zapata J., Fernández L., 2008. Morphology and morphometry of *Apodera vas* (Certes, 1889) (Protozoa: Testacea) from two peatlands in southern Chile // Acta Protozoologica. V. 47. P. 389–395.

Zapata J., Yáñez M., Rudolph E., 2008. Tecamebianos (Protozoa: Rhizopoda) de una turbera del Parque Nacional Puyehue (40°45′ S; 72°19′ W), Chile // Gayana. V. 72. P. 9–17.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ВИДА *LONGINEBELA TUBULOSA* (ARCELLINIDA, HYALOSPHENIFORMES) ИЗ ВОСТОЧНОЙ ГЕРЦЕГОВИНЫ

С. Д. Лукета*

Университет города Нови-Сад, Естественно-научный факультет, Отделение биологии и экологии, Площадь Досеция Обрадовича 2, Нови-Сад, 21000 Сербия

**e-mail: stefanluketa@yahoo.com*

Род *Longinebela* включает пять видов раковинных амеб, характеризующихся крупными удлиненно-грушевидными раковинами. Боковые края сходятся по направлению к устью, формируя довольно отчетливую шею. *Longinebela tubulosa* – типовой вид, имеющий космополитическое распространение, но очень плохо изученный с точки зрения морфологической изменчивости. В статье представлена информация о морфологической изменчивости *L. tubulosa*, на основе анализа 2630 особей из популяции, обитающей в сфагновом биотопе в Восточной Герцеговине. Минимальная изменчивость (5.49%) наблюдалась для отношения ширины раковинки к длине раковинки, тогда как максимальный коэффициент вариации (16.38%) наблюдался для ширины раковинки. Результаты анализа распределения частот длины и ширины раковинки указывают на то, что эта популяция обладает непрерывным полиморфизмом. Обсуждаются экологические и биологические причины, которые могут являться причинами полиморфизма. Подчеркивается необходимость дальнейшего изучения молекулярного разнообразия, экологии и жизненного цикла этой популяции.

Ключевые слова: Amoebozoa, биометрия, морфометрия, протисты, раковинные амебы, таксономия

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 256–263

UDC 59.592.599

PLANARIANS (PLATHELMINTHES, TRICLADIDA, DENDROCOELIDAE) OF BAIKAL ORIGIN IN THE BOGUCHANY RESERVOIR OF THE ANGARA RIVER

© 2021 г. A. G. Porfiriev[a, *], A. G. Koroleva[b], E. P. Zaytseva[b], S. V. Kiril'chik[b], O. A. Timoshkin[b]

[a] Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

[b] Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia

*e-mail: andreyporfiriev@yandex.ru

Received December 29, 2019
Revised January 30, 2020
Accepted April 29, 2020

Planarians of Baikal origin, subendemics, found in the Boguchany Reservoir, which is located more than 1000 km away from Lake Baikal, were described. The sampled specimens were referred to four genera. The genus *Bdellocephala* De Man 1875 was represented by the species *Bdellocephala angarensis* (Gerstfeldt 1858), *Archicotylus* Korotneff 1912 by the species *Archicotylus decoloratus* (Korotneff 1912), *Microarchicotylus* Timoshkin et Porfiriev 2015 by juvenile planarian specimens, and *Baikalobia* Kenk 1930 by the species *Baikalobia raddei* (Sabussov 1911). Of special interest is the finding of *B. raddei*, because this species has hitherto never been recorded in Lake Baikal. all previous reports having been confined to the mouth of Angara River. For many years, this latter fact was used to substantiate the hypothesis of a non-Baikal origin of all *Baikalobia* planarians. In this study, the phylogenetic analysis of *B. raddei*, as well as the planarians of the genera *Archicotylus*, *Microarchicotylus*, *Rimacephalus*, *Baikaloplana*, and *Bdellocephala*, was performed based on several regions of the ribosomal genes ITS1, 5.8S and ITS2. The morphological and physiological characteristics that enabled some Baikal planarians to leave the lake and get adapted to new ecological conditions is an area of further research.

Keywords: subendemics, rRNA, *Microarchicotylus* sp., *Archicotylus decoloratus*, *Bdellocephala angarensis*, *Baikalobia raddei*

DOI: 10.31857/S0044513421030090

Freshwater triclads or planarians (Plathelminthes, Tricladida) is the characteristic component of the Baikal fauna. All Baikal planarians are endemic and collectively belong to the single family Dendrocoelidae, even though the water bodies around Lake Baikal are also inhabited by planarians of another family – Planariidae. This is a striking example of incompatibility of the Baikal fauna (Livanov, 1961; Porfirieva, 1977). Beyond the lake margins, certain species of Baikal planarians are known from the basins of the Angara and Yenisei Rivers (Rubtsov, 1928; Zabusova-Zhdanova, 1955; Golyshkina, 1963, 1966, 1969, 1970; Kozhov, 1972; Porfirieva, 1973, 1977). Previously, 12 planarian species of Baikal origin were described from the Angara River (Porfirieva, 1977). According to the recent biogeographic classification of aquatic and amphibiotic fauna of the Baikal region (Takhteev, 2009), all planarian species inhabiting the Boguchany Reservoir are Baikal subendemics, i.e., despite having been first described from Lake Baikal, they are not actually endemic to it.

The Baikal-Angara hydrobionts, including subendemic planarians, freely spread along the Angara River bed before the construction of the Angara chain of power plants and subsequent development of water reservoirs (Pleshanov, Takhteev, 2008). When the barriers emerged, the endemic hydrobionts of Baikal origin either disappeared or adjusted themselves to the new conditions (fast-flowing rivers – water reservoirs with nearly standing water) (Pleshanov, Takhteev, 2008), as well exemplified by the Boguchany Reservoir. This water reservoir appeared after the construction of the Boguchany power plant, which was first brought into operation in 2012, and lies 1400 km away from Lake Baikal along the Angara River area. In July 2016, a complex study of the Boguchany Reservoir, including phyto- and zoobenthos residing here, was performed as part of its biodiversity monitoring by Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences. The investigation of zoobenthic organisms also included the collection of flat worms, such as planarians. The sampled planarian specimens

Table 1. Planarian species used for phylogenetic analysis

Sampling site	Specimen designations	Sampling site
1. *Bdellocephala angarensis* (Gerstfeldt 1858)	Bd.a.B	Boguchany Reservoir
	Bd.a.11–13	Lake Baikal, Maloe More Strait
2. *B. melanocinerea* (Korotneff 1912)	Bd.m.1	Lake Baikal, Bol'shoi Ushkanii Island
3. *B. baikalensis* (Sabussov 1903)	Bd.b. Bd.b.1	Lake Baikal, Listvennichnyi Gulf
4. *Microarchicotylus stringulatus* (Korotneff 1912)	M.s.1–M.s.2	Lake Baikal, Listvennichnyi Gulf
	M.s.3	Lake Baikal, BPPP
5. *Rimacephalus pulvinar* (Grube 1872)	R.p.	Lake Baikal, Chivyrkuiskii Gulf
6. *Baikaloplana valida* (Korotneff 1912)	B.val.	Lake Baikal, Barguzinskii Gulf
7. *Archicotylus decoloratus* (Korotneff 1912)	A.d.1	Lake Baikal, Listvennichnyi Gulf
	A.d.2	Lake Baikal, Bol'shoi Ushkanii Island
8. *Baikalobia variegata* (Korotneff 1912)	B.v. B.v.1	Lake Baikal, Listvennichnyi Gulf
9. *B. copulatrix* (Korotneff 1912)	B.c.	Lake Baikal, Listvennichnyi Gulf
10. *B. raddei* (Sabussov 1911)	B.r.	Boguchany Reservoir
11. *B. elochinensis* (Porfiriev 2018)	E1	Lake Baikal, Cape Elokhin
12. *B. guttata* (Gerstfeldt 1858)	Zg1	Lake Baikal, Zagli-Nur
	EL1	Lake Baikal, Cape Elokhin
	PL1	Lake Baikal, Cape Berezovyi, Polygon
13. *Phagocata sibirica* (Sabussov 1903)	P.s.	Zhilishche Stream, Bol'shye Koty Village

were referred to the following four genera: *Bdellocephala*, *Archicotylus*, *Microarchicotylus*, and *Baikalobia*. All the genera, except *Bdellocephala*, are endemic to Lake Baikal based on their origin. *Bdellocephala* planarians are the only ones living in Palearctic water bodies.

The purpose of the research was to study the collected samples of triclads from the Boguchany Reservoir and to analyze the representatives of the Baikal and Boguchany fauna of planarians from the phylogenetic perspective.

MATERIALS AND METHODS

Planarians representing different species were collected by E.P. Zaytseva in July 2016 from the depth of 5–7 m in the Boguchany Reservoir. Histological sections were made following the standard protocol. The slides were stained according to Mallory (Romeis, 1953). Schematic reconstructions of the copulatory organ were performed using the serial photos obtained under the Axio Imager M2 Carl Zeiss microscope. The histological reconstructions were based on the medial sections of adult planarian specimens; the slides and samples are stored at the Department of Zoology and General Biology, Kazan Federal University (Table 1).

Phylogenetic analysis was carried out on Baikal planarians from six genera (12 species in total). The planarian specimen identified as a representative of the family Planariidae was taken as an outgroup. Species names and sampling sites are given in table. DNA extraction, PCR of the ITS1-5.8S-ITS2 ribosomal cluster region, and sequencing were performed as described previously (Porfiriev et al., 2018).

The nucleotide sequences were aligned using the MAFFT v. 7.42 (Katoh, Standley, 2013) offered by EMBL-EBI service (Madeira et al., 2019). The genetic distances were calculated in the MEGA v. 7 (Kumar et al., 2016) using the K2P model (Kimura, 1980); the phylogenetic relationships were analyzed with the help of NJ (Saitou, Nei, 1987) in the MEGA v. 7 and GTR + I + G model in the MrBayes v. 3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). The significance of nodes in the tree was tested by posterior probability and bootstrap test (Felsenstein, 1985).

RESULTS

Genus ***Bdellocephala*** De Man 1875

M a t e r i a l: two series of sagittal sections (Bd1, Bd2), planarians sampled on July 7, 2016, sample № 8, Boguchany Reservoir, section 1, depth 5.8 m.

B. angarensis is the only representative of the genus *Bdellocephala* among the planarians collected from the Boguchany Reservoir. Since all the collected specimens were immature, they were identified based on

their external appearance. Subsequent phylogenetic analysis confirmed that these triclads belong to the species *B. angarensis* (see below). The species was earlier recorded in the Angara River near Irkutsk (Gerstfedt, 1858; Rubtsov, 1928), as well as in the area from the headwaters of the river up to the place where it flows into the Kat River (Golyshkina, 1970). Porfirieva (1977) described *B. angarensis* as the largest and most frequent planarian species in the Angara River. Zabusova-Zhdanova (1955) registered this species in the Yenisei River, 180 km above the mouth of the Angara River.

Genus ***Archicotylus*** Korotneff 1912

M a t e r i a l: three series of sagittal sections (dec1, dec2, dec3), planarians sampled on July 10, 2016, sample № 39, Boguchany Reservoir, section 4, depth 26 m.

Planarians of the genus *Archicotylus* were abundantly represented in the samples by the type species *A. decoloratus*. Based on their elongated and thin body, non-pigmented dorsal side, a pair of eyes, and copulatory organ structure, they were identified as *A. decoloratus*. The previous findings (Rubtsov, 1928) of this species were made in the Angara River near Irkutsk.

Genus ***Microarchicotylus*** Timoshkin et Porfiriev 2015

M a t e r i a l: two series of sagittal sections, planarians sampled on July 7, 2016, sample № 8, Boguchany Reservoir, section 1, depth 7 m, bottom substrate – gray sand without silt.

Based on the external features (dwarf forms, a pair of eyes, coloration of the dorsal side), these planarian forms were preliminary identified as belonging to the genus *Microarchicotylus*. Unfortunately, the samples contained only juvenile specimens, thereby making it impossible to identify them to the species level. The previous records of the type species of this genus, *Microarchicotylus stringulatus* (Korotneff 1912), were made in the Angara River near Irkutsk (Rubtsov, 1928).

Genus ***Baikalobia*** Kenk 1930

M a t e r i a l: four series of sagittal sections (cop1–cop4), planarians sampled on July 7, 2016, sample no. 7, Boguchany Reservoir, section 1, depth 5 m.

Based on the external (Fig. 1) and internal features, these triclads were identified as *B. raddei*. The dorsal body part of *B. raddei* is dark brown. The structure of the copulatory organ is characteristic of *B. raddei*: the canal of copulatory bursa runs alongside the copulatory organ; the latter has a single adenodactyl oriented posteriorly and slightly laterally, which is distinguishing for this species (Fig. 2). *B. raddei* was earlier found near the mouth of the Angara River, on stones in the offshore area and at small depths (Porfirieva, 1977). Therefore, our data suggest that the habitat range of this species is significantly larger.

Phylogenetic analysis

A total of 20 sequences were obtained for the ITS1-5.8S-ITS2 region (982–1217 bp). The sequences were deposited in the NCBI database under the accession numbers MK426771-MK426791. The analysis also included the sequences for *B. elochinensis* Porfiriev et Timoshkin 2018 (E1) and *B. guttata* (Gerstfeldt, 1858) (EL1) from our previous research (KY848669 and KY848669, respectively; Porfiriev et al., 2018). After the alignment, 903 positions were analyzed without indels; 401 positions were found to be informative. The genetic distances (*d*) within the non-endemic genus *Bdellocephala* and between the remaining endemic genera were in the range of 0.01–0.1 and 0.007–0.13, respectively. Therefore, the intraspecific differences in the genus *Bdellocephala* are generally at the same level as those between species of different genera of other Baikal planarians. If the sequences for *Bdellocephala* planarians are compared to the latter ones, the *d* values increase up to 0.35 on average. The genetic distances between *B. angarensis* planarians of Baikal and Boguchany origin were zero. *B. raddei* from the Boguchany Reservoir was closest to *B. copulatrix* ($d = 0.007$) among all Baikal planarians. Other representatives of this genus (*B. elochinensis*, *B. guttata*, and *B. variegata* (Korotneff 1912)) were more different from *B. raddei* ($d = 0.021$, 0.026, and 0.041, respectively).

The inferred phylogenetic tree is shown in Fig. 3 (Fig. 3). All the studied planarians fall into two distinct clusters – the genus *Bdellocephala* and other endemic genera. The genus *Bdellocephala* is represented in our study by three species: *B. melanocinerea* (Korotneff 1912) and *B. angarensis*, including a specimen from the Boguchany Reservoir, are closely related; *B. baikalensis* (Sabussov 1903) forms a separate branch of this cluster. Another cluster contains several clades with high support values – *M. stringulatus*; the clade of giant planarians, including *B. valida* (Korotneff 1912) and *R. pulvinar* (Grube 1872); *A. decoloratus*; and planarians of the genus *Baikalobia*. The relationships between these clades are not clear. In the clade of Baikalobia, *B. raddei* found in the Boguchany Reservoir is closely related to *B. copulatrix*.

DISCUSSION

The findings of Baikal planarians outside the lake margins have been reported by a number of researches (Rubtsov, 1928; Zabusova-Zhdanova, 1955; Golyshkina, 1963, 1966, 1969, 1970; Kozhov, 1972; Porfirieva, 1973, 1977) during the 20th century. From this perspective, planarian species belonging to the genera *Baikalobia*, *Archicotylus*, and *Microarchicotylus*, which

Fig. 1. External appearance of *Baikalobia raddei*: *A* – dorsal view, *B* – ventral view.

were registered in the Boguchany Reservoir, are of special interest.

The migration of these triclads can be explained by the fact that the hydrochemical regime of the Angara River in the past was generally the same as that of Lake Baikal (low water temperatures, high concentrations of dissolved oxygen). The geological age of the Angara flow is estimated around 60000 years (Kononov, Mats, 1986): it can be taken as the time when the above-mentioned planarian species of Baikal origin must have distributed downstream along the river bed.

Particular attention should be paid to *B. raddei*, for which the morphological (Figs. 1, 2) and molecular (Fig. 3) data were obtained. *B. raddei* was first described by Zabusov (1911) from G.I. Radde's collection. However, the exact area of finding was not specified. It was only mentioned that the specimens were sampled in Eastern Siberia. Later, Porfirieva (1977) recorded this species near the headwaters of the Angara River, where it occurred regularly until the late 1960s (the latest sections of *B. raddei* are stored in the collection of the Zoological Museum of Kazan Federal University, the specimens were sampled in the mouth of the Angara River on June 3, 1969 by R. Mansurov). The problem of the origin of *B. raddei* is controversial. It has been still widely discussed whether *B. raddei* first appeared in the lake and then left it or its ancestor evolved in the river system after the migration. N.A. Porfirieva assumed that the ancestral form of all *Baikalobia* planarians resembled *B. raddei*, had a single adenodactyl (similarly to the modern species), and settled in Lake Baikal separately from other Baikal triclads (Porfirieva, 1977). Our molecular data suggest that *B. raddei* is similar to *B. copulatrix* with the number of adenodactyls ranging from 7 to 9, being unrelated to the ancestral form, from which all *Baikalobia* planarians were later derived (Fig. 3). Previously, it was revealed that *Baikalobia* planarians evolved from adenodactyl-deprived den-

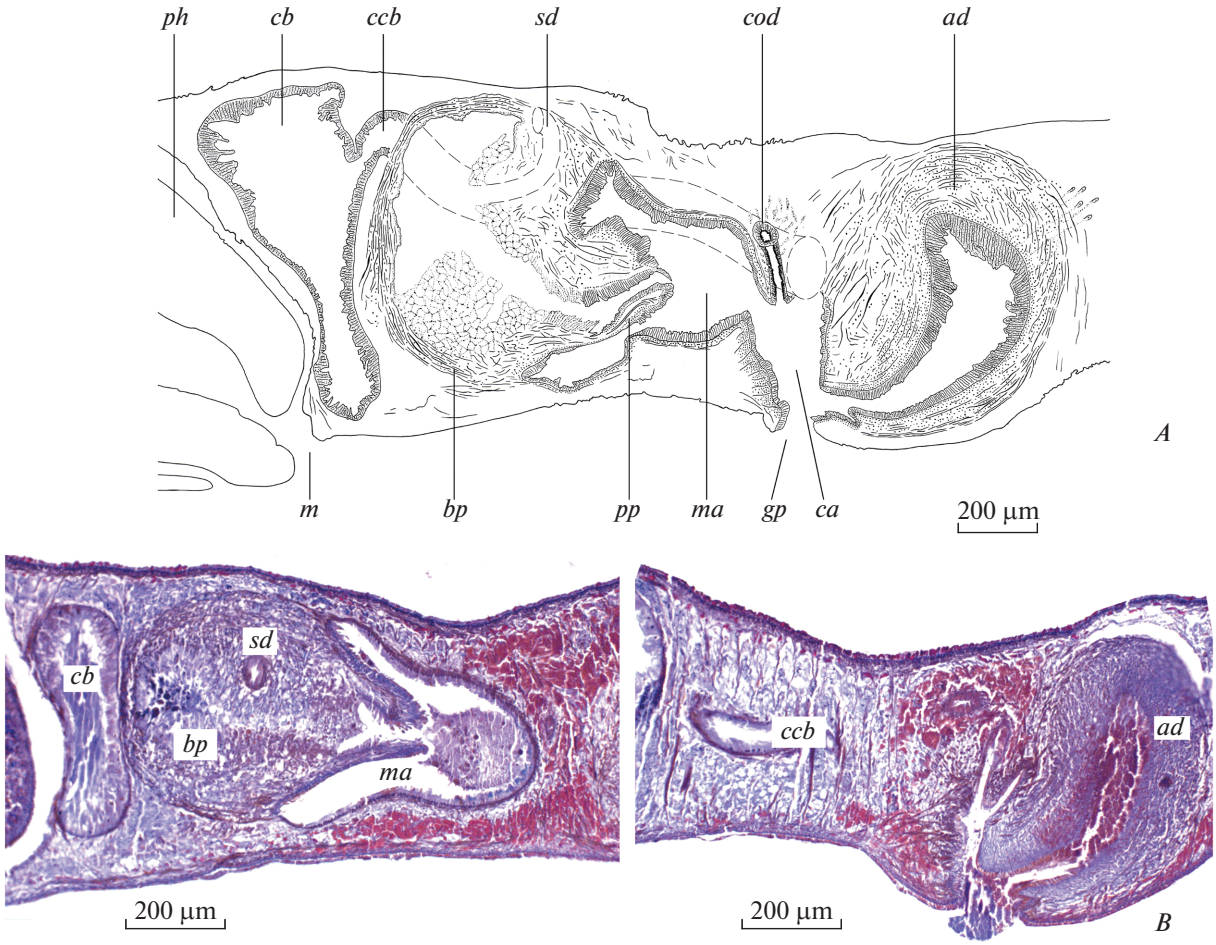

Fig. 2. *Baikalobia raddei*: *A* – copulatory organ reconstruction, *B* – a series of sagittal sections through copulatory organ.

drocoelids inside Lake Baikal (Kuznedelov et al., 1996).

Bdellocephala representatives inhabiting the same water body are widespread in the entire Palearctic region. The fact that the ITS1-5.8S-ITS2 sequences of *B. angarensis* of Baikal and Boguchany origin match each other perfectly (Fig. 3) can be attributed to the conservatism of the analyzed region of the ribosomal cluster, because there is no evidence of intraspecific polymorphism within it. Another reason can be the young age of *B. angarensis* population from the Boguchany Reservoir. The natural migration of *B. angarensis* from Lake Baikal along the Angara River bed probably ended after the Irkutsk HPS was commissioned in 1956.

As for the evolution of other Baikal planarians, our phylogenetic reconstruction based on the ITS1-5.8S-ITS2 region is generally consistent with that one for the short 18S rRNA fragment (Kuznedelov et al., 1996, 2000) and the actin gene region (Koroleva et al., 2013). Two large clusters can be distinguished – *Bdellocephala* (cluster I) and other Baikal planarians (cluster II), among which the above-described *Baikalobia* form a separately evolving clade (Fig. 3). The highest similarity was observed between *B. copulatrix*, *B. raddei, B. elochinensis*, and *B. guttata*, whereas *B. variegata* holds a basal position in this genus. The giant *B. valida* (the largest freshwater planarian in the world reaching 20–40 cm in length (Timoshkin, 1994)) and *R. pulvinar* planarians living in deep waters nested in a separate clade close to other small planarians of cluster II, which again confirms the hypothesis that giant planarians originated from small-sized littoral forms (Porfirieva, 1977; Timoshkin, 1994). Some giant planarians have creeping folds and numerous compound suckers; they are also characterized by a more complex structure of the muscular-glandular sac and copulatory organ (Porfirieva, 1977; Timoshkin, 1994). It is interesting that *M. stringulatus*, which is characterized by "dwarfness" (5–6 mm in length), bright coloration, and specific structure of the copulatory organ (Porfiriev, Timoshkin, 2016), resides in the same cluster (Fig. 3). Such diverse morphological features could have occurred in the process of evolution as result of

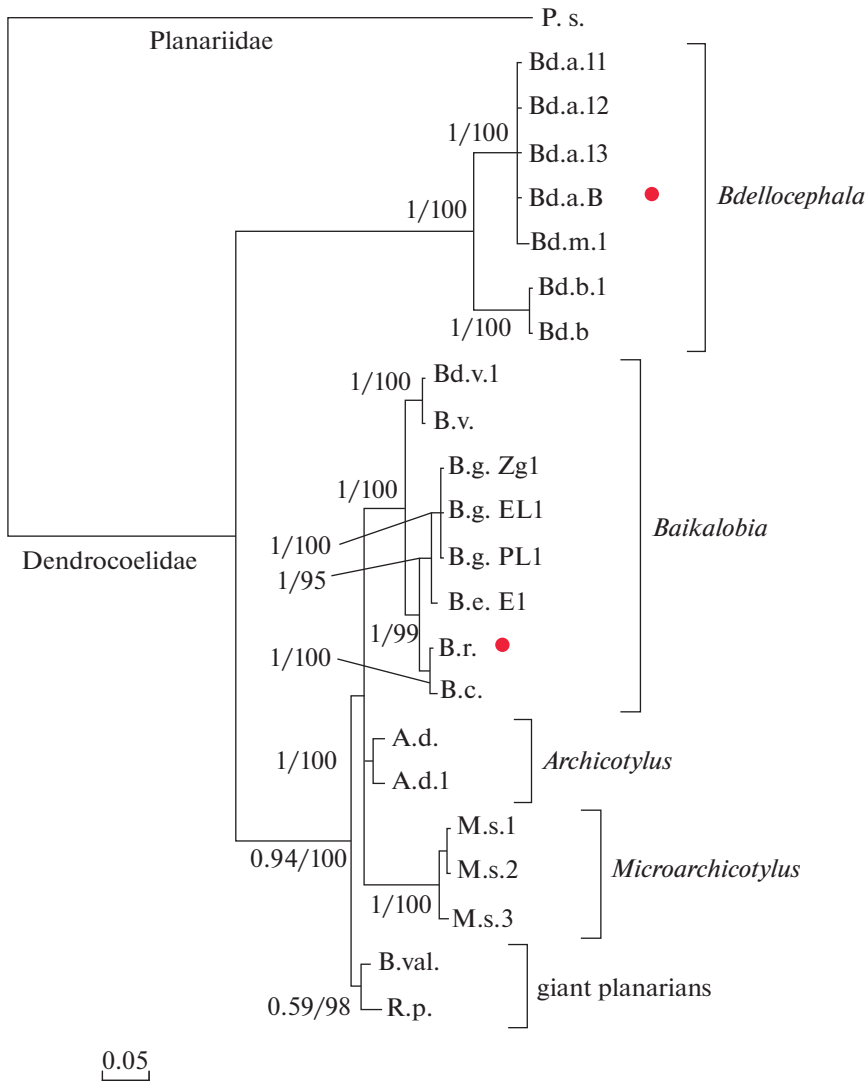

Fig. 3. Phylogenetic tree of Baikal planarians reconstructed from the sequences of the ribosomal cluster ITS1-5.8S-ITS2 (903 bp). The individuals found in the Boguchansky reservoir are marked with a circle. The nodes of the tree indicate the values of a posteriori probability (MrBayes v.3.1.2) and bootstrap test (MEGA 7). The nodes without values have low support. The scale bar shows genetic distances. Full names of species are given in Table 1.

adaptive or non-adaptive radiation (Czekanski-Moir, Rundell, 2019).

Since the morphological evolution of Baikal planarians proceeded in different directions, new planarian species – capable of expanding their habitat range beyond the lake – emerged, as seen in the case with the subendemics of Baikal origin. Despite the construction of the Angara chain of power plants, a barrier hampering the distribution of Baikal endemics downstream of the river, the populations of subendemics from Lake Baikal are still resitered in the Boguchany Reservoir.

Abbreviations in figures: *ad* – adenodactyl, *bp* – bulb of penis, *ca* – common atrium, *cb* – copulatory bursa, *ccb* – canal of copulatory bursa, *cod* – common oviduct, *gp* – gonopore, *m* – mouth, *ma* – male atrium, *ph* – pharynx, *pp* – penis papilla, *sd* – seminal duct.

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project no. 18-34-00395 “The investigation of fauna of endemic planarians of the littoral zone of Lake Baikal: biodiversity in the light of phylogeny” and performed in the framework of the state budgetary theme no. 0345-2019-0009 (AAAA-A16-116122110067-8) “Large-scale changes in the ecology and biodiversity of littoral communities of Lake Baikal: interdisciplinary research, searching for causes, and development forecast”.

REFERENCES

Czekanski-Moir J.E., Rundell R.J., 2019. The ecology of nonecological speciation and nonadaptive radiations // Trends in Ecology and Evolution. V. 34. P. 400–415.

Felsenstein J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. V. 39. P. 783–791.

Gerstfeldt G., 1858.Űber einige zum Theil neuen Arten von Platoden, Anneliden, Myriapoden und Crustaceen Sibiriens // Mem. Des Savants etrangers de l'Academi. St. Peterbourg. Bd. 8. P. 261–269.

Golyshkina R.A., 1963. Benthos of the Irkutsk Reservoir in the first years of its use (1957–1961). Biological aspects of studying water reservoirs // Trudy Instituta Biologii Vnutrennikh Vod. V. 6. P. 91–107.

Golyshkina R.A., 1966. Zoobenthos of the Angara River and Irkutsk Reservoir // In Proceedings of the Conference on Biological Productivity of Water Bodies in Siberia. Irkutsk. P. 126–128.

Golyshkina R.A., 1969. Zoobenthos of the Angara headwaters and Irkutsk Reservoir // In Biological Productivity of Water Bodies in Siberia. M.: Nauka. P. 86–93.

Golyshkina R.A., 1970. Zoobenthos of the Angara River // In Extended Abstract of Candidate's Dissertation in Biology. Izdatel'stvo Irkutskogo Universiteta. Irkutsk. 35 p.

Huelsenbeck J., Ronquist F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. V. 17. P. 754–755.

Katoh K., Standley D.M., 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability // Molecular Biology and Evolution. V. 30. P. 772–780.

Kimura M., 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // Journal of Molecular Evolution. V. 16. P. 111–120.

Kononov E.E., Mats V.D., 1986. History of the Baikal water runoff // Izvestiya Vuzov, Seriya Geologiya i Razvedka. V. 6. P. 91–98.

Koroleva A.G., Evtushenko E.V., Timoshkin O.A., Vershinin A.V., Kiril'chik S.V., 2013. Telomeric DNA length and phylogenetic relationship of Baikal and Siberian planarians (Turbellaria, Tricladida) // Cell and Tissue Biology. V. 7. P. 369–374.

Korotneff A.A., 1912. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Zoologischen Expedition nach dem Baikal-See. Kiew, Berlin: Funfte Lieferung. S. 4–28.

Kozhov M.M., 1972. Essays on Lake Baikal // Vostochno-Sibirskoe Knizhnoe Izdatel'stvo. Irkutsk. P. 123–132.

Kumar S., Stecher G., Tamura K., 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // Molecular Biology and Evolution. V. 33. P. 1870–1874.

Kuznedelov K.D., Novikova O.A., Naumova T.V., 2000. Molecular and genetic typification of planaria genus *Bdellocephala* (Dendrocoelidae, Tricladida, Turbellaria) from Baikal Lake and estimation of its specific variability // Zhurnal Obshchei Biologii. V. 61. P. 336–344.

Kuznedelov K.D., Timoshkin O.A., Kumarev V.P., 1996. Molecular phylogeny of planarians (Turbellaria, Tricladida, Paludicola) of Lake Baikal deduced from 18S RNA sequence data // Molekulyarnaya Biologiya. V. 30. P. 1316–1325.

Livanov N.A., 1961. Essays on Baikal planarians // Trudy Obshchestva Estestvoispytatelei pri Kazanskom Universitete "Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta". V. 121. P. 256–286.

Madeira F., Mi Park Y., Lee J., Buso N., Gur T., Madhusoodanan N., Basutkar P., Tivey A.R.N., Potter S.C., Finn R.D., Lopez R., 2019. The EMBL-EBI search and sequence analysis tools APIs in 2019 // Nucleic Acids Research. V. 47. P. 636–641.

Pleshanov A.S., Takhteev V.V., 2008. Refugiums in the Baikal Siberia as the reserves of unique biodiversity // In Life Development during Abiotic Changes on the Earth: Proceedings of the Scientific and Practical Conference. Novosibirsk. P. 385–370.

Porfiriev A., Zaytseva E., Koroleva A., Kiril'chik S., Timoshkin O., 2018. *Baikalobia elochinensis* sp. n. (Plathelminthes, Tricladida, Continenticola), a new species of endemic Baikal planarians: morphological and genetic comparison with the type species *Baikalobia guttata* (Gerstfeldt, 1858) // Zootaxa. V. 4472. P. 563–572.

Porfiriev A.G., Timoshkin O.A., 2016. *Microarchicotylus ochroleucus* gen. et sp. n. (Plathelminthes, Tricladida, Paludicola): a new genus and species of dwarf planarians in Lake Baikal // Biology Bulletin. V. 43. P. 602–611.

Porfirieva N.A., 1973. The Fauna of Planarains of Lake Baikal // Izdatel'stvo Kazanskogo Universiteta. Kazan. 190 p.

Porfirieva N.A., 1977. Planarians of Lake Baikal. Sibirskoe Otdelenie. Novosibirsk: Nauka. 208 p.

Romeis B., 1953. The Microscopic Technique. Moscow: Inostrannaya Literatura. 718 p.

Rubtsov I.A., 1928. On understanding the fauna of planarians in the Angara River // Russkii Gidrobiologicheskii Zhurnal. V. 7. P. 190–197.

Saitou N., Nei M., 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Molecular Biology and Evolution. V. 4. P. 406–425.

Takhteev V.V., 2009. The diversity of ecological and biogeographical groups of hydrobionts in the biota of water bodies of the Baikal rift zone // In The Biota of Water Bodies of the Baikal Rift Zone. Izdatel'stvo Irkutskogo Gosudarstvennogo Universiteta. P. 193–202.

Timoshkin O.A., 1994. The origin and evolution of free-living turbellarian fauna in Lake Baikal // Zoologicheskii Zhurnal. V. 73. P. 35–50.

Zabusov I.P., 1911. Studies on the morphology and systematics of planarians of Lake Baikal. Genus *Sorocelis* Grube // Trudy Obshchestva Estestvoispytatelei pri Kazanskom Universitete. V. 43. P. 1–422.

Zabusova-Zhdanova Z.I., 1955. New data on the distribution of planarians in Siberia // Zametki po Faune i Flore Sibiri. V. 18. P. 50–54.

ПЛАНАРИИ (PLATHELMINTHES, TRICLADIDA, DENDROCOELIDAE) БАЙКАЛЬСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В БОГУЧАНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ РЕКИ АНГАРА

А. Г. Порфирьев[1, *], А. Г. Королева[2], Е. П. Зайцева[2], С. В. Кирильчик[2], О. А. Тимошкин[2]

[1]*Казанский федеральный университет, Казань, 420008 Россия*

[2]*Лимнологический институт, Сибирское отделение, Российская Академия наук, Иркутск, 664033 Россия*

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

Описаны планарии байкальского происхождения. Субэндемики обнаружены в Богучанском водохранилище, расположенном более чем в 1000 км от озера Байкал. Отобранные образцы были отнесены к четырем родам. Род *Bdellocephala* De Man 1875 был представлен видом *Bdellocephala angarensis* (Gerstfeldt 1858), род *Archicotylus* Korotneff 1912 – видом *Archicotylus decoloratus* (Korotneff 1912), род *Microarchicotylus* Timoshkin et Porfiriev 2015 – ювенильными экземплярами планарий, род *Baikalobia* Kenk 1930 – видом *Baikalobia raddei* (Sabussov 1911). Особый интерес представляет находка *B. raddei*, поскольку этот вид никогда ранее не был обнаружен в озере Байкал, а все предыдущие места находок были ограничены устьем реки Ангара. В течение многих лет последний факт использовался для обоснования гипотезы о небайкальском происхождении всех байкальских планарий. В этом исследовании филогенетический анализ *B. raddei* и планарий родов *Archicotylus*, *Microarchicotylus*, *Rimacephalus*, *Baikaloplana* и *Bdellocephala* был выполнен на основе нескольких областей рибосомных генов (ITS1, 5.8S, ITS2). Морфологические и физиологические характеристики, позволившие некоторым байкальским планариям покинуть озеро и адаптироваться к новым экологическим условиям, являются областью дальнейших исследований.

Ключевые слова: субэндемики, рРНК, *Microarchicotylus* sp., *Archicotylus decoloratus*, *Bdellocephala angarensis*, *Baikalobia raddei*

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 264–274

УДК 595.34:591.9

ФАУНА ПРЕСНОВОДНЫХ HARPACTICOIDA (COPEPODA) ДЕЛЬТЫ РЕКИ ЛЕНА

© 2021 г. А. А. Новиков[a], *, Е. Н. Абрамова[b], Р. М. Сабиров[a]

[a]*Казанский федеральный университет, Казань, 420008 Россия*

[b]*Усть-Ленский государственный природный заповедник, Тикси, 678400 Россия*

**e-mail: aan201097@yandex.ru*

Поступила в редакцию 30.10.2019 г.
После доработки 20.12.2019 г.
Принята к публикации 04.02.2020 г.

Впервые приведена фаунистическая сводка по пресноводным копеподам отряда Harpacticoida дельты реки Лена. Изучены разнообразные биотопы и районы дельты. В результате обнаружено 18 видов из двух семейств: Canthocamptidae и Harpacticidae. 8 из обнаруженных видов являются новыми для района исследования, 5 видов из родов *Bryocamptus*, *Canthocamptus*, *Moraria* и *Maraenobiotus*, вероятно, являются новыми для науки. Дана краткая экологическая характеристика и указаны имеющиеся отличия усть-ленских популяций от типовых. Фауна пресноводных гарпактикоид дельты включает три основные компоненты: палеарктические виды, голарктические виды и виды с “берингийским ареалом”. Приведено морфологическое описание найденного нами *Bryocamptus umiatensis* Wilson 1958. Этот вид имеет высокое сходство с недавно описанным из Кореи *Bryocamptus jejuensis* Lee et Chang 2016. Основной отличительный признак данных видов – вооружение анальной пластинки – в исследованном регионе подвергается значительной внутрипопуляционной изменчивости. Приведен ключ для определения пресноводных Canthocamptidae дельты Лены.

Ключевые слова: пресноводные Harpacticoida, Bryocamptus, ключ, дельта реки Лена

DOI: 10.31857/S0044513421010049

Веслоногие рачки из отряда Harpacticoida являются широко распространенной группой в морских и континентальных водах. В пресных водах насчитывается более тысячи видов, преимущественно из семейства Canthocamptidae (Boxshall, Defaye, 2007), которое является крупнейшим семейством в отряде и, по всей видимости, входит в одну из первых волн колонизации копеподами пресных вод (Selden et al., 2010). Гарпактикоиды встречаются в самых разнообразных биотопах, таких как озера, реки, временные лужи, микроводоемы в пазухах листьев растений, грунтовые воды (Боруцкий, 1952). Бóльшая часть представителей является бентосными формами и редко попадается в планктонную сеть, в связи с чем гарпактикоиды – самая малоизученная группа пресноводных Copepoda.

В целом, фауна пресноводных Harpacticoida российской Арктики изучена очень слабо, а наиболее изученным в этом плане районом является Большеземельская тундра (Фефилова 2010).

Река Лена впадает в море Лаптевых, ее дельта расположена на севере восточной части Якутии и занимает огромную площадь в 29630 км^2 (Schneider et al., 2009). Вся дельта находится за полярным кругом в районе многолетней мерзлоты. Большая часть территории относится к зоне тундр, за исключением южного о-ва Тит-Ары, на котором располагается самый северный массив леса Якутии (рис. 1). Как и во многих других арктических районах (Wrona et al., 2006), в дельте расположено огромное количество (около 50 тысяч) больших и малых озер (Мастахов, 1972). Копеподы, в том числе и представители Harpacticoida, играют заметную роль в пресноводных экосистемах, являясь важным звеном пищевых цепей в них.

Впервые пресноводные гарпактикоиды дельты упоминаются в статье Абрамовой (1996). Тогда было обнаружено 4 вида из семейства Canthocamptidae: *Moraria duthiei* (Scott 1896), *Moraria mrazeki* Scott 1903, *Canthocamptus glacialis* Lilljeborg 1902, *Attheyella nordenskioldi* (Lilljeborg 1902). Позднее список дополнился *Maraenobiotus brucei* (Richard 1898) и *Pesceus schmeili* (Mrazek 1893) (Nigamatzyanova et al., 2016; Abramova et al., 2017). Основной целью нашей работы является пополнение имеющихся сведений о видовом составе веслоногих ракообразных из отряда Harpacticoida в российской Арктике.

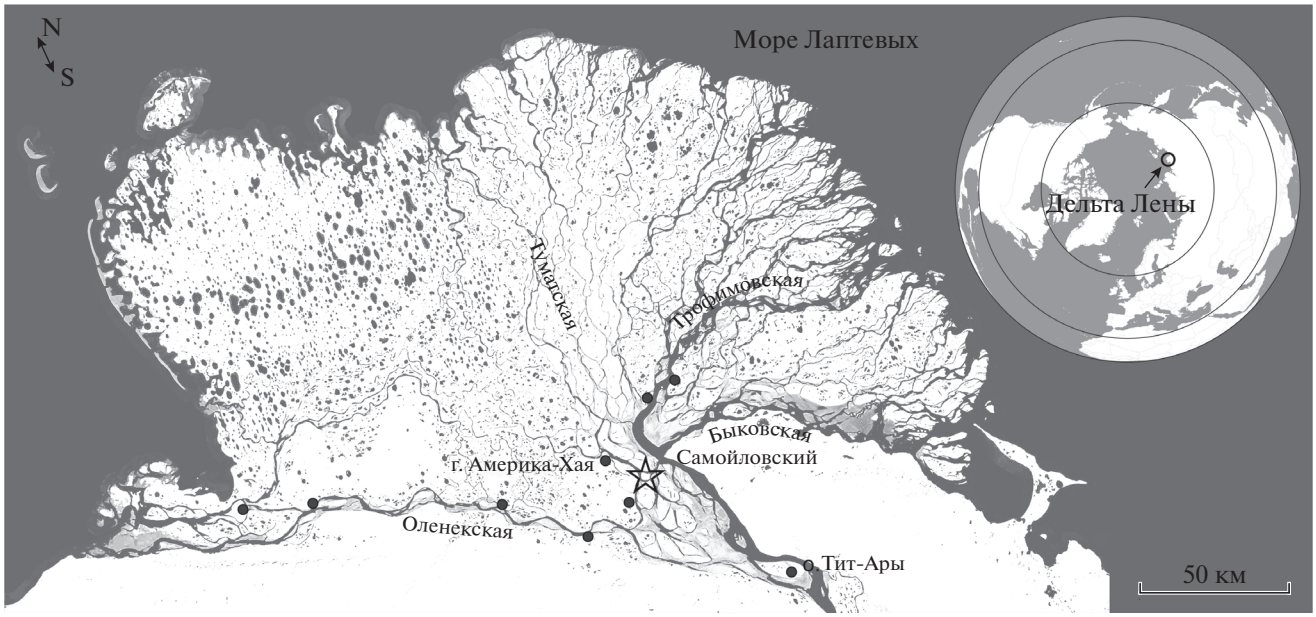

Рис. 1. Карта дельты Лены, точками отмечены районы сбора проб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проходил в 2018 и 2019 годах с апреля по сентябрь в составе российско-немецких экспедиций “Лена-2018” и “Лена-2019”.

Для исследования были выбраны водоемы разных типов: протоки, временные заливные пойменные участки, переувлажненные моховые подушки, полигональные, старичные и термокарстовые озера, небольшие ручьи и лужи, мелкие депрессии на ледовом комплексе, а также почвенная вода на границе активного слоя и мерзлоты. Почвенную воду собирали методом Карамана-Шаппюи (Malard et al., 2002). Бóльшая часть проб собрана на о-ве Самойловский, остальные районы сбора проб отмечены на карте (рис. 1).

Качественные пробы были собраны с помощью сети Апштейна и дночерпателя Ван-Вина. При сборе материала из переувлажненного мха были предусмотрены частичное разрушение растительного покрова и выдавливание воды из моховых подушек. Для сбора проб в литорали рамку сети проводили несколько раз по донному осадку. На большой глубине (более 2 м) был использован дночерпатель. После сбора образцов в сито сливали придонную воду и несколько верхних сантиметров осадка. В весенние месяцы с помощью мотобура были собраны ледяные керны с последующим вытаиванием из них организмов. В качестве фиксатора использовали формалин.

Рисунки выполнены в программе CorelDraw на основе оригинальных фото. Определение рачков проводили с помощью микроскопов Olympus BX61 и Zeiss Primo Star. Для этого использовали описания, приведенные в монографиях Боруцкого (1952), Веллса (Wells, 2007), Фефиловой (2015), Чана (Chang, 2010). Количественные данные приведены относительно численности гарпактикоид.

В тексте применены сокращения: P1–P5 – с первой по пятую пары торакальных конечностей соответственно.

ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОЕМОВ

Все исследованные водоемы по гидрологическим, гидрохимическим и фаунистическим характеристикам мы условно разбили на 4 группы (табл. 1):

1) Небольшие термокарстовые озера, в том числе полигональные

2) Крупные озера

3) Переувлажненные мхи

4) Пойменные лужи

Полигональные озера – наиболее распространенный тип водоемов дельты. Образование происходит за счет криогенных процессов в активном слое почвы и возникновения морозобойных трещин (Попов, 1958; Щукин, 1960). В зависимости от возраста и глубины полигоны могут иметь разное количество растительности. Условно, полигональные озера можно разделить на 2 группы: глубокие (около 1–1.5 м глубиной) и мелкие (менее 50–70 см глубиной) (Вишнякова, Абрамова, 2009). И те, и другие имеют всегда прозрачную воду, низкую минерализацию (в среднем от 30 до 90 мкС/см) и нейтральную pH, хотя в мелких во-

Таблица 1. Гидрологические и гидрохимические показатели основных групп водоемов

Тип водоема	Площадь водной поверхности, га	Максимальная глубина, м	Максимальная температура поверхности, °C	pH	Электропроводность, мкС/см	Содержание кислорода, мг/л
Небольшие термокарстовые озера	До 0.3	2.2	20.1	6.37–7.57	28–104	3.92–9.44
Крупные озера	0.8–56	12	14.1	6.98–7.44	66–127	6.73–8.29
Переувлажненные мхи	–	–	6.2	–	–	–
Пойменные лужи	До 0.1	1.9	18.2	6.62–7.67	88–489	6.25–9.14

Прочерк – нет данных.

доемах часто происходит незначительное повышение кислотности. Грунт представлен толстым слоем мелкодисперсного растительного детрита. Глубокие полигоны имеют небольшое количество высшей растительности, в основном представленной арктофилой (*Arctophila* sp.), и очень многочисленные колонии *Nostoc*, иногда заполняющие всю поверхность дна. Мелкие полигональные озера, как правило, сильно зарастают водной растительностью.

Крупные озера – водоемы площадью больше 30–50 м^2. Как правило, имеют смешанное старично-термокарстовое происхождение. По гидрохимическим характеристикам озера могут сильно различаться. Крупные озера имеют литоральную зону, которая может быть либо песчаной, либо заросшей околоводной растительностью, и более глубоководную зону – профундаль, также различающуюся по типам грунтов. На глубине свыше 1.5 м обычно преобладает ил мелкой фракции с примесью песка.

Переувлажненные мхи. Фактически являются наземными биотопами. Любые понижения в условиях мерзлых грунтов при отсутствии дренажа заполняются водой. Часто переувлажненные мхи можно найти на местах весенних ручьев и луж, по берегам небольших озер и полигонов, а также в депрессиях или на местах мелких полигонов. Из особенностей таких водоемов можно отметить низкие температуры из-за постоянного контакта воды с мерзлыми грунтами и полное отсутствие открытой воды. Таким образом, для мелких животных данный биотоп напоминает сеть полостей и тоннелей, заполненных водой. Вследствие этого фауна таких водоемов имеет смешанное происхождение. Наиболее обильными группами в этих водоемах являются олигохеты, нематоды, тихоходки, коллемболы, различные клещи и гарпактикоидные рачки, изредка встречаются представители отряда Cyclopoida и личинки двукрылых.

Пойменные лужи – небольшие водоемы, по площади и глубине часто напоминают полигоны. Как правило, являются частью пойменной сети и периодически во время обильных осадков превращаются в водотоки. От полигонов сильно отличаются по минерализации, которая в таких водоемах всегда выше 150–200 мкС/см, а иногда достигает и 500 мкС/см. По берегам луж часто в большом количестве произрастает околоводная растительность. Неглубокие лужи почти всегда зарастают арктофилой, и в таком случае открытый грунт отсутствует. На дне и на растениях накапливается толстый слой детрита, создающий условия дефицита кислорода. Из животных в таких условиях встречаются только личинки хирономид.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате исследования было обнаружено 18 видов (табл. 2) из двух семейств Harpacticoida: Canthocamptidae и Harpacticidae. Из них 8 – являются новыми для района исследования, 5 – (по одному виду из родов *Canthocamptus*, *Maraenobiotus*, *Moraria* и два – из рода *Bryocamptus*) требуют подтверждения таксономического статуса и, вероятно, являются новыми для науки. Доминирующий комплекс Harpacticoida дельты включает виды: *Canthocamptus glacialis*, *Moraria duthiei*, *Moraria*. sp. 1, которые встречаются почти во всех исследованных пробах и часто доминируют по численности.

Canthocamptidae

Canthocamptus glacialis Lilljeborg 1902

Распространен в арктической области от полярного Урала и Новой земли на западе до о-ва Врангеля на востоке (Боруцкий, 1952; Фефилова, 2015; Novichkova, Chertoprud, 2015). Указывается как один из наиболее распространенных видов в мелких тундровых водоемах, ранее неоднократно отмечался на различных островах дельты (Абрамова, 1996; Вишнякова, Абрамова, 2009). Нами обнаружен преимущественно в полигональных озерах, переувлажненном мхе и небольших термокарстовых озерках. Также изредка встречается в профундали больших озер. По всей

Таблица 2. Виды пресноводных Harpacticoida дельты Лены

№	Вид	Первая находка в дельте реки Лена	Тип водоема			
			небольшие термокарстовые озера	крупные озера	переувлажненные мхи	пойменные лужи
1	*Attheyella* (*Neomrazekiella*) *dentata* (Poggenpool 1874)	Эта работа	–	–	+	+
2	*Attheyella (Neomrazekiella*) *nordenskioldi* (Lilljeborg 1902)	Абрамова, 1996	–	+	++	–
3	*Bryocamptus* (*Arcticocamptus*) *krochini* (Borutzky 1951)	Эта работа	–	++	–	–
4	*Bryocamptus* (*Bryocamptus*) sp. 2	Эта работа	–	+	–	–
5	*Bryocamptus* (*Bryocamptus*) *umiatensis* Wilson 1958	Эта работа	+	–	++	–
6	*Bryocamptus* (*Bryocamptus*) *vejdovskyi* (Mrazek 1893)	Эта работа	+	++	–	+
7	*Bryocamptus* (*Bryocamptus*) sp. 1	Эта работа	+	–	++	–
8	*Bryocamptus* (*Echinocamptus*) *nivalis* (Willey 1925)	Эта работа	–	–	–	+
9	*Canthocamptus glacialis* Lilljeborg 1902	Абрамова, 1996	++	+	+	++
10	*Canthocamptus* sp. 1	Эта работа	–	+	–	+
11	*Epactophanes richardi* Mrazek 1893	Эта работа	–	+	++	–
12	*Harpacticus uniremis* Krøyer 1842	Эта работа	–	–	–	+
13	*Maraenobiotus* sp. 1	Nigamatzyanova et al., 2016	+	–	+	–
14	*Moraria duthei* (Scott 1896)	Абрамова, 1996	++	++	+	++
15	*Moraria insularis* Fefilova 2008	Эта работа	–	+	–	–
16	*Moraria mrazeki* Scott 1903	Абрамова, 1996	++	++	+	+
17	*Moraria* sp. 1	Эта работа	++	++	++	++
18	*Pesceus schmeili* (Mrazek 1893)	Abramova et al., 2017	–	++	+	+

Примечания. Прочерк – вид отсутствует, + – единичные находки, ++ – массовый вид.

видимости предпочитает водоемы с низкой минерализацией (не более 100–110 мкС/см). В полигональных озерах по численности доминирует среди гарпактикоид (до 100%).

Canthocamptus sp. 1

Найден в двух озерах возле горы Америка-Хая (рис. 1). Похож на *C. glacialis*, но отличается по вооружению дистальных члеников эндоподитов плавательных ног и наличию зубчиков на анальной пластинке.

Moraria duthiei (Scott T. et Scott A. 1896)

Имеет циркумполярное распространение. Редко встречается за пределами тундровой зоны, в частности имеются отдельные популяции в Польше, Германии, на Британских о-вах и в Скандинавии, однако, они, как правило, приурочены к крупным озерам с невысокой температурой воды (Боруцкий, 1952; Dimante-Deimantovica et al., 2016). Встречается на Аляске (Reed, 1962; Tash, 1971) и на Камчатке (Ishida, 1998). Ранее *M. duthiei* была обнаружена на о-вах Дунай в мелких водоемах (Абрамова, 1996). Вид является одним из наиболее часто встречающихся гарпактикоид в дельте. Нами найден почти на всех исследованных островах в самых разнотипных водоемах, но никогда не достигает значительной численности. В переувлажненном мхе и мейобентосе крупных озер средняя численность около 3–5%, только в полигональных озерах численность доходит до 1/3, где из гарпактикоид уступает только *C. glacialis*.

Для *M. duthiei* характерна треугольная анальная пластинка с углом разной степени выраженности, однако во многих изученных водоемах дельты вместе с типичными особями встречаются самцы и самки с круглой анальной пластинкой, при этом их численность относительно типичных особей непостоянна.

Moraria mrazeki Scott T. 1903

Имеет широчайший ареал. Встречается в большей части Палеарктики, обнаружен в Гренландии и на Аляске. Указан для Северной Америки (Боруцкий, 1952; Reed, 1962; Tash, 1971; Reid, Lesko, 2003). Ранее в дельте был обнаружен в мелких водоемах на правом берегу Быковской протоки (Абрамова, 1996).

В районе исследований *M. mrazeki* не является массовым, встречается в небольшом количестве водоемов, но достигает в них большой относительной численности. Идентификация этого вида не является точной, так как в отличие от европейских популяций, где самки несут группу шипов на внутреннем крае фурки (Фефилова, 2015), в дельте Лены у обоих полов данная группа шипов отсутствует. Неизвестно, как этот признак проявляется у американских популяций.

Moraria insularis Fefilova 2008

Довольно редкий вид. Ранее было известно только одно местонахождение в типовом местообитании на о-ве Долгий в Баренцевом море (Фефилова, 2015). Обнаружен на песчаной литорали нескольких неглубоких термокарстовых озер. По всем признакам совпадает с первоописанием (Фефилова, 2008). Так же как и в типовой популяции, в наших пробах были встречены особи как с одним, так и с двумя рядами шипиков на фуркальных ветвях.

Moraria sp. 1

Один из доминирующих видов Harpacticoida дельты, найден более чем в 50% исследованных проб, довольно часто преобладает по численности в самых разнообразных водоемах. Морфологически очень близок к *M. mrazeki*, схож с ним по вооружению плавательных ног, отличается вооружением абдоменальных сегментов, формой и вооружением фуркальных ветвей, а также соотношением длин щетинок на P5.

Pesceus schmeili (Mrázek 1893)

Ареал включает почти всю Палеарктику (Боруцкий, 1952). Ранее был найден в термокарстовых озерах на о-ве Самойловский (Abramova et al., 2017). Нами особи данного вида обнаружены преимущественно в крупных озерах. *Pesceus schmeili* предпочитает илистые грунты, однако, в озере Круглом на о-ве Тит-Ары является одним из доминирующих на песчано-илистом дне. Также это один из немногих видов копепод, обнаруженных в профундали озер на глубине более 4 м.

Attheyella* (*Neomrazekiella*) *nordenskioldii (Lilljeborg 1902)

Типичный арктический вид. Вероятно, имеет циркумполярный ареал, имеются находки для Америки и Камчатки (Боруцкий, 1952; Reed, 1962; Shiozawa, 1991; Ishida, 1998). В дельте на о-вах Дунай ранее был найден Абрамовой (1996). Нами обнаружено, что *A. nordenskioldii* обычно доминирует, а часто даже является единственным представителем Harpacticoida в мелких лужах с открытой водой или по сильно заросшим берегам озер. При этом в пробах из обводненного мха и сплошь заросших водоемов почти никогда не встречаются взрослые особи.

Attheyella* (*Neomrazekiella*) *dentata (Poggenpool 1874)

=*Attheyella northumbrica* Brady 1880

Довольно редок в дельте Лены; ареал, вероятно, голарктический, есть находки с Аляски (Боруцкий, 1952; Фефилова, 2015; Reed, 1962). Найдены единичные особи в нескольких небольших слабопроточных лужах и в небольших лужах, с глубиной около 10–15 см.

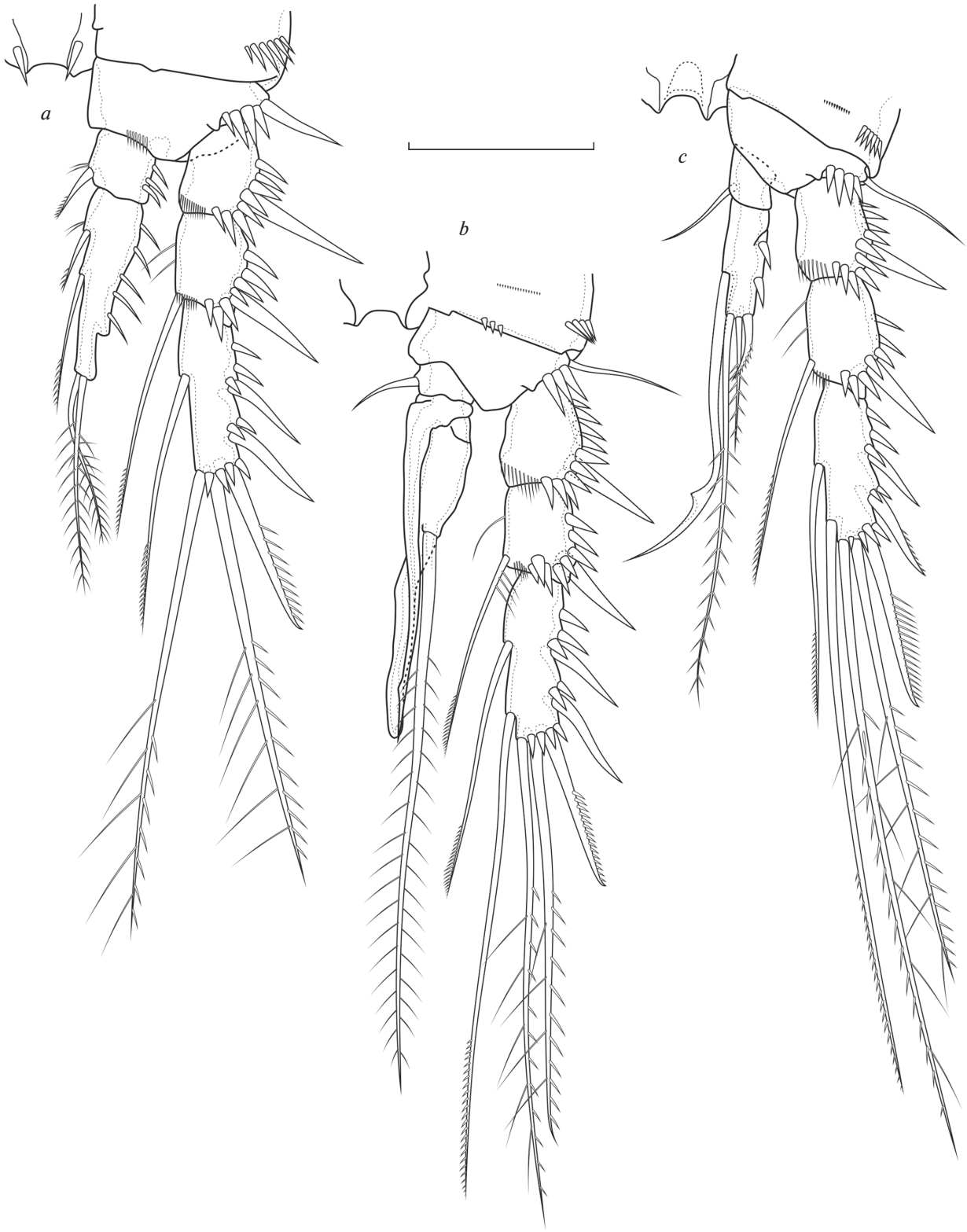

Рис. 2. *Bryocamptus* (*Bryocamptus*) *umiatensis* Wilson 1958, var. *jejuensis*, самец: *a* – P2, *b* – P3, *c* – P4. var. *jejuensis* – особи с голой анальной пластинкой, var. *umiatensis* – особи с шипиками на анальной пластинке. Масштаб 50 мкм.

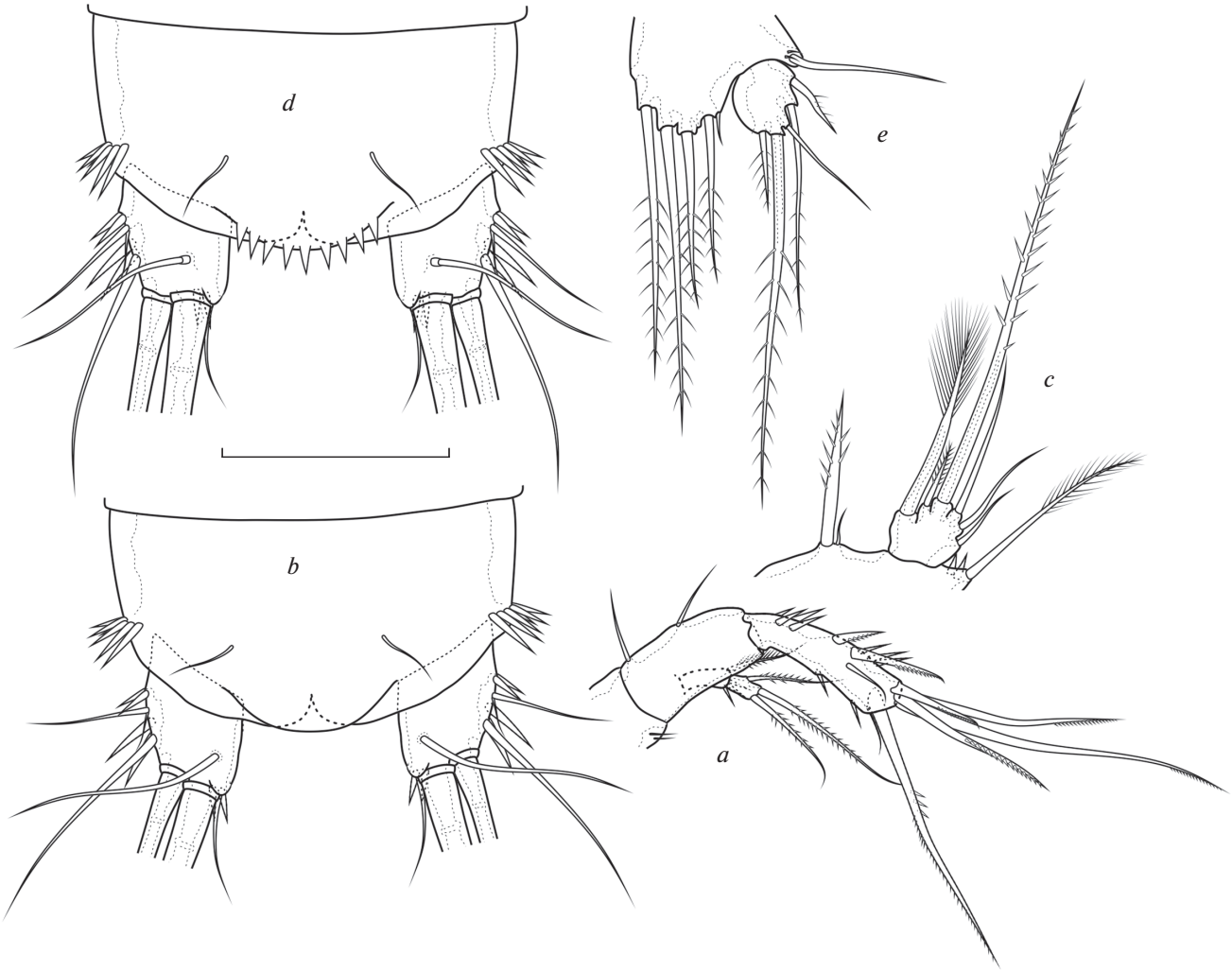

Рис. 3. *Bryocamptus* (*Bryocamptus*) *umiatensis* Wilson 1958, var. *jejuensis*, самец: *a* – антенна, *b* – анальный сегмент с фуркальными ветвями, *c* – P5; var. *umiatensis* самец: *d* – анальный сегмент с фуркальными ветвями; var. *jejuensis* самка: *e* – P5. Масштаб 50 мкм.

Maraenobiotus sp. 1

Ранее был определен Г.Р. Нигаматзяновой с соавторами как *Maraenobiotus brucei* (Richard 1898). Найден в крупном термокарстовом оз. Рыба на о-ве Самойловский как один из доминирующих представителей копепод в пелагических литоральных пробах (Nigamatzyanova et al., 2016). Однако никакой подтверждающей информации приведено не было, поэтому есть основание полагать, что вид был определен неверно. По нашим данным, является в дельте очень редким видом. Встречается в воде с низкими концентрациями ионов: в полигональных озерах, переувлажненных мхах. Численность особей *Maraenobiotus* относительно всех гарпактикоид в полигональных озерах максимально достигала 6%. Довольно многочисленным был в одной пробе из влажного торфа в период максимальной толщины активного слоя почвы в начале сентября (около 40 см). В крупных озерах, в том числе в оз. Рыба, вид не был обнаружен за весь период сбора проб.

Отличается от других видов и форм рода полной редукцией щупика мандибулы вплоть до небольшого бугорка с одной щетинкой, по вооружению плавательных ног совпадает с *M. brucei*.

Epactophanes richardi Mrazek 1893

Относится к космополитам (Фефилова, 2015). Ранее для него были описаны многочисленные формы и вариететы, самостоятельность которых как таксономических единиц еще в середине прошлого века поставлена под сомнение (Боруцкий, 1952). По всей видимости эврибионтный вид, встречается как в больших озерах, так и в моховых подушках, однако наибольшей численности достигает именно во мхе.

Bryocamptus* (*Bryocamptus*) *vejdovskyi (Mrazek 1893)

Широко распространенный в Голарктике вид. Найден на территории почти всей северной Евразии (Боруцкий, 1952; Фефилова, 2015), обнаружен в Японии, Корее и Китае (Ishida, Kikuchi, 2000; Chang, 2010), на Аляске (Reed, 1962). В районе исследования найден преимущественно в южной части дельты, на о-ве Тит-Ары обнаружен в пробах из различных водоемов от моховых подушек до крупных озер.

Bryocamptus* (*Arcticocamptus*) *krochini (Borutzky 1951)

Описан с Камчатки, позднее был обнаружен в Большеземельской тундре (Боруцкий, 1952, 1966). Нахождение этого вида в дельте Лены хорошо вписывается в известный ареал, который, по всей видимости, простирается по всей северо-восточной Евразии (Боруцкий, 1966). Найден нами в двух крупных озерах с песчаным дном, где доминировал по численности среди Harpacticoida, а также в одном термокарстовом озере с илистым грунтом.

Bryocamptus* (*Echinocamptus*) *nivalis (Willey 1925)

Обитает в восточной Евразии и Северной Америке (Wilson, 1956; Robertson, Gannon, 1981; Chang, 2010). Ишидой определялся как *Bryocamptus calvus* (Brehm 1927), найден им на Камчатке, в Японии (Ishida, 1998; Ishida, Kikuchi, 2000), также обнаружен в Корее (Lee, Chang, 2006). Нами найден только близ горы Америка-Хая в мелкой илистой луже вместе с *Canthocamptus* sp. 1, *A. nordenskioldi* и *M. duthiei*.

Bryocamptus* (*Bryocamptus*) *umiatensis Wilson 1958

Одна из наиболее интересных находок. Вид описан из северной Аляски, позже был обнаружен на Сахалине (Ishida, Kobayashi, 1993). Относительно недавно был найден в горной болотистой местности на о-ве Джеджу в Южной Корее (Lee, Chang, 2006). В крайне скудном исключительно текстовом первоописании, сделанном Вилсоном, у данного вида на анальной пластинке имеется 3–5 шипов у самок и 8 шипов у самцов (Wilson, 1958). В корейской и сахалинской популяциях анальные пластинки обоих полов полностью гладкие и шипов не несут, это послужило поводом для недавнего описания *Bryocamptus jejuensis* Lee et Chang 2016 с типовым местообитанием на о-ве Джеджу. Авторы данной статьи отметили следующие различия: гладкая анальная пластинка, модифицированная щетинка на эндоподите P3 самца, имеющая вид толстого и длинного отростка, мечевидный зазубренный отросток на конце одной из апикальных щетинок на эндоподите P4, а также небольшие различия в вооружении фуркальных ветвей самок (Lee, Chang, 2016).

В популяции из дельты Лены в одной и той же пробе почти всегда встречаются особи и с гладкой, и с шипастой анальной пластинкой. При этом никаких других морфологических различий между особями с этими вариантами строения анальной пластинки (в том числе, по комплексу интегументальных пор, микровооружения коксоподитов и базиподитов) нами не было обнаружено. Количество шипиков у самцов, если они имеются, в среднем от 8 до 10, у самок – от 5 до 8.

Также незначительные различия между популяциями из Кореи и дельты Лены имеются в строении концевой части одной из апикальных щетинок эндоподита P4, которая у корейских особей имеет мощный пильчатый край, а у усть-ленских особей имеет вид своеобразного наконечника копья. За исключением этих деталей все остальные признаки обоих полов идентичны рисункам, сделанным в первоописании *B. jejuensis*.

На наш взгляд, для уточнения статуса *B. jejuensis* и особей из дельты Лены необходим более тщательный анализ с использованием рачков из разных частей ареала, в особенности из типовых местообитаний: о-ва Джеджу и Аляска.

В дельте Лены является одним из массовых видов в моховых подушках, кроме того, обнаружен в 60 км к югу от дельты также во мхах в лесотундре.

Bryocamptus sp. 1

Массовый вид копепод в моховых подушках, имеет сходство с *Bryocamptus zschokkei* (Schmeil, 1893). Отличается формой и вооружением эндоподитов плавательных ног самок и самцов, а также вооружением дистальных члеников экзоподитов.

Bryocamptus sp. 2

Встречается как правило в крупных термокарстовых озерах. Морфологически очень близок к *Bryocamptus minutus* (Claus 1863). Отличается от него наличием пяти, а не шести щетинок на внутренней лопасти P5 и вооружением экзоподитов P3 и P4.

Harpacticus uniremis Krøyer 1842

Является видом с широким ареалом, включающим северную Атлантику, северную Пацифику и Северный ледовитый океан, а также Черное и Средиземное моря. Встречается преимущественно в морских и солоноватых водах, однако, нами обнаружена 1 самка с яйцевым мешком в пойменном заросшем ручье с электропроводностью не более 250–300 мкС/см.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на имеющееся мнение о бедности арктической фауны (Hebert, Hann, 1986), на данный момент фауна пресноводных копепод дельты Лены насчитывает 76 видов (18 – Harpacticoida, 37 – Cyclopoida, 21 – Calanoida). 15 из 18 обнаруженных видов гарпактикоид были встречены на одном о-ве Самойловский площадью не более

5 км^2 в южной части дельты, причем в данной работе совсем не учитывались материалы из приустьевых участков, а также приморских озер и лагун с солоноватой водой.

Для европейского северо-востока России известно 33 вида Harpacticoida с учетом солоноватоводных представителей (Фефилова, 2015). Большая часть обнаруженных нами видов также встречается на европейском северо-востоке России, отличия фауны дельты Лены заключаются в наличии *B. umiatensis*, *B. nivalis*.

При сравнении с фауной Harpacticoida Аляски выявлено большое количество общих видов. Однако в дельте Лены, в отличие от Аляски, имеются *B. krochini*, *M. insularis*, *C. glacialis*, обнаруженные только в российской Арктике, и палеарктический широко распространенный вид *P. schmeili*, который на Аляске заменяется близким видом *Pesceus reductus* (Wilson M.S. 1956) (Wilson, 1956a; Reed, 1962; Tash, 1971).

На формирование современной фауны пресноводных Harpacticoida дельты Лены оказали влияния различные исторические геологические и климатические процессы. Одним из наиболее значимых является смена этапов оледенений и межледниковий во время плейстоцена (Roy et al., 2004). В ледниковые эпохи участок суши, включающий восточную Сибирь и Аляску, был частично свободен ото льда. В совокупности с понижением уровня Мирового океана во время максимумов оледенений данный участок был цельным без морских проливов и образовывал так называемую Берингию (Roy et al., 2004; Ehlers, Gibbard, 2007).

В это время происходил обмен континентальных фаун Евразии и Америки, чем объясняется их большое сходство. В частности, это показано для многих млекопитающих (Rodriguez et al., 2006), для копепод из родов *Eurytemora* и *Limnocalanus* (Abramova et al., 2017) и для других видов пресноводного зоопланктона (Samchyshyna et al., 2008). В период межледниковий сформировавшийся Берингов пролив изолировал популяции, что могло привести к дифференциации некоторых видов на близкие, находящиеся по разные стороны от пролива.

Таким образом, фауна пресноводных Harpacticoida дельты Лены состоит из нескольких зоогеографических компонент:

1) Виды с голарктическим или циркумполярным ареалом: *A. dentata*, *A. nordenskioldii*, *B. vejdovskyi*, *M. duthiei*.

2) Виды с “берингийским ареалом”: *B. nivalis*, *B. umiatensis*.

3) Палеарктические виды, среди которых *M. insularis*, *Br. krochini*, *C. glacialis* найдены только в российской Арктике. При этом часть видов формирует пары с близкородственными видами с Аляски: *Br. krochini* – *Br. subarcticus*, *C. glacialis* – *C. assimilis*, *P. schmeili* – *P. reductus* (Tash, Armitage, 1967).

4) Космополитный *Epactophanes richardi*, который скорее всего является группой видов (Bruno, Cottarelli, 1999).

Ключ для определения пресноводных Canthocamptidae дельты Лены:

1 (2) Экзоподиты P1 2-членистые ..... *Maraenobiotus* sp. 1

2 (1) Экзоподиты P1 3-членистые

3 (16) Экзоподит антенны 1-членистый

4 (7) Эндоподит P1 3-членистый, эндоподит P3 самца 3-членистый ..... род *Attheyella*

5 (6) Экзоподит антенны несет 3 щетинки, задние края сегментов уросомы зазубрены .... *Attheyella* (*Neomrazekiella*) *dentata* (Poggenpool 1874)

6 (5) Экзоподит антенны несет 4 щетинки, задние края сегментов уросомы гладкие .... *Attheyella* (*Neomrazekiella*) *nordenskioldii* (Lilljeborg 1902)

7 (4) Эндоподит P1 2-членистый, эндоподит P3 самца 2-членистый

8 (9) Экзоподит антенны несет 2 щетинки ....*Epactophanes richardi* Mrazek 1893

9 (8) Экзоподит антенны несет 4 щетинки .... род *Moraria*

10 (11) Дистальный членик экзоподита P3 несет 5 шипов и щетинок, антеннула 8-членистая ....*Moraria duthiei* (Scott T. et A. 1896)

11 (10) Дистальный членик экзоподита P3 несет 4 шипа и щетинки, антеннула 7-членистая

12 (13) Задние края сегментов тела отчетливо зазубрены ..... *Moraria insularis* Fefilova 2008

13 (12) Задние края сегментов тела не зазубрены

14 (15) У самок крайняя внешняя щетинка эндоподита P5 короче средней щетинки экзоподита, самцы не несут группы шипов на внутреннем крае фурки ..... *Moraria mrazeki* Scott T. 1903

15 (14) У самок крайняя внешняя щетинка эндоподита P5 длиннее средней щетинки экзоподита, самцы несут группу шипов на внутреннем крае фурки ..... *Moraria* sp. 1

16 (3) Экзоподит антенны 2-членистый

17 (18) Экзоподит антенны несет 3 щетинки, края сегментов тела грубо зазубрены..... .....*Pesceus schmeili* (Mrázek 1893)

18 (17) Экзоподит антенны несет 4 щетинки

19 (22) Первый членик эндоподита P1 доходит до конца экзоподита, длина фурок в 2 раза больше ширины ..... род *Canthocamptus*

20 (21) Анальная пластинка и сегменты тела гладкие ..... *Canthocamptus glacialis* Lilljeborg 1902

21 (20) Анальная пластинка несет 4–5 зубчиков, сегменты тела слабо зазубрены ..... *Canthocamptus* sp. 1

22 (19) Первый членик эндоподита P1 не доходит до конца экзоподита, фурки почти квадратные ..... род *Bryocamptus*

23 (24) Второй членик экзоподита P1 с внутренней стороны не несет щетинку ..... *Bryocamptus* (*Echinocamptus*) *nivalis* (Willey 1925)

24 (23) Второй членик экзоподита P1 с внутренней стороны несет щетинку

25 (28) Эндоподит P1 2-членистый

26 (27) Анальная пластинка несет более 5 крепких зубчиков ..... *Bryocamptus* (*Arcticocamptus*) *krochini* (Borutzky 1951)

27 (26) Анальная пластинка несет 3–4 оттянутых мощных шипа ..... *Bryocamptus* sp. 1

28 (25) Эндоподит P1 отчетливо 3-членистый

29 (30) Зубчики анальной пластинки раздвоенные ..... *Bryocamptus* (*Bryocamptus*) sp. 2

30 (29) Зубчики анальной пластинки, если имеются, то нераздвоенные

31 (32) Одна из апикальных щетинок 3-го членика эндоподита P3 самца преобразована в толстый и мощный придаток, 4-я щетинка фурки самки развита нормально ..... *Bryocamptus* (*Bryocamptus*) *umiatensis* Wilson 1958

32 (31) Апикальные щетинки 3-го членика эндоподита P3 самца обычные, 4-я щетинка фурки самки отсутствует ..... *Bryocamptus* (*Bryocamptus*) *vejdovskyi* (Mrazek 1893)

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны руководству и сотрудникам AWI (г. Потсдам, Германия) за возможность принять участие в Российско-Германской экспедиции “Лена-2018” и “Лена-2019” и неоценимую помощь в сборе материала.

Благодарим сотрудников станции “Остров Самойловский” (Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, г. Новосибирск) за техническую и транспортную помощь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Е.Н., 1996. Copepoda (Crustacea, Copepoda) Усть-Ленского заповедника // Гидробиологические исследования в природных заповедниках. М. Вып. 5. С. 5–16.

Боруцкий Е.В., 1952. Harpacticoida пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. Вып. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 425 с.

Боруцкий, Е.В., 1966. Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) Вашуткиных озер (бассейна р. Усы) // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М. 51 с.

Вишнякова И.И., Абрамова Е.Н., 2009. Организация зоопланктонных сообществ полигональных озер южной части дельты р. Лены // Система моря Лаптевых и прилегающих морей Арктики: Современное состояние и история развития. М.: Московский университет. С. 265–277.

Мастахов С.Е., 1972. Река Лена. Якутск: Якутское кн. изд-во. 112 с.

Попов А.И., 1958. Полярный покровный комплекс // Вопросы физической географии полярных стран. Т. 1. С. 5–27.

Фефилова Е.Б., 2008. Новые виды рода *Moraria* (Copepoda, Harpacticoida) и подвид рода *Eurytemora* (Calanoida) с островов Баренцева моря // Зоологический журнал. Т. 87. № 4. С. 393–402.

Фефилова Е.Б., 2015. Веслоногие раки (Copepoda) // Фауна европейского Северо-Востока России. М.: Товарищество научных изданий КМК. Т. 12. 319 с.

Щукин И.С., 1960. Общая геоморфология. Т. 1. М. Издательство Московского университета. 615 с.

Abramova E., Vishnyakova I., Boike J., Abramova A., Solovyev G., Martynov F., 2017. Structure of freshwater zooplankton communities from tundra waterbodies in the Lena River Delta, Russian Arctic, with a discussion on new records of glacial relict copepods // Polar Biology. V. 40. № 8. P. 1629–1643.

Boxshall G.A., Defaye D., 2007. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater // In Freshwater Animal Diversity Assessment. Dordrecht: Springer. P. 195–207.

Bruno M.C., Cottarelli V., 1999. Harpacticoids from groundwaters in the Philippines: *Parastenocaris mangyans*, new species, *Epactophanes philippinus*, new species, and redescription of *Phyllognathopus bassoti* (Copepoda) // Journal of crustacean Biology. V. 19. № 3. P. 510–529.

Chang C.Y., 2010. Continental Harpacticoida // Invertebrate fauna of Korea, Flora and fauna of Korea. V. 21. № 4. 244 p.

Dimante-Deimantovica I., Jensen T.C., Walseng B., 2016. Freshwater harpacticoids (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) in Norway–a comprehensive contribution from G.O. Sars, and a provisional checklist // Journal of Natural History. V. 50. № 27–28. P. 1773–1795.

Ehlers J., Gibbard P.L., 2007. The extent and chronology of Cenozoic global glaciation // Quaternary International. V. 164. P. 6–20.

Hebert P.D., Hann, B.J., 1986. Patterns in the composition of arctic tundra pond microcrustacean communities // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 43. № 7. P. 1416–1425.

Ishida T., 1998. Freshwater copepods from the east coast of the Kamchatka Peninsula, Russia // Journal of marine systems. V. 15. № 1-4. P. 391–396.

Ishida T., Kikuchi Y., 2000. Illustrated fauna of the freshwater harpacticoid copepods of Japan // Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. V. 55. P. 7–94.

Ishida T., Kobayashi T., 1993. Copepods from waters around Ozerki Hatchery, Kamchatka, Russia // Scientific Reports of the Hokkaido Salmon Hatchery. V. 47. P. 109–112

Lee J., Chang C.Y., 2006. Taxonomy on Freshwater Canthocamptid Harpacticoids from South Korea V. Genus *Bryocamptus* // Animal Systematics, Evolution and Diversity. V. 22. № 2. P. 195–208.

Lee J., Chang C.Y., 2016. A new species of the genus *Bryocamptus* (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) from alpine wetlands at Jeju Island, Korea // Animal Systematics, Evolution and Diversity. V. 32. № 3. P. 219–229.

Malard F., Dole-Olivier M.J., Mathieu J., Stoch F., 2002. Sampling manual for the assessment of regional groundwater biodiversity // Protocols for the Assessment and Conservation of Aquatic Life in the Subsurface (PASCALIS). 74 p.

Nigamatzyanova G., Frolova L., Abramova E., 2016. Zooplankton spatial distribution in thermokarst lake of the Lena river delta (Republic of Sakha (Yakutia)) // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. V. 7. № 5. P. 1288–1297.

Novichkova A.A., Chertoprud E. S., 2015. Fauna of microcrustaceans (Cladocera: Copepoda) of shallow freshwater ecosystems of Wrangel Island (Russian Far East) // Journal of natural history. V. 49. № 45–48. P. 2955–2968.

Reed E.B., 1962. Freshwater plankton crustacea of the Colville River Area, Northern Alaska // Arctica. V. 15. P. 27–50.

Reid J.W., Lesko L.T., 2003. A new species of *Moraria* (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) from the Laurentian Great Lakes // Zootaxa. V. 205. № 1. P. 1–19.

Robertson A., Gannon J.E., 1981. Annotated Checklist of the Free-Living Copepods of the Great Lakes // Journal of Great Lakes Research. V. 7. № 4. P. 382–393.

Rodriguez J., Hortal J., Nieto M., 2006. An evaluation of the influence of environment and biogeography on community structure: the case of Holarctic mammals // Journal of Biogeography. V. 33. № 2. P. 291–303.

Roy M., Clark P.U., Barendregt R.W., Glasmann J.R., Enkin R.J., 2004. Glacial stratigraphy and paleomagnetism of late Cenozoic deposits of the north-central United States // Geological Society of America Bulletin. V. 116. № 1–2. P. 30–41.

Samchyshyna L., Hansson L.A., Christoffersen K., 2008. Patterns in the distribution of Arctic freshwater zooplankton related to glaciation history // Polar Biology. V. 31. № 12. P. 1427–1435.

Schneider J., Grosse G., Wagner D., 2009. Land cover classification of tundra environments in the Arctic Lena Delta based on Landsat 7 ETM+ data and its application for upscaling of methane emissions // Remote Sensing of Environment. V. 113. № 2. P. 380–391.

Selden P.A., Huys R., Stephenson M.H., Heward A.P., Taylor P.N., 2010. Crustaceans from bitumen clast in Carboniferous glacial diamictite extend fossil record of copepods // Nature Communications. V. 1. № 50. P. 1–6.

Shiozawa D.K., 1991. Microcrustacea from the benthos of nine Minnesota streams // Journal of the North American Benthological Society. V. 10. № 3. P. 286–299.

Tash J.C., 1971. Some crustacean zooplankton of the Noatak River area, northern Alaska // Arctic. V. 24. P. 108–112.

Tash J.C., Armitage K.B., 1967. Ecology of Zooplankton of the Cape Thompson Area Alaska // Ecology. V. 48. № 1. P. 129–139.

Wells J.B.J., 2007. An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea). Zootaxa. V. 1568. 872 p.

Wilson M.S., 1956. North American harpacticoid copepods: 1. Comments on the known fresh-water species of the Canthocamptidae. 2. *Canthocamptus oregonensis*, n. sp. from Oregon and California // Transactions of the American Microscopical Society. V. 75. № 3. P. 290–307.

Wilson M.S., 1956a. North American harpacticoid copepods: 3, *Paracamptus reductus*, n. sp., from Alaska // Journal of the Washington Academy of Sciences. V. 46. № 11. P. 348–351.

Wilson M.S., 1958. North American harpacticoid copepods 4. Diagnosis of new species of freshwater Canthocamptidae and Cletodidae (genus *Huntemannia*) // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 71. № 1. P. 43–48.

Wrona F.J., Prowse T.D., Reist J.D., Hobbie J.E., Lévesque L.M., Vincent W.F., 2006. Climate change effects on aquatic biota, ecosystem structure and function // AMBIO: A Journal of the Human Environment. V. 35. № 7. P. 359–370.

FAUNA OF FRESHWATER HARPACTICOIDA (COPEPODA) IN THE LENA RIVER DELTA

A. A. Novikov[1, *], E. N. Abramova[2], R. M. Sabirov[1]

[1]*Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*

[2]*Lena Delta Nature Reserve, Tiksi, 678400 Russia*

**e-mail: aan201097@yandex.ru*

The first description/overview of the freshwater copepod fauna of the order Harpacticoida from the delta of Lena River is provided. Several different habitats and regions were studied. As a result, we identified 18 species from two families: Canthocamptidae and Harpacticidae. Eight of the identified species are new to the area of investigation, and five species belonging to the genera *Bryocamptus*, *Canthocamptus*, *Moraria* and *Maraenobiotus* represent previously underscribed species. We provide brief ecological descriptions of the species identified in the Lena River delta and analyze their differences from the typical populations. The harpacticoid fauna of the Lena delta consists of three main components including Palaearctic species, Holarctic species, and species with "Beringian" distribution patterns. We provide a morphological description of *Bryocamptus umiatensis* Wilson 1958. This species is highly similar to *Bryocamptus jejuensis* Lee and Chang 2016, recently described from Korea. The main character distinguishing these species is the ornamentation of the anal operculum. This character in our region reveals considerable interpopulation variations. We also provide a key to the freshwater Canthocamptidae of the Lena delta.

Keywords: freshwater Harpacticoida, *Bryocamptus*, key, Lena River, delta

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 275–278

УДК 595.423

НАСЕЛЕНИЕ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI, ORIBATIDA) В ПАЛЕВЫХ ПОЧВАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

© 2021 г. В. С. Андриевский[a], *, М. В. Якутин[a], **, А. Н. Пучнин[b]

[a] *Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия*

[b] *Якутская государственная сельскохозяйственная академия, Якутск, 677007 Россия*

**e-mail: andrievskii@issa-siberia.ru*

***e-mail: yakutin@issa-siberia.ru*

Поступила в редакцию 30.01.2020 г.
После доработки 24.04.2020 г.
Принята к публикации 26.04.2020 г.

Исследовано население панцирных клещей в зональной мерзлотной палевой таежной почве Центральной Якутии. Показано, что своеобразие этого населения заключается в значительных различиях набора надвидовых таксонов и видов, а также аналогичных таксонов сопредельных территорий, в “осколочном” характере сообщества орибатид (высокая доля единственных родов в семействах и единственных видов в родах), в низком значении показателя “потенциала видового богатства” и в высокой степени доминирования в сообществе космополитического вида *Tectocepheus velatus*.

Ключевые слова: Центральная Якутия, палевая почва, лиственничная тайга, панцирные клещи, численность, видовое богатство

DOI: 10.31857/S004451342103003X

Одним из регионов, почвенно-зоологические исследования в которых носят фрагментарный характер, является таежная зона Республики Саха (Якутия). В частности, по такому важному компоненту зооценоза почв, как панцирные клещи (Acari, Oribatida), литературные данные отсутствуют: специальных исследований по этой группе на территории Якутии не проводилось (Криволуцкий, 1978). Предлагаемая работа – это первая попытка получить такие данные.

Вся территория Якутии, за исключением юго-западной части, расположена в зоне сплошной вечной мерзлоты, мощность которой колеблется от нескольких десятков до 400–600 м и более (Десяткин, 1984; Еловская, 1987). Современный климат Якутии характеризуется резкой континентальностью, значительными колебаниями температур и относительно небольшим количеством осадков. По сравнению с районами, лежащими на той же широте в европейской части России и в Западной Сибири, запасы солнечной энергии в Якутии оказываются больше, что связано с соответствующими циркуляционными условиями, определяющими значительную повторяемость антициклональных погод с высокой прозрачностью атмосферы (Конищев, 1996, 2006).

Панцирные клещи (орибатиды) являются важным компонентом деструкционного блока в подземном ярусе наземных экосистем, и характеристики этой группы почвенных животных могут служить хорошим индикатором состояния экосистемы в целом. Активное участие орибатид в процессе разложения органического вещества почвы проявляется не в непосредственной его деструкции (у них не обнаружено ряда ферментов для химического разложения тканей растений), а в регулировании деструкционной активности микроорганизмов (Siepel, de Ruiter-Dukman, 1993; Криволуцкий, и др., 1995; Бызов, 2005; Стриганова, Порядина, 2005). Цель данного исследования – изучение особенностей населения панцирных клещей в палевых мерзлотных почвах Центральной Якутии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование было проведено в междуречье рек Лены и Вилюя в Горном районе Республики Саха (Якутия). В качестве объекта исследования была выбрана зональная мерзлотная палевая типичная почва под березово-лиственничным лесом. Образцы почв для анализа населения орибатид отбирались по общепринятой методике в августе из верхнего (0–5 см) слоя почв (преимущественного местообитания орибатид) в 10-кратной повторности. Выгонка клещей из

Таблица 1. Количественное распределение панцирных клещей в исследованной мерзлотной палевой типичной почве (экз./м^2)

№ п/п	Виды	Средняя численность
1	*Tectocepheus velatus* (Michael 1880)	2978 ± 70
2	*Oppiella nova* (Oudemans 1902)	711 ± 32
3	*Moritzoppia jamalica* (Gordeeva et Grishina 1991)	400 ± 25
4	*Quadroppia quadricarinata* (Michael 1885)	222 ± 15
5	*Peloribates* sp.	178 ± 11
6	*Proteremaeus* sp.	178 ± 15
7	*Eremaeus insertus* (Grishina 1980)	133 ± 11
8	*Moritzoppia microdentata* (Gordeeva et Grishina 1991)	89 ± 7
9	*Eupelops* sp.	89 ± 7
10	*Microppia minus* (Paoli 1908)	89 ± 10
11	*Peloptulus phaenotus* (Koch 1844)	44 ± 5
12	*Palaeacarus kamenskii* (Zachvatkin 1945)	44 ± 5
13	*Protoribates capucinus* (Berlese 1908)	44 ± 5
14	*Liochthonius brevis* (Michael 1888)	44 ± 5
15	*Trhypochthonius tectorum* (Berlese 1896)	44 ± 5
16	*Punctoribates* sp.	44 ± 5
	Суммарная средняя численность	5331 ± 125

почвы осуществлялась общепринятым методом термоэклекции в “экстракторе Туллгрена”. Для определения видовой принадлежности извлеченных из почвы клещей помещали в постоянные препараты на предметных стеклах в жидкость Фора-Берлезе и высушивали в сушильном шкафу при температуре +45°С. Численности клещей рассчитывали по стандартной методике на 1 м^2, исходя из площади пробоотборника (Методы почвенно-зоологических исследований, 1975). Статистическую обработку результатов проводили методом вариационного анализа (Плохинский, 1970; Сорокин, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные о видовом составе и численности панцирных клещей в образцах мерзлотной палевой почвы приведены в табл. 1. Система орибатид приведена согласно последней классификации Субиаса (Subias, 2019). Поскольку на территории Якутии исследований по панцирным клещам не проводилось, то полученные данные можно сравнить только с результатами исследований по орибатидам в аналогичных экосистемах сопредельных территорий: с западного направления – Эвенкии и с восточного – Дальнего Востока.

В исследованной березово-лиственничной тайге Якутии было обнаружено 16 видов панцирных клещей. В лиственничной тайге соседней Эвенкии зафиксировано от 1 до 13 видов в зависимости от конкретного местообитания (Пузаченко, Криволуцкий, 1968). В Магаданской обл. (в целом) обнаружено 22 вида (Рябинин, 2011), а в наиболее подробно исследованных лиственничниках Хабаровского края – до 50–70 видов (Рябинин, 2009). Суммарная средняя численность панцирных клещей в нашем материале из березово-лиственничной тайги Якутии составила 5331 экз./м^2. В аналогичной экосистеме Эвенкии она составляла от 500 до 4600 экз./м^2 в разных местообитаниях (Пузаченко, Криволуцкий, 1968). По Магаданской обл. такие данные отсутствуют, а в подробно исследованных лиственничниках Хабаровского края численность колеблется от 24000 до 50000 экз./м^2 в зависимости от конкретного местообитания (Рябинин, 2009). Таким образом, количественные параметры сообщества орибатид (видовое богатство и численность) березово-лиственничной таежной экосистемы Якутии находятся в пределах величин, свойственных аналогичным экосистемам сопредельных регионов, но ближе к нижней их границе.

Предварительный анализ видового состава орибатид березово-лиственничной экосистемы Якутии показывает, что 16 зафиксированных видов относятся к 15 родам из 12 семейств. При этом 10 семейств (83.3%) представлены только одним родом каждое, а 14 из этих родов – только одним видом (93.3% всех обнаруженных видов). Такая высокая представленность единственных родов в семействах и видов в родах характеризуется как “осколочный” характер биоты, и отмечена, в

частности, для полярных пустынь (Макарова, 2002). Тот же вывод можно сделать и, применив к данному материалу такой параметр как "потенциал видового богатства", выражаемый отношением числа видов к числу родов (Мордкович и др., 2002). Здесь это соотношение будет 16/15 = 1.07. Это значительно ниже соответствующих показателей населения панцирных клещей Западно-Сибирской равнины, где во всех ландшафтных зонах – от тундровой до черноземно-степной – показатель "потенциала видового богатства" этого таксона колеблется в пределах 1.6–2.4.

В березово-лиственничной тайге Центральной Якутии лишь два семейства орибатид из двенадцати семейств представлены несколько шире: семейство Oppiidae – тремя родами с четырьмя видами и семейство Phenopelopidae – двумя родами с одним видом в каждом. Семейство Oppiidae включает значительное число видов (37) также в наиболее исследованном сопредельном регионе – на Дальнем Востоке (Ryabinin, 2015). По другим семействам орибатид фауна Якутской тайги отличается от сопредельных территорий значительно. Так, из двенадцати наиболее крупных семейств Дальнего Востока (Рябинин, 2011) в березово-лиственничной тайге Якутии обнаружены виды только трех из них (Oppiidae, Brachychthoniidae, Eremaeidae). Но в наиболее полной сводке по Дальнему Востоку (Ryabinin, 2015), включающей 596 видов и подвидов из 228 родов и 84 семейств, фигурируют 10 видов из нашего материала, правда, не только в аналогичных исследуемой таежных экосистемах, но и в биогеоценозах другого типа.

Наиболее характерной чертой населения орибатид исследованной таежной экосистемы Якутии является очень высокая степень доминирования в сообществе космополитического вида *Tectocepheus velatus* (55.86%), что по шкале Энгельманна (Engelmann, 1978) означает самый высокий ранг – эудоминанта. Этот вид составляет более половины сообщества, тогда как значения удельного обилия остальных 15 видов находятся в диапазоне 0.82–13.3%. Из других видов панцирных клещей Якутской березово-лиственничной тайги на сопредельных территориях Дальнего Востока также многочислен *Oppiella nova*. Этот вид является вторым по долевому участию в сообществе орибатид изучаемой таежной экосистемы (его доля равна 13.3% сообщества, что соответствует рангу доминанта по Энгельманну). Остальные 14 видов в совокупности составляют 30.8% сообщества, причем доля каждого вида не превышает 7.5% (ранг субдоминанта по Энгельманну). Из этих видов, обнаруженных в Якутской березово-лиственничной тайге, большинство отмечены в экосистемах сопредельной территории Дальнего Востока (Ryabinin, 2015), как в аналогичных, березово-лиственных экосистемах, так и в экосистемах других типов. Не найдены ни в одном из 234-х обследованных там местообитаний только 2 вида из приводимого материала по Якутии: *Moritzoppia jamalica* и *M. microdentata*. Но количественные данные (по численностям и долевому участию видов в сообществах) в этой сводке не приводятся. Орибатидное население регионов, сопредельных исследуемому, признается крайне своеобразным и слабо изученным. Особенно это относится к Магаданской обл. Об этом свидетельствуют, как низкое видовое разнообразие, так и большое количество описаний новых видов с Дальнего Востока (Рябинин, 2011).

Проведенное исследование позволило выявить особенности состояния сообщества панцирных клещей в мерзлотных палевых типичных почвах Центральной Якутии. В целом, население панцирных клещей здесь характеризуется большим своеобразием, которое заключается, во-первых, в существенном отличии набора надвидовых таксонов и видов от таковых сопредельных территорий; во-вторых, в "осколочном" характере сообщества орибатид, выраженном в большой доле единственных родов в семействах, единственных видов в родах и в низком значении показателя "потенциала видового богатства"; в-третьих – в высокой степени доминирования в сообществе космополитического вида *Tectocepheus velatus*. Проведенное исследование позволяет сделать вывод о том, что сообщество панцирных клещей Якутии, которое имеет ярко выраженные специфичные черты и которое практически не изучено, нуждается в дальнейших исследованиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по государственному заданию ИПА СО РАН и при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бызов Б.А., 2005. Зоомикробные взаимодействия в почве. М.: ГЕОС. 212 с.

Десяткин Р.В., 1984. Почвы аласов Лено-Амгинского междуречья. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР. 168 с.

Еловская Л.Г., 1987. Классификация и диагностика мерзлотных почв Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР. 172 с.

Конищев В.Н., 1996. Влияние климата на мерзлотные ландшафты Центральной Якутии. Якутск: Институт мерзлотоведения СО РАН. 152 с.

Конищев В.Н., 2006. Современные тенденции развития криолитозоны. Современные глобальные изменения природной среды. В 2-х томах. Т. 1. М.: Научный мир. 696 с.

Криволуцкий Д.А., 1978. Панцирные клещи как индикатор почвенных условий // Итоги науки и техни-

ки. Серия Зоология беспозвоночных. Т. 5. С. 70–134.

Криволуцкий Д.А., Лебрен Ф., Кунст М. и др., 1995. Панцирные клещи: морфология, развитие, филогения, экология, методы исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palusris* C.L.Koch, 1939. М.: Наука. 224 с.

Методы почвенно-зоологических исследований, 1975. М.: Наука. 280 с.

Макарова О.Л., 2002. Акароценозы (Acariformes, Parasitiformes) полярных пустынь. 1. Сообщества клещей Северной Земли. Структура фауны и численность // Зоологический журнал. Т. 81. № 2. С. 165–181.

Мордкович В.Г., Баркалов А.В., Василенко С.В., Гришина Л.Г., Дубатолов В.В., Дудко Р.Ю., Зинченко В.К., Золотаренко Г.С., Легалов А.А., Марченко И.И., Чернышев С.Э., 2002. Видовое богатство членистоногих Западно-Сибирской равнины // Евразиатский энтомологический журнал. Т. 1. № 1. С. 3–10.

Плохинский И.А., 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 358 с.

Пузаченко Ю.Г., Криволуцкий А.Д., 1968. Зоогеографические заметки о панцирных клещах севера Эвенкии // Вестник Московского университета. Сер. 5. География. № 2. С. 99–102.

Рябинин Н.А., 2009. Особенности распределения панцирных клещей в почвах Дальнего Востока России // Вестник ДВО РАН. № 3. С. 54–60.

Рябинин Н.А., 2011. Биологическое разнообразие панцирных клещей (Oribatida) Дальнего Востока России // Амурский зоологический журнал. Т. 3(1). С. 11–15.

Сорокин О.Д., 2004. Прикладная статистика на компьютере. Краснообск: ГУП РПО СО РАСХН. 162 с.

Стриганова Б.Р., Порядина Н.М., 2005. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК. 232 с.

Engelmann H.-D., 1978. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden // Pedobiologia. Bd. 18. S. 378–380.

Ryabinin N.A., 2015. Oribatid mites (Acari, Oribatida) in Soils of the Russian Far East // Zootaxa. V. 3914. № 3. P. 201–244.

Siepel H., de Ruiter-Dukman E.M., 1993. Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities // Soil Biology and Biochemistry. V. 25. № 11. P. 1491–1497.

Subias L.S. 2019. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (*Acariformes: Oribatida*) del Mundo (excepto fósiles). (14ªactualizacion). (Publicado originalmente en *Graellsia*, 60. (numero extraordinario): 3–305. (2004). Actualizado en marzo de 2019. 536 p.

ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA) IN THE PALE YELLOW SOIL OF CENTRAL YAKUTIA

V. S. Andrievskii[1, *], M. V. Yakutin[1, **], A. N. Puchnin[2]

[1]*Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

[2]*Yakutsk State Agricultural Academy, Yakutsk, 677007 Russia*

**e-mail: andrievskii@issa-siberia.ru*

***e-mail: yakutin@issa-siberia.ru*

The results of a study of the oribatid mites population in the zonal, permafrost, pale yellow, typical soil of central Yakutia, eastern Siberia are presented. In general, the population of oribatid mites in the studied soil is concluded to be highly original, this being expressed through a significant difference between the set of supraspecific taxa and species from those of the neighboring territories; in a "fragmentary" character of the oribatid community that shows a large proportion of the sole genera in families, the sole species in genera, and a low value of the "potential species richness" indicator; in a high-degree dominance in the community of the cosmopolitan species, *Tectocepheus velatus*.

Keywords: eastern Siberia, larch taiga, permafrost, soil mites, abundance, species richness

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 279–287

УДК 359.78-157.28

НОВЫЙ РОД И ПЯТЬ НОВЫХ ВИДОВ ВЫЕМЧАТОКРЫЛЫХ МОЛЕЙ ТРИБЫ GELECHIINI (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE, GELECHIINAE) ИЗ ЛАОСА И МАЛАЙЗИИ

© 2021 г. М. М. Омелько[a], *, Н. В. Омелько[a]

[a]*Федеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия*

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

Поступила в редакцию 23.12.2019 г.
После доработки 16.05.2020 г.
Принята к публикации 19.05.2020 г.

Из Центрального и Южного Лаоса и Малайзии описаны новый род выемчатокрылых молей *Anicula* gen. n. с типовым видом *Anicula tristificula* sp. n. и четыре новых вида из рода *Gelechia* Hübner: *G. festa* sp. n., *G. exigua* sp. n., *G. pallidula* sp. n., *G. gilva* sp. n.

Ключевые слова: Gelechiidae, Gelechiini, *Gelechia*, новый род, новые виды, Лаос, Малайзия, остров Борнео

DOI: 10.31857/S0044513421030089

В ходе исследований в 2013 и 2017 гг. в Лаосе и в 2018 г. в Малайзии на о-ве Борнео были собраны новые таксоны выемчатокрылых молей трибы Gelechiini (Lepidoptera, Gelechiidae, Gelechiinae). Бабочек собирали на свет ртутных газоразрядных ламп. В Лаосе исследования проводили с середины июня до середины июля и во второй половине ноября в провинции Вьентьян на территории туристического отеля Нам Лик (Nam Lik Eco-village) и в первой половине декабря в провинции Тямпасак на территории туристического отеля Тэд Фейн (Tad Fane Waterfall). В Малайзии материал собран в марте в парке Крокера (Crocker Range National Park) на территории курортного отеля Manis Manis Roftop of Borneo Resort и в окрестностях национального парка Мулу (Taman Negara Mulu).

Голотипы и паратипы новых видов находятся в научной коллекции Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова – филиала Федерального научного центра Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

Anicula M. Omelko et N. Omelko gen. n.

Типовой вид: *Anicula tristificula* M. Omelko et N. Omelko sp. n.

Диагноз (рис. 1*a*–1*c*; 2*a*–2*c*). По внешнему виду бабочек и строению гениталий новый род близок к палеарктическому роду *Psoricoptera* Stainton и роду *Namlika* M. Omelko et N. Omelko из Центрального Лаоса (Омелько М, Омелько Н., 2019). Во всех трех родах нижнегубные щупики покрыты длинностебельчатыми чешуйками снизу среднего и сверху вершинного члеников, рисунок на передних крыльях имеет вид размытых пятен и полос, пучки приподнятых чешуек на переднем крыле более крупные вдоль заднего края, голени средних ног с воротничками из удлиненных чешуек; в гениталиях самцов кукуллусы узкие, лопастевидные или шиловидные, эдеагус с базальным отростком, в гениталиях самок основания передних апофизов соединены с остиальной воронкой. По гениталиям самца новый род хорошо отличается от родов *Psoricoptera* Stainton и *Namlika* M. Omelko et N. Omelko лопастевидными выростами по бокам ункуса, ковшеобразным медиальным склеритом гнатоса, формой дистальной части эдеагуса, по гениталиям самки – копулятивной сумкой без сигнума.

Описание. Приводится в описании *Anicula tristificula* M. Omelko et N. Omelko sp. n.

Видовой состав. Только типовой вид.

Распространение. Лаос.

Этимология. Название нового рода – латинское слово anicula (старушка) дано по общему виду невзрачно окрашенных бабочек.

Anicula tristificula M. Omelko et N. Omelko sp. n.

Материал. Голотип, самец: Лаос, провинция Вьентьян, туристический отель Нам Лик (Laos, Vientiane Prov., Nam Lik Eco-Village),

Рис. 1. *Anicula* gen. n., *Gelechia* Hübner: *a–c* – *Anicula tristificula* gen. n., sp. n. (*a* – самец, *b* – самка, *c* – голова и нижнегубной щупик); *d*, *e* – *G. festa* sp. n. (*d* – самец, *e* – самка); *f*, *g* – *G. exigua* sp. n., самец; *h* – *G. pallidula* sp. n., самка; *i–k* – *G. gilva* sp. n., самец.

03.07.2017 (M. Omelko). Паратипы: 2♀♀, там же, 19.11.2013, 18.06.2017 (M. Omelko).

Диагноз. По внешнему виду бабочек и гениталиям новый вид ближе к видам рода *Psoricoptera* Stainton. От наиболее похожего *Psoricoptera gibbosella* (Zeller 1839) хорошо отличается буровато-желтой окраской передних крыльев, по гениталиям самца – ковшеобразным гнатосом, в гениталиях самки у нового вида отсутствует сигнум.

Описание. Внешний вид (рис. 1*a*–1*c*). Длина переднего крыла 5.3–7.5 мм. Голова желтовато-буроватая с вкраплением буроватых чешуек, более интенсивным по бокам, или бока буроватые. Усики темно-бурые или бежевые с вкраплением темно-бурых чешуек. Базальный членик нижнегубных щупиков очень короткий, буровато-желтый с бурым затемнением; средний и вершинный членики широкие, вершинный членик едва короче среднего, средний членик с бородой из удлиненных чешуек снизу, вершинный членик покрыт удлиненными приподнятыми чешуйками сверху, оба членика буровато-желтые с широкими размытыми бурыми перевязями перед основанием и перед вершиной. Грудь сверху буровато-желтая с бурым затемнением. Передние крылья буровато-желтые с черновато-бурыми размытыми пятнами и полосами, затемняющими их. Пучки приподнятых чешуек хорошо развиты, вдоль заднего края крыла они заметно крупнее. Бахромка на переднем крыле из буроватых с бежевой вершиной кроющих чешуек и светло-дымчатых со светло-бежевой вершиной подстилающих. Заднее крыло светло-бежевое с темно-бежевыми жилками, бахромка бежевая. Вертлуги и бедра передних ног светло-бежевые с вкраплением черноватых чешуек, голени и лапки буровато-желтые с черновато-бурым затемнением; бедра средних ног светло-бежевые с черным затемнением, голени и лапки бежевые с черновато-бурым затемнением, на голенях в средней части и на вершине воротнички из удлиненных чешуек бежевого цвета; бедра задних ног светло-бежевые с черноватым затемнением, голени и лапки бежевые с буроватым и черновато-бурым затемнением с внешней стороны, сверху голеней щетка из волосковидных чешуек.

Гениталии самца (рис. 2*a*, 2*b*). Ункус большой, широкий, желобовидный, на вершине с тремя крупными зубцами; по бокам ункуса лопастевидные выросты, дистальные их части в виде большого зубцевидного выступа. Медиальный склерит гнатоса ковшеобразный, уплощенный с боков, к вершине раздвоенный. Кукуллусы узкие, в едва расширенной дистальной половине лопастевидные, на вершине закругленные. Перед серединой кукуллусов, с внутренней стороны, небольшой пластинчатый закругленный выступ, покрытый щетинками. Ветви саккулусов сравнительно короткие, пальцевидные, дистальнее середины с крупным зубцевидным отростком, перед закругленной вершиной с небольшим зубчиком с внутренней стороны. Базальные отростки саккулусов срослись под эдеагусом в округлую лопасть. Эдеагус трубчатый, базальный отросток в форме прямоугольной пластинки, перед вершиной со склеротизацией в виде овальных пластинок, на косо обрезанной вершине зубцевидный выступ. Винкулум якоревидный, с длинным медиальным отростком и плавно суженными, в дистальной части тонкими, ветвями.

Гениталии самки (рис. 2*c*). Яйцеклад длинный. Анальные сосочки узкие, продолговатые. Длина задних апофизов более чем в 5 раз превышает длину передних. Основания передних апофизов соединены с остиальной воронкой, имеющей вид слабо склеротизированных вентральной и дорсальной округлых пластинок, прикрывающих остиум. Проток копулятивной сумки очень короткий, сразу переходит в узкую длинную копулятивную сумку.

Биология. Имаго собраны во второй половине декабря и во второй половине июня–первой декаде июля на лесном склоне невысокой сопки.

Распространение. Лаос.

Этимология. Название вида латинское слово tristificula (несколько печальный, невеселый).

Род *Gelechia* Hübner [1825] в Юго-Восточной Азии известен по восьми видам, описанным из Шри-Ланки (Цейлона) и Индии (Walker, 1864; Meyrick, 1916–1935), и по двум видам с о-ва Борнео (Walker, 1864; Meyrick, 1926). *Gelechia exoposita* (Meyrick 1926) с о-ва Борнео, проиллюстрированная Кларком (Clarke, 1969), по гениталиям сходна с дальневосточными видами *Gelechia teleiodella* Omelko 1986 и *G. sirotina* Omelko 1986 (Омелько, 1986, 1999) и тремя видами, описанными в этой работе.

Gelechia festa M. Omelko et N. Omelko sp. n.

Материал. Голотип, самец: Лаос, провинция Чампасак, туристический отель Tad Fane Waterfall (Laos, Champasak Prov., Tad Fane Waterfall), 10.12.2013 (M. Omelko). Паратип: 1♀, там же, 09.12.2013 (M. Omelko).

Диагноз. По гениталиям самки (форме остиальной воронки и сигнума копулятивной сумки) новый вид близок к *G. exoposita*, описанному с горы Мурунду (Murund) о-ва Борнео с высоты 2100 м над ур. м. (Clarke, 1969). От *G. exoposita* новый вид хорошо отличается сизовато-зеленоватыми размытыми мазками на беловатом фоне передних крыльев и рисунком из черных пятен и полос; в гениталиях самки нового вида нет склеротизированного антрума. По гениталиям новый

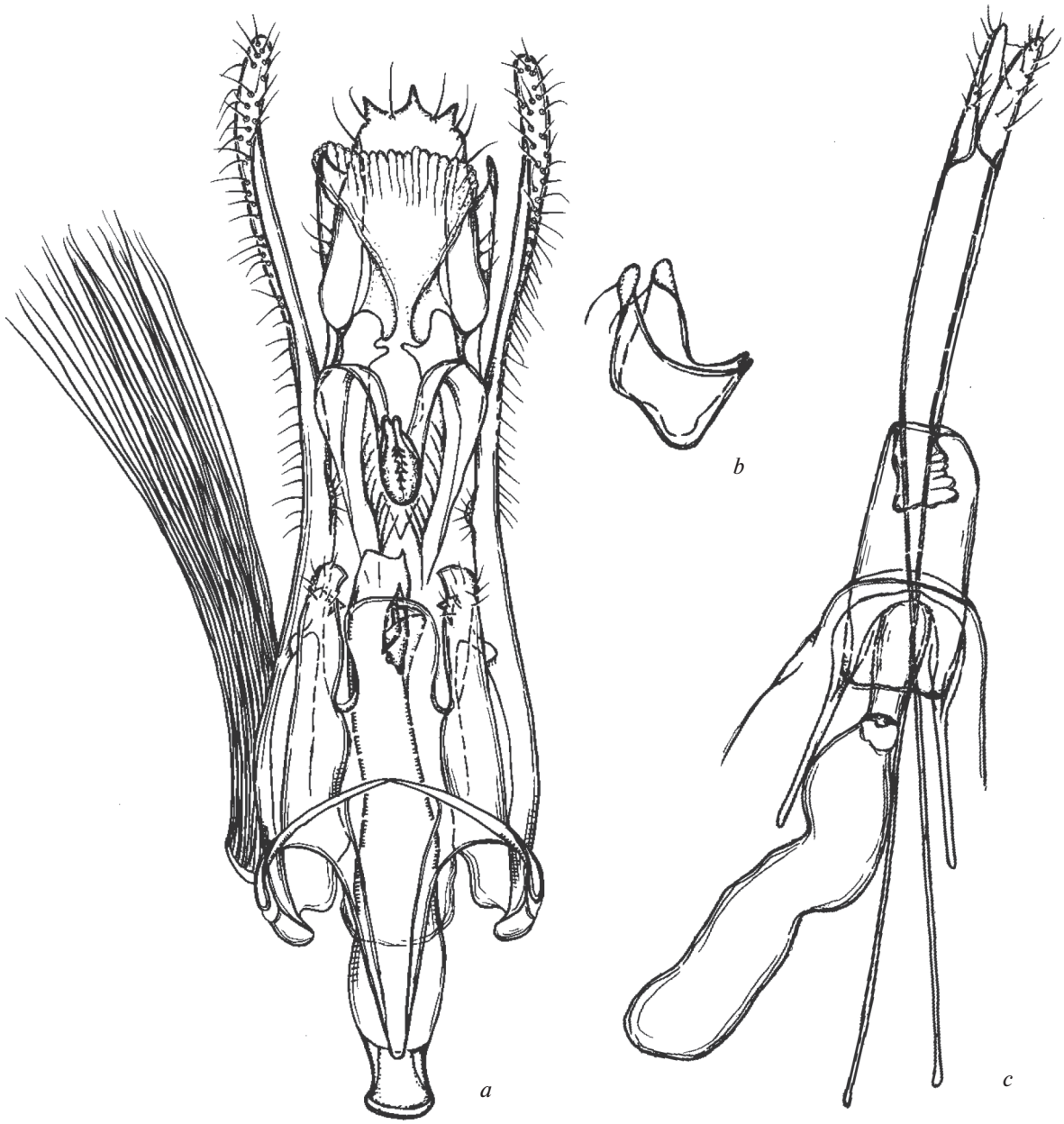

Рис. 2. *Anicula tristificula* sp. n., гениталии (*a*, *b* – самец, общий вид и медиальный склерит гнатоса, *c* – самка).

вид схож и с дальневосточным видом *G. teleiodella*. У обоих видов в гениталиях самцов трапециевидный ункус, узколопастные кукуллусы и пальцевидные ветви саккулусов вальв, лопастевидный базальный отросток эдеагуса; в гениталиях самок от основания остиальной воронки к заднему краю 8-го сегмента тянутся два узких желобовидных тяжа.

Описание. Внешний вид (рис. 1*d*, 1*e*). Длина переднего крыла 5.0–5.5 мм. Лоб белый, темя голубовато-белое. Базальный членик усиков беловатый или светло-дымчатый с бурым затемнением; жгутик в основании черноватый, далее к вершине в чередующихся колечках – широких беловатых и узких черноватых или бурых. Базальный членик нижнегубных щупиков черный; средний членик снизу с бородой из удлиненных чешуек, белый, с внешней стороны с черным основанием и черным пятном дистальнее середины; вершинный членик у самца белый с черным колечком перед основанием и широким черным колечком перед вершиной, у самки белый в прок-

симальной части и черный с белой вершиной в дистальной. Грудь сверху беловатая, у самца с голубоватым оттенком. Общий фон переднего крыла беловатый с крупными сизовато-зеленоватыми с бледно-бежевым оттенком размытыми пятнами и мазками. В базальной части крыла два костальных и одно медиальное маленькие черные пятна, перед серединой крыла косая поперечная черная перевязь, дистальнее перевязи два костальных черных пятна – небольшое в средней части крыла и более крупное перед вершинной частью. Вдоль костального и внешнего краев вершинной части крыла ряд черных точек. Бахромка на переднем крыле из кроющих беловатых с черной вершиной чешуек и светло-бежевых подстилающих. На крыле хорошо выражены пучки приподнятых чешуек. Заднее крыло и бахромка светло-бежевые у самца и бежевые у самки, жилки более темные. Вертлуги передних ног беловатые, с внешней стороны с черновато-бурым размытым пятном ближе к основанию, бедра, голени и лапки черноватые; средние ноги беловатые с черновато-бурыми и бурыми перевязями на голенях и лапках; задние ноги светло-песочные, у самца с буроватым затемнением на вершинах голеней и лапках с внешней стороны, у самки с бурым затемнением на голенях и лапках, сверху и снизу голеней щетка из волосковидных чешуек.

Гениталии самца (рис. 3*a*–3*c*). Ункус желобовидный, в проекции снизу в форме равнобедренной трапеции. Медиальный склерит гнатоса крюковидный, изогнутый ближе к основанию, его вершинная часть слегка утолщенная, вершина притупленная. Кукуллусы узкие, дистально имеют вид продолговатой лопасти, изогнутой вверх и медиально к заостренной вершине. Ветви саккулусов пальцевидные, их дистальные части ланцетовидные, к округлой вершине слабо изогнутые вниз. Эдеагус трубчатый, в суженной средней части слабо изогнутый дуговидно; проксимальная часть овальная, с лопастевидным базальным отростком; дистальная часть округлая, к вершине вытянутая в небольшой пальцевидный отросток. Винкулум с длинным краниальным отростком и сравнительно широкими ветвями.

Гениталии самки (рис. 4*a*). Остиальная воронка большая, в проекции снизу прямоугольная, дистальные части передних апофизов не сросшиеся с остиальной воронкой, короткие, заостренные. От основания остиальной воронки к заднему краю 8-го сегмента параллельно тянутся два узких желобовидных склеротизированных тяжа. Проток копулятивной сумки сравнительно короткий, его длина составляет 3/4 длины копулятивной сумки. Копулятивная сумка большая, овальная, сигнум в ее средней части, ромбовидный, с длинными, по краям зубчатыми, крыловидными лопастями.

Биология. Имаго собраны в первой декаде декабря на высоте 1000 м над ур. м. на лесном склоне.

Распространение. Лаос.

Этимология. Название вида латинское слово festa (праздничный, радостный) дано по нарядной окраске бабочек.

Gelechia exigua M. Omelko et N. Omelko sp. n.

Материал. Голотип, самец: Лаос, провинция Вьентьян, туристический отель Нам Лик (Laos, Vientiane Prov., Nam Lik Eco-Village), 25.06.2017 (M. Omelko).

Диагноз. Близок к описанному выше виду *G. festa* sp. n. Внешне отличается от него общим фоном переднего крыла без сизовато-зеленых размытых пятен и мазков, перед серединой крыла нет черноватой поперечной перевязи. В гениталиях самца, в отличие от *G. festa* sp. n., ункус на вершине с медиальной выемкой, гнатос дистально не утолщенный, вершина кукуллусов заостренная, а не остроконечная.

Описание. Внешний вид (рис. 1*f*, 1*g*). Длина переднего крыла 4.0 мм. Голова беловатая. Базальный членик усиков беловатый с темно-дымчатым затемнением; жгутик в основании темно-дымчатый, далее к вершине в чередующихся беловатых и темно-дымчатых колечках. Базальный членик нижнегубных щупиков грязно-бурый, средний членик с бородой из удлиненных чешуек снизу, беловатый с грязно-бурой базальной частью и грязно-бурым пятном перед вершиной; вершинный членик едва длиннее среднего, беловатый, с вкраплением буроватых чешуек перед основанием и перед вершиной. Грудь и переднее крыло беловатые, на крыле 5 небольших костальных буроватых пятен и одно медиальное буроватое пятно; на вершинной части крыла вдоль костального и внешнего краев вкрапление грязно-бурых чешуек; бахромка беловатая с вкраплением кроющих чешуек с грязно-бурой вершиной. Заднее крыло и бахромка светло-бежевые, жилки бежевые. Передние ноги светло-бежевые с грязно-бурым затемнением; средние ноги беловатые с грязно-бурым пятном перед вершиной голеней и грязно-бурым затемнением на лапках; задние ноги беловатые, на голенях сверху щетка из волосковидных чешуек.

Гениталии самца (рис. 3*d*–3*g*). Ункус желобовидный, в проекции снизу имеет вид равнобедренной трапеции, на вершине с выемкой. Медиальный склерит гнатоса крюковидный, изогнутый ближе к основанию, его дистальная часть плавно сужена к притупленной вершине. Кукуллусы узкие, дистально едва расширены в узкую лопасть с остроконечной вершиной. Ветви саккулусов узколанцетовидные, к округлой вершине

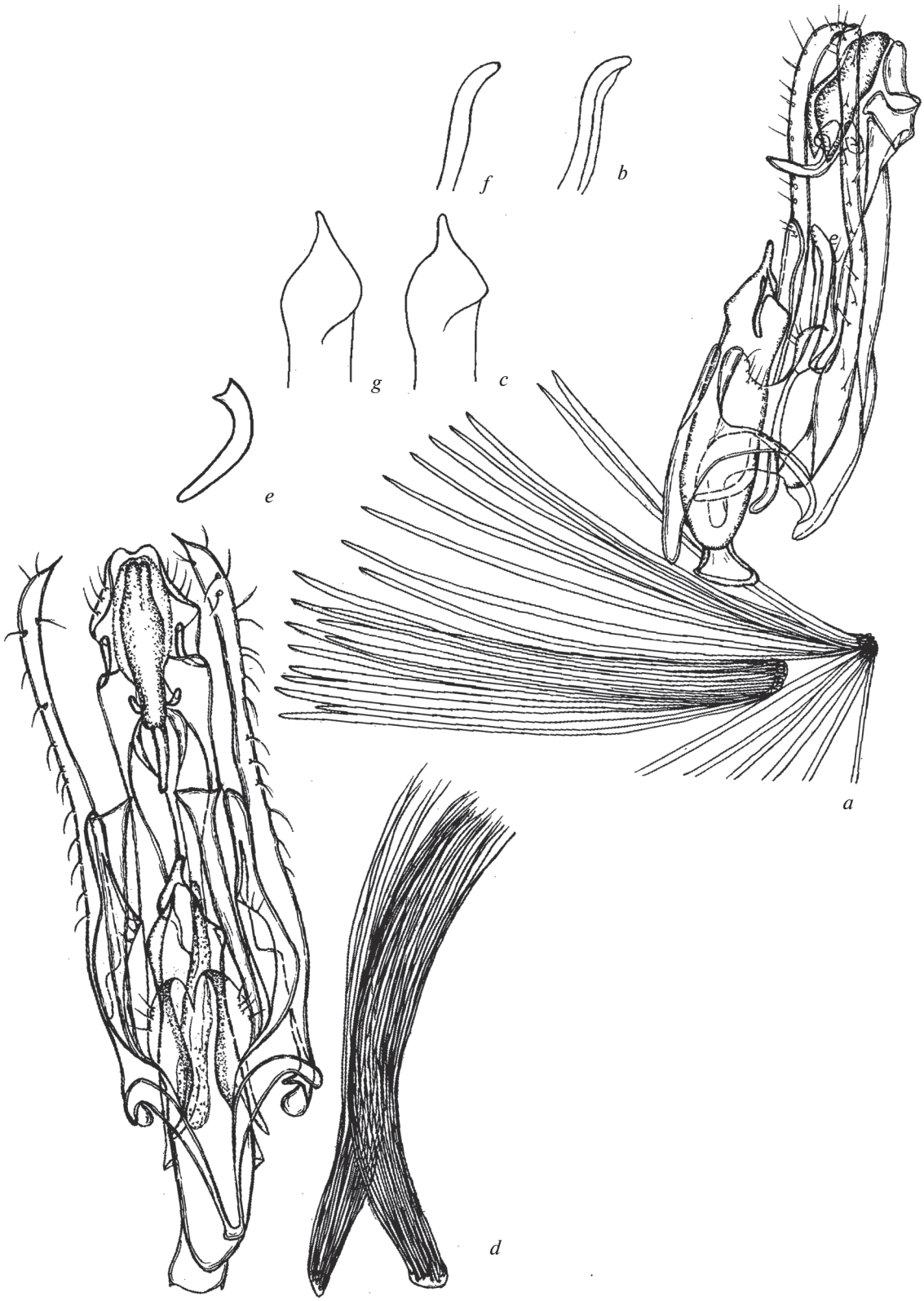

Рис. 3. *Gelechia* Hübner, гениталии самцов: *a–c* – *G. festa* sp. n., *d–g* – *G. exigua* sp. n. (*a*, *d* – общий вид с пучками андрокониальных чешуек; *b*, *f* – дистальная часть ветви саккулуса; *c*, *g* – дистальная часть эдеагуса; *e* – медиальный склерит гнатоса).

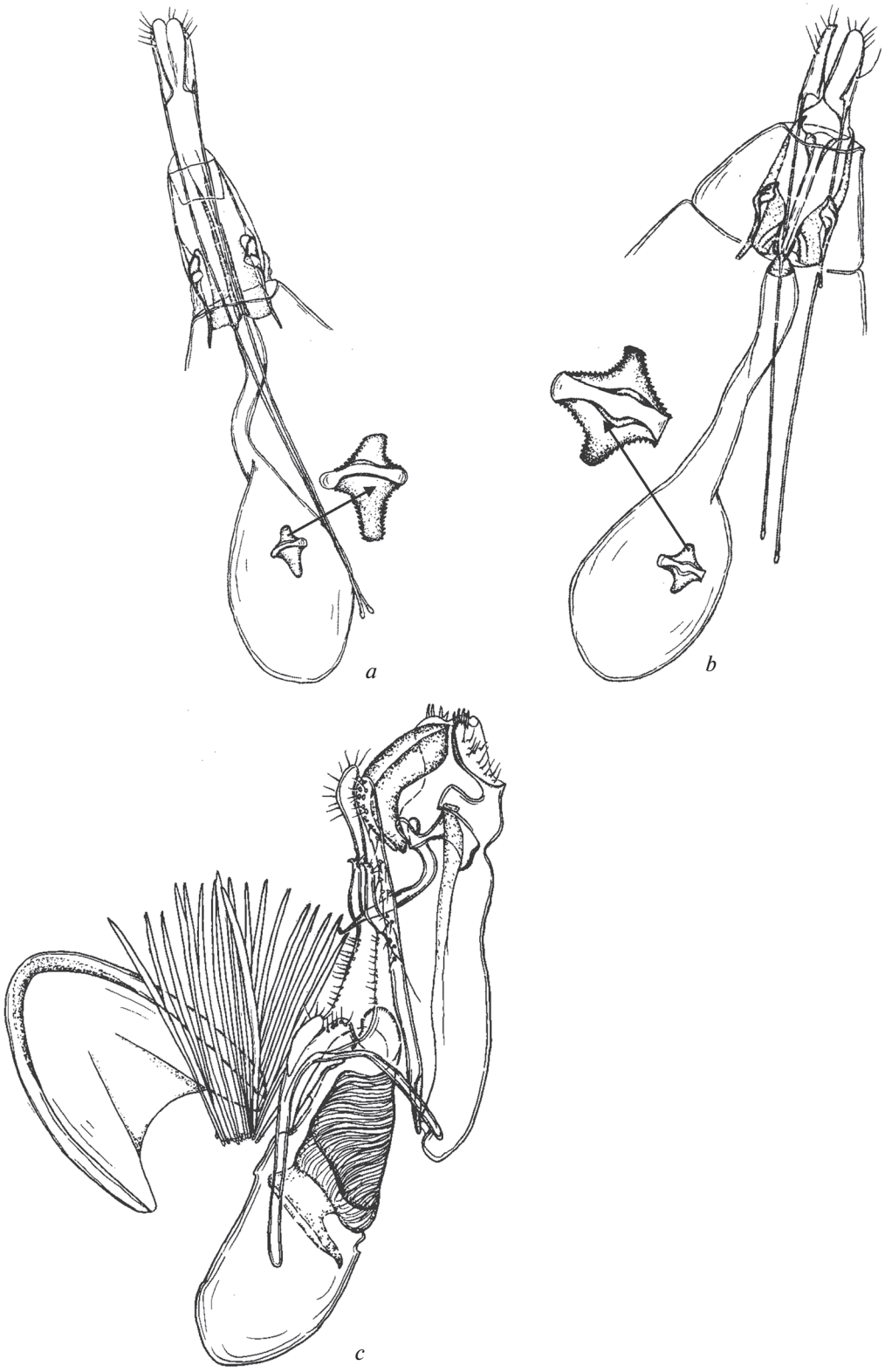

Рис. 4. *Gelechia* Hübner, гениталии: *a* – *G. festa* sp. n., самка; *b* – *G. pallidula* sp. n., самка; *c* – *G. gilva* sp. n., самец (общий вид с пучками андрокониальных чешуек и 8-м тергитом брюшка).

изогнутые вниз под тупым углом. Эдеагус трубчатый, едва изогнутый дуговидно в суженной средней части; базальная часть овально-продолговатая, оканчивается небольшой лопастью; дистальная часть округлая, к вершине оттянутая в небольшой пальцевидный отросток. Винкулум с конусовидным отростком и сравнительно короткими широкими ветвями.

Биология. Бабочка собрана в конце июня на лесном склоне невысокой сопки.

Распространение. Лаос.

Этимология. Название вида латинское слово exigua (скудный) дано по неяркой окраске бабочки.

Gelechia pallidula M. Omelko et N. Omelko sp. n.

Материал. Голотип, самка: Борнео, Малайзия, штат Сабах, национальный парк Крокера (Crocker Range National Park, Manis Manis Roftop of Borneo Resort), 22.03.2018 г. (M. Omelko).

Диагноз. По форме копулятивной сумки и воронковидного антрума в гениталиях самки новый вид близок к *G. exoposita*. Бабочки нового вида светло-бежевые, в отличие от беловатых бабочек *G. exoposita*, в гениталиях самки у них сигнум с более короткими крыловидными отростками. Также схож с дальневосточным видом *G. sirotina* Omelko по рисунку на переднем крыле и по ряду особенностей гениталий самки: форме остиальной воронки, цингулуму на дуктусе копулятивной сумки и склеротизации в виде желоба на 8-м сегменте.

Описание. Внешний вид (рис. 1*h*). Длина переднего крыла 5.0 мм. Лоб белый, темя светло-бежевое. Базальный членик усиков светло-бежевый с темно-бежевым затемнением, жгутик в чередующихся колечках – узких темно-бежевых и широких светло-бежевых. Базальный членик нижнегубных щупиков темно-бежевый, средний и вершинный членики светло-бежевые, средний членик с темно-бежевыми основанием и размытой перевязью перед вершиной, вершинный членик с широкой темно-бежевой перевязью перед вершиной. Переднее крыло светло-бежевое с затемнением темно-бежевыми чешуйками; вдоль костального края 5 темно-бежевых пятен. Бахромка светло-бежевая с вкраплением кроющих чешуек с темно-бежевой вершиной. Заднее крыло и бахромка дымчатые, крыло полупрозрачное. Ноги светло-бежевые, передние ноги с интенсивным буроватым затемнением на бедрах, голенях и лапках; средние ноги с буроватым затемнением на голенях и лапках, воротнички из удлиненных чешуек на голенях бежевые; на голенях задних ног сверху щетка из волосковидных чешуек.

Гениталии самки (рис. 4*b*). Остиальная воронка большая, более или менее прямоугольной формы. Дистальные части передних апофизов не сросшиеся с остиальной воронкой, короткие, не заостренные. От основания остиальной воронки к заднему краю 8-го сегмента тянется узкий слабо склеротизированный желоб. Проток копулятивной сумки сравнительно длинный, его длина составляет 4/3 от длины овальной копулятивной сумки. На дуктусе, перед остиальной воронкой, цингулум в виде небольшой склеротизированной воронки. Сигнум в средней части копулятивной сумки, ромбовидный с зубчатыми по краям крыловидными отростками.

Биология. Бабочка собрана в третьей декаде марта на высоте 950 м над ур. м. на лесном склоне.

Распространение. Остров Борнео.

Этимология. Название вида – латинское слово pallidula (бледноватый) – дано по фоновой окраске бабочки с размытым невзрачным рисунком.

Gelechia gilva M. Omelko et N. Omelko sp. n.

Материал. Голотип, самец: Борнео, Малайзия, штат Саравак, национальный парк Гунунг-Мулу (Gunung Mulu National Park), 09.03.2018 (M. Omelko). Паратип: 1♂, там же, 09.03.2018 (M. Omelko).

Диагноз. Внешний вид бабочки, форма ункуса, гнатоса и строение вальв в гениталиях самца характерны для рода *Gelechia* Hübner. Однако очень специфичная форма эдеагуса, а именно, широкий цекум, отсутствие базального отростка, расщепленная на две лопасти дистальная часть, не позволяет сближать этот вид ни с одним из известных видов рода.

Описание. Внешний вид (рис. 1*i*–1*k*). Длина переднего крыла 4.8 мм. Голова бежевая. Усики бежевые, членики жгутика по бокам с вкраплением бурых чешуек. Базальный членик нижнегубных щупиков бурый, средний членик снизу с бородой из удлиненных чешуек, светло-бежевый с бурым основанием и черновато-бурым размытым пятном перед вершиной; вершинный членик с черными колечками перед основанием и перед вершиной. Грудь и передние крылья бежевые. На переднем крыле три костальных черновато-бурых пятна: базальное, перед серединой крыла (слабо выраженное) и перед внешней частью крыла; у одной бабочки развито небольшое черновато-бурое пятно в средней части кубитальной жилки. Бахромка на переднем крыле бежевая с вкраплением чешуек с черновато-бурой вершиной. Заднее крыло и бахромка темно-дымчатые. Ноги бежевые, передняя и средняя пары с интенсивным черновато-бурым затемнением на бедрах, голенях и лапках; задние ноги с буроватым затемне-

нием с внешней стороны голеней и лапок, сверху голеней щетка из волосковидных чешуек.

Гениталии самца (рис. 4*c*). Ункус желобовидный, на округлых латеральных лопастях с толстыми щетинками сверху, на вершине с неглубокой медиальной выемкой. Медиальный склерит гнатоса крюковидно изогнутый перед серединой, его вершинная часть оттянутая, тонкая, к вершине изогнутая крючком. Кукуллус с длинной тонкой шейкой и небольшой дистальной лопастью треугольной формы. Ветви саккулусов узкие, к острой вершине изогнутые крючком вниз. Базальные отростки саккулусов соединены с винкулумом. Эдеагус трубчатый, прямой, от широкого овального цекума несколько суженный в морщинистой дистальной части, к вершине раздвоен на неравные по величине закругленные лопасти. Винкулум с длинным узким краниальным отростком и длинными узкими ветвями.

Биология. Бабочки собраны в конце первой декады марта на прилегающем к национальному парку Гунунг-Мулу участке долинного леса.

Распространение. Остров Борнео.

Этимология. Название вида – латинское слово gilva (светло-желтый) – дано по фоновой окраске бабочки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Омелько М.М., 1986. Выемчатокрылые моли рода *Gelechia* Hb. (Lepidoptera, Gelechiidae) южного Приморья // Труды зоологического института АН СССР. Т. 46. С. 84–109.

Омелько М.М., 1999. Сем. Gelechiidae – выемчатокрылые моли. Лер П.А. (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 5. Ручейники и чешуекрылые. Ч. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 102–194.

Омелько М.М., Омелько Н.В., 2019. Новые роды и виды выемчатокрылых молей подсемейства Gelechiinae (Lepidoptera, Gelechiidae) из Лаоса и Малайзии // Амурский зоологический журнал. Т. XI. № 2. С. 131–140.

Clarke J.F.G., 1969. Catalogue of the Type Specimens of Microlepidoptera in the British Museum (Natural History) described by Edward Meyrick. Gelechiidae. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.). V. 7. 531 p.

Meyrick E., 1926. Microlepidoptera from Northen Sarawak // Sarawak Museum Journal. V. 3 (2). P. 152.

Meyrick E., 1916–1935. Exotic Microlepidoptera. V. 1–4. Marlborough.

Walker F., 1864. List of the specimens of the Lepidopterous insects in the collection of the Britis Museum 29: Tineites, pp. IV+564+835. London.

Zeller P.C.,1839. Versuch einer naturgemassen Einteilung der Schaben // Isis, Jena. V. 1838. P. 167–220.

A NEW GENUS AND FIVE NEW SPECIES OF THE GELECHIID MOTH TRIBE GELECHIINI (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE, GELECHIINAE) FROM LAOS AND MALAYSIA

M. M. Omelko[1, *], N. V. Omelko[1]

[1]*Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

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

A new genus, *Anicula* gen. n. (Gelechiidae), with the type species *A. tristificula* sp. n., and four new species of the genus *Gelechia* Hübner (*G. festa* sp. n., *G. exigua* sp. n., *G. pallidula* sp. n., and *G. gilva* sp. n.) are described from central and southern Laos and Eastern Malaysia.

Keywords: Gelechiidae, Gelechiini, *Gelechia*, *Anicula*, new genus, new species, Laos, Malaysia, Borneo

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 288–298

УДК 595.798:591.563

ГНЕЗДОВАНИЕ И БИОЛОГИЯ *EUSTENANCISTROCERUS AMADANENSIS* (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE)

© 2021 г. А. В. Фатерыга[a], *, М. В. Ончуров[b], **

[a] *Карадагская научная станция имени Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, Курортное, Феодосия, 298188 Россия*

[b] *Таврическая академия Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского, Симферополь, 295007 Россия*

**e-mail: fater_84@list.ru*

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

Поступила в редакцию 17.12.2019 г.
После доработки 09.01.2020 г.
Принята к публикации 15.02.2020 г.

Изучено строение гнезд *Eustenancistrocerus amadanensis* в Крыму. Самки гнездились в земле на горизонтальных участках или пологих склонах с разреженной растительностью. Гранулометрический состав почвы, в которой осы устраивали свои гнезда, варьировал в широких пределах: от супесей до тяжелых суглинков, близких по свойствам к глинам. Исследовано 11 гнезд, пять из которых были брошены самками до откладки яйца. Остальные гнезда содержали 1–4 ячейки. Они имели глубину 5.0–7.5 см; диаметр гнездового хода составлял около 3 мм. Ячейки не отличались от гнездового хода по диаметру и имели длину 9–13 мм. Многоячейковые гнезда имели линейно-ветвистую структуру. Гнезда также содержали пустые боковые ходы, функция которых до конца не ясна. У входа в гнездо выстраивались наклонные трубки из земли высотой 5–10 мм; они были сплошными в основании и ажурными в дистальной части. Для строительства входной трубки самки извлекали из гнездового хода небольшие комочки земли. После того, как трубка была готова, самки продолжали углублять гнездовой ход, вынося из него более крупные комочки земли и выбрасывая их. Самки разбирали трубки при запечатывании гнезд. Осы использовали для размягчения земли воду, которую добывали из влажной земли у ручьев или на берегу моря, а также из луж, садясь прямо на их поверхность и удерживаясь за счет сил поверхностного натяжения. Самки охотились на гусениц двух видов молей-чехлоносок. Темп гнездования был очень низким (1 ячейка за 2–8 дней). Питание имаго нектаром цветков было отмечено на 10 видах растений из восьми семейств. Вид дает два поколения в году; зимовка происходит на стадии предкуколки. В гнездах найден кокон неидентифицированной осы-блестянки. Репродуктивный успех составил 81.1%. Обнаружена агрегация спящих самцов. Обсуждается биология ос рода *Eustenancistrocerus* и близких родов.

Ключевые слова: осы-эвменины, гнездовая активность, строение гнезд, трофические связи

DOI: 10.31857/S0044513421030041

Eustenancistrocerus Blüthgen 1938 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) – небольшой род одиночных складчатокрылых ос, насчитывающий 19 видов, распространенных в аридных регионах Палеарктической и Афротропической зоогеографических областей. В составе рода выделяют три подрода. Номинативный подрод *Eustenancistrocerus* s. str. включает девять палеарктических видов, три афротропических вида и один вид, общий для Палеарктической и Афротропической зоогеографических областей. Подрод *Hemistenancistrocerus* Blüthgen 1938 включает один вид общий для Палеарктической и Афротропической зоогеографических областей. Подрод *Parastenancistrocerus* Blüthgen 1938 включает пять палеарктических видов (Carpenter et al., 2010; Gusenleitner, 2013; Fateryga et al., 2019). В фауне России известно два вида: *Eustenancistrocerus* (*Eustenancistrocerus*) *jerichoensis* (von Schulthess 1928), обнаруженный только в Дагестане, и *Eustenancistrocerus* (*Parastenancistrocerus*) *amadanensis* (de Saussure 1855) [= *E. transitorius* (Morawitz 1867)], распространенный на юге европейской части страны, Северном Кавказе и в Крыму (Antropov, Fateryga, 2017; Fateryga, Mokrousov, 2019). Общее распространение *E. amadanensis* включает Южную и Восточную Европу, о-в Кипр, Северную Африку, Аравийский п-ов, Малую Азию, Закавказье, Среднюю Азию, а также Казахстан, Иран и Пакистан (Antropov, Fateryga, 2017). Ареал *E. jerichoensis*

Таблица 1. Характеристика участков гнездования *Eustenancistrocerus amadanensis* и число обнаруженных гнезд

№	Описание	Координаты		Год	Число гнезд
		широта	долгота		
1	Лисья бухта, терраса у подножия бедленда	44°54′02″ с.ш.	35°09′28″ в.д.	2011	1
2	Лисья бухта, терраса у подножия бедленда	44°53′58″ с.ш.	35°09′29″ в.д.	2014	1
3	Лисья бухта, приморский склон	44°54′04″ с.ш.	35°10′00″ в.д.	2014	3
4	Лисья бухта, приморская терраса	44°54′02″ с.ш.	35°09′57″ в.д.	2014	2
5	Берег оз. Бараколь, солончак	44°59′52″ с.ш.	35°14′40″ в.д.	2014	1
6	Берег оз. Бараколь, солончак	45°00′00″ с.ш.	35°14′40″ в.д.	2016	1
7	Балка Кипчак, грунтовая дорога на склоне	45°28′47″ с.ш.	32°35′46″ в.д.	2019	2

включает Кавказ, Малую Азию, Аравийский полуостров, а также Иран (Fateryga, Mokrousov, 2019).

Биология представителей рода *Eustenancistrocerus* изучена слабо. В литературе имеются сведения о гнездовании типового вида рода – *Eustenancistrocerus* (*Eustenancistrocerus*) *blanchardianus* de Saussure 1855 – в Алжире (Ferton, 1914). Самки этого вида самостоятельно выгрызают гнездовой ход в земле, используя для ее размягчения отрыгиваемую воду. Для пополнения запасов воды в зобике они посещают ближайшие открытые источники, садясь при этом прямо на поверхность воды и удерживаясь за счет сил поверхностного натяжения. У входа в гнездо самка выстраивает входную трубку из земли длиной около 15 мм. Когда трубка готова, самка углубляет гнездовой ход, вынося из него комочки земли и выбрасывая их в 1–2 м от гнезда. Внутри гнездового хода *E. blanchardianus* обнаружены ячейки, разделенные поперечными земляными перегородками. В качестве провизии зарегистрированы гусеницы молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) (Ferton, 1914). Второй вид, о биологии которого сообщалось ранее, – *E. amadanensis*. Имеется информация о его гнездовании в Иране, согласно которой *E. amadanensis* гнездится в замочных скважинах, залепляя их глиной (Bingham, 1897). Однако в Крыму было обнаружено гнездо *E. amadanensis* в земле (Fateryga et al., 2013). При этом самка самостоятельно выгрызала гнездовой ход и выстраивала входную трубку около 5 мм длиной. К сожалению, гнездо было не окончено и не содержало ячеек. В качестве объектов охоты *E. amadanensis* зарегистрированы гусеницы молей-чехлоносок *Perygra maritimella* (Newman 1873) (Fateryga et al., 2013); питание имаго зарегистрировано на цветках шести видов растений (Kostylev, 1928; Фатерыга, 2010; Fateryga et al., 2013). Этим сведения о биологии ос рода *Eustenancistrocerus* исчерпываются.

Цель настоящей работы – изучить гнездовую активность, строение гнезд, трофические связи и другие особенности биологии *E. amadanensis* на материале, собранном после публикации предыдущей заметки (Fateryga et al., 2013).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в Крыму в 2011–2019 гг. Гнездование *E. amadanensis* изучали в Лисьей бухте (городской округ Феодосия) в 2011 и 2014 гг., на берегу соленого оз. Бараколь (также городской округ Феодосия) в 2014 и 2016 гг. и в балке Кипчак на Тарханкутском п-ове (Черноморский р-н) в 2019 г. Всего было найдено 11 гнезд (табл. 1). Дополнительные наблюдения за особями этого вида (прежде всего, во время питания имаго на цветках) были также проведены в некоторых других районах полуострова с 2011 по 2017 гг.

Гнезда были обнаружены, главным образом, случайно. За гнездящимися самками устанавливали наблюдение. Гнездовую активность ос регистрировали визуально и с помощью фотокамер Canon PowerShot A570 IS и Canon PowerShot SX160 IS. Гнезда раскапывали после того как самки их запечатывали либо после того как убеждались, что самки их бросили. Раскопку гнезд проводили с помощью небольшой лопаты и ножа, стараясь, чтобы разрез почвы был параллелен гнездовому ходу. Для этого вначале на расстоянии 20–30 см от входа в гнездо выкапывали ямку в форме полумесяца глубиной 15–20 см. Затем последовательно срезали землю слой за слоем по направлению к гнезду. В ряде случаев гнезда были извлечены из субстрата вместе с комом земли с помощью большой лопаты, а затем вскрыты в лаборатории. Однако иногда наличие крупных камней и обилие корней вблизи гнезд не позволяли это сделать. Вскрытые гнезда фотографировали и зарисовывали на миллиметровой бумаге, используя циркуль для измерения параметров гнездового хода и ячеек. Строение ячеек изучали под бинокулярным микроскопом МБС-9, снабженным окулярной сеткой, и также рисовали на миллиметровой бумаге. Рисунки гнезд и ячеек, представленные в работе, выполнены путем прорисовки фотографий и черновых рисунков, сделанных

Таблица 2. Характеристика почвы на участках гнездования *Eustenancistrocerus amadanensis*

№	Удельный вес твердой фазы, г/см^3	Содержание физических фракций по методу Рутковского, %				Гранулометрический класс по методу Качинского
		>0.5 мм (песчаная)	0.5–0.05 мм (пылеватая)	0.05–0.005 мм (илистая)	<0.005 мм (глинистая)	
1	2.75	7.49	8.56	83.95	0.00	Супесь
2	2.67	14.00	17.2	66.05	2.75	Супесь
3	2.10	3.96	87.08	1.63	7.33	Средний суглинок – тяжелый суглинок
4	2.87	27.03	19.25	52.14	1.58	Супесь – легкий суглинок
5	2.24	11.66	15.86	58.73	13.75	Тяжелый суглинок
6	2.48	10.53	22.37	56.56	10.54	Тяжелый суглинок – глина
7	2.43	8.9	42.05	41.26	7.79	Средний суглинок

Примечание. Нумерация участков соответствует табл. 1.

на миллиметровой бумаге. Преимагинальные стадии ос, найденные в ячейках гнезд, помещали в короткие отрезки стеклянных трубок, закрытые с обеих сторон плотными ватными тампонами и снабженные этикетками с номером гнезда и ячейки. До выхода имаго их хранили в неотапливаемом помещении.

С каждого из участков гнездования *E. amadanensis* отбирали пробы почвы для анализа содержания физических фракций по методу Рутковского и определения гранулометрического класса по методу Качинского (Вадюнина, Корчагина, 1986).

Фенологию лёта имаго изучали по материалам коллекций Таврической академии Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского (Симферополь), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва), Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев), Одесского государственного зоопарка (Одесса), а также частных коллекций Д.В. Пузанова (Евпатория) и А.В. Амолина (Донецк). Всего было исследовано 342 экз. *E. amadanensis*, собранных в Крыму в 1887–2017 гг. (из них 336 имели полные даты сборов на этикетках).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Субстрат гнездования

Самки *E. amadanensis* гнездились в земле на горизонтальных участках террас или пологих склонах холмов и балок. Участки гнездования вида в Лисьей бухте представляли собой полупустыню с участием *Artemisia lercheana* Weber ex Stechm., *A. taurica* Willd., *Galatella villosa* (L.) Rchb. f. (Asteraceae) и различных видов семейств Chenopodiaceae и Poaceae (рис. 1*а*). Чаще всего осы выбирали место для гнезда под этими растениями, маскируя таким образом вход в него. На берегу оз. Бараколь участки гнездования представляли собой солончак с растрескавшейся почвой. Растительность здесь была сформирована сообществом *Halimione verrucifera* (M. Bieb.) Aellen, *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. (Chenopodiaceae) и *Puccinellia fominii* Bilyk (Poaceae). В балке Кипчак гнезда ос были обнаружены на грунтовой дороге, почти лишенной растительности.

Гранулометрический состав почвы, в которой осы устраивали свои гнезда, варьировал в широких пределах: от супесей до тяжелых суглинков, близких по свойствам к глинам (табл. 2). Почва на участках гнездования, расположенных в Лисьей бухте на террасах под бедлендами (1 и 2), характеризовалась высокой долей илистой фракции, смываемой с этих бедлендов, и обладала свойствами супеси. На приморском склоне (участок 3) было обнаружено абсолютное преобладание в почве пылеватой фракции; свойства этой почвы были промежуточными между средним и тяжелым суглинком. Участок, расположенный на приморской террасе (4), характеризовался наибольшим содержанием в почве песчаной фракции и относительно большой долей илистой фракции; эта почва обладала свойствами супеси, близкой к легкому суглинку. Почва на участках, расположенных на берегу оз. Бараколь (5 и 6), характеризовалась наибольшим содержанием глинистой фракции и обладала свойствами тяжелых суглинков, близких к глинам. В балке Кипчак (участок 7) обнаружено примерно равное содержание пылеватой и илистой фракций при средней доле песчаной и глинистой; эта почва обладала свойствами среднего суглинка.

Рис. 1. Биология *Eustenancistrocerus amadanensis*: *a* – терраса у подножия бедленда – типичный участок гнездования и охоты; *b* – самка, добывающая воду из влажной земли; *c* – самка, добывающая воду из лужи; *d* – самка, сооружающая входную трубку в гнездо; *e* – полностью отстроенная входная трубка в гнездо; *f* – самка, возвращающаяся в гнездо после полета за водой; *g* – самка, извлекающая крупный комочек земли из гнездового хода. Масштаб: *e* – 5 мм.

Гнездовая активность

Самки *E. amadanensis* начинали гнездование с поиска места для гнезда, однако продолжительность поиска измерить не удалось. После того как место для гнезда было выбрано, самка отрыгивала из зобика на поверхность земли каплю воды и приступала к формированию небольших комочков грязи. Эти комочки она укладывала по кругу, выстраивая, таким образом, кольцо вокруг будущего входа в гнездо. Через некоторое время она улетала для пополнения запасов воды. Самки посещали открытые источники, такие как небольшие ручьи и лужи, реже берег моря. Для сбора воды им было достаточно высосать ее из влажной земли на дне пересыхающего ручья или на берегу моря (рис. 1*b*). Однако при наличии луж осы предпочитали добывать воду из них, садясь при этом прямо на поверхность воды и удерживаясь на ней за счет сил поверхностного натяжения (рис. 1*c*). Вернувшись в гнездо с запасом воды в зобике, самка продолжала извлекать из гнездового хода небольшие комочки земли, формируя из них входную трубку. При этом голова и передние ноги осы всегда находились внутри трубки, а средние и задние ноги – снаружи (рис. 1*d*). Таким образом, по мере углубления гнездового хода входная трубка увеличивалась в высоту. Готовые трубки имели высоту 5–10 мм и располагались под углом примерно 30°–45° по отношению к поверхности земли. Они были сплошными в основании и имели ажурную структуру в дистальной части (рис. 1*e*).

После завершения строительства трубки самка продолжала углублять гнездовой ход. При этом она также регулярно улетала за водой, за исключением тех дней, когда земля была влажная после дождя. Вернувшись с запасом воды, она садилась на входную трубку гнезда (рис. 1*f*) и затем заходила в него вентральной стороной тела кверху. После этого она извлекала из гнездового хода более крупные комочки земли (рис. 1*g*). Самка взлетала с каждым таким комочком в воздух и выбрасывала его на расстоянии 20–50 см от входа в гнездо. Одной порции воды хватало для формирования 3–4 таких комочков. Иногда самка на время прерывала вынос крупных комочков земли и опять выносила несколько небольших комочков, прикрепляя их к вершине входной трубки, дополнительно удлиняя ее. Затем она возобновляла вынос крупных комочков. В случае повреждения входной трубки гнезда людьми или дождем самка восстанавливала ее, а затем также возобновляла вынос крупных комочков.

Темп гнездостроительной активности самок *E. amadanensis* был довольно низким. В одном из отмеченных случаев самка выгрызала гнездовой ход глубиной 4 см, как минимум, два дня. Другая самка делала перерывы в работе и по часу и более находилась внутри гнездового хода головой к выходу. Общее время ее работы неизвестно, однако в итоге она бросила гнездо на стадии гнездового хода глубиной 3.5 см.

Закончив выгрызание гнездового хода, самка откладывала яйцо и приступала к провиантированию. После этого она запечатывала ячейку пробкой из земли и либо откладывала следующее яйцо в том же гнездовом ходе, либо выгрызала новый гнездовой ход в том же гнезде, либо запечатывала все гнездо и приступала к следующему. В случае разрушения входной трубки во время провиантирования ячейки, самка не восстанавливала ее долгое время, до тех пор, пока процесс провиантирования не завершался.

Процесс гнездования двух самок наблюдали в течение четырех дней, еще одной самки – пяти дней и еще двух самок – в течение восьми дней. Однако в каждом из этих случаев начало гнездования не было зафиксировано, так что реальная продолжительность их деятельности могла быть больше. В итоге гнезда двух первых самок были брошены на стадии провиантирования третьей ячейки во втором гнездовом ходе и на стадии выгрызания второго гнездового хода после запечатывания первой ячейки. Гнездо самки, которую наблюдали в течение пяти дней, было в итоге запечатано и содержало всего одну ячейку. Гнезда самок, которых наблюдали в течение восьми дней, также были в итоге запечатаны; одно из них содержало всего одну ячейку и пустой второй гнездовой ход, второе – четыре ячейки. Таким образом, общий темп гнездования *E. amadanensis* был также очень низким (1 ячейка за 2–8 дней).

Строение и состав гнезд

Из 11 раскопанных гнезд *E. amadanensis* пять были брошены самками до откладки яйца, то есть содержали только пустой гнездовой ход без ячеек. Оставшиеся шесть гнезд были успешными. Они имели глубину 5.0–7.5 см; диаметр гнездового хода составлял около 3 мм. Ячейки не отличались от гнездового хода по диаметру и имели длину 9–13 мм. Три гнезда с ячейками также были брошены самками до их запечатывания. Они содержали 1–3 ячейки (рис. 2*a*–2*c*). Многоячейковое гнездо имело линейно-ветвистую структуру: ячейки располагались как последовательно в одном гнездовом ходе, так и в разных гнездовых ходах (рис. 2*a*). Два одноячейковых гнезда содержали также пустые боковые ходы (рис. 2*b*–2*c*). Основной ход часто был отделен земляной перегородкой, сходной с перегородками, выполняющими функцию пробок ячеек (рис. 2*a* и 2*c*).

Запечатанные гнезда содержали 1–4 ячейки. Два одноячейковых гнезда также содержали пустые боковые ходы (рис. 2*d*–2*e*). В одном из этих

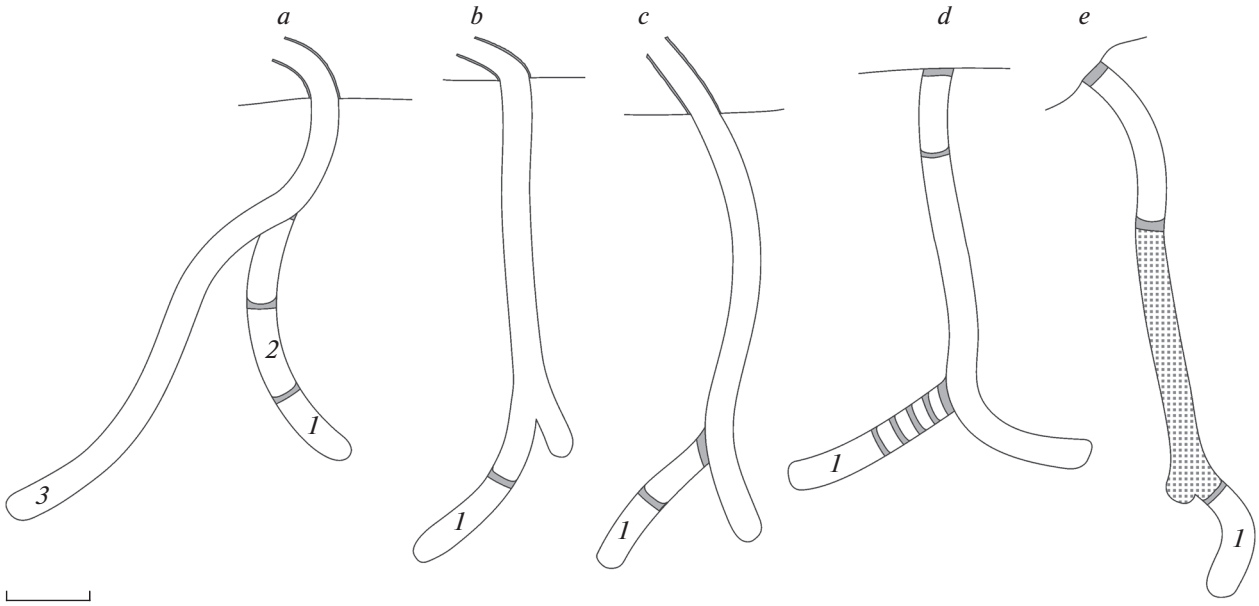

Рис. 2. Строение гнезд *Eustenancistrocerus amadanensis*: *a–c* – брошенные гнезда, *d–e* – полностью отстроенные гнезда. *1–3* – номера ячеек по порядку закладки. Масштаб 1 см.

гнезд имелись три дополнительные перегородки между пробкой ячейки и пробкой гнездового хода (рис. 2*d*). Во всех трех запечатанных гнездах также имелась дополнительная перегородка в гнездовом ходе на расстоянии 1–2 см от поверхности земли. В одном из гнезд пространство между этой перегородкой и ячейкой было засыпано рыхлой землей (рис. 2*e*). Происхождение этой земли неизвестно. Во время наблюдений за построившей это гнездо самкой было отмечено, что она выносила из гнездового хода мелкие комочки сухой земли после того, как входная трубка была разрушена дождем (рис. 3*a*). Гнездо, содержавшее четыре ячейки, имело ветвистую структуру. К сожалению, зарисовать его строение не удалось, поскольку оно располагалось в земле с большим количеством корней и развалилось при раскопке. Гнезда были запечатаны конечной пробкой вровень с поверхностью земли. Входные трубки запечатанных гнезд были полностью разобраны самками ос.

Трофические связи

Самки *E. amadanensis* охотились на гусениц двух видов молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae), обитающих на *Artemisia* spp. и *Galatella villosa*. Вывести из гусениц имаго и идентифицировать эти виды не удалось, однако обитающий на *G. villosa* вид определенно относился к роду *Casignetella* Strand 1928. Помимо *A. lercheana*, *A. taurica* и *G. villosa*, самки ос во время охоты обследовали и побеги различных видов семейства Chenopodiaceae (прежде всего, *Camphorosma monspeliaca* L.), а также соплодия *Petrorhagia prolifera* (L.) P.W. Ball et Heywood (Caryophyllaceae) и *Sanguisorba minor* subsp. *balearica* (Nyman) Muñoz Garm. et C. Navarro (Rosaceae). Обнаружив чехлик с гусеницей, оса сразу же приступала к ее извлечению и парализации, не перемещая чехлик с кормового растения (рис. 3*c*).

Питание имаго нектаром цветков было отмечено на 10 видах растений из восьми семейств (табл. 3). При этом основную роль в питании ос играли цветки *Limonium* spp. (Plumbaginaceae). Осы посещали не только свежераспустившиеся цветки этого рода, но и отцветшие цветки с увядшим венчиком. На цветках других растений были отмечены лишь единичные особи ос (1–3 экз.). Большинство кормовых видов растений имели открытые нектарники. Лишь у *Thymus tauricus* Klokov et Des.-Shost. и *Limonium* spp. нектар был расположен внутри трубки венчика. Однако венчики этих цветков неглубокие, что позволяло осам *E. amadanensis* легко извлекать из них нектар хоботком (рис. 3*d*).

Развитие потомства, фенология и соотношение полов

Ячейки вскрытых гнезд *E. amadanensis* содержали предкуколок (рис. 3*b*) или куколок в коконах; яиц и питающихся личинок обнаружено не было. Кокон состоял из двух слоев (рис. 4). Наружный слой представлял собой многочисленные тонкие нити, полностью покрывающие внутрен-

Рис. 3. Биология *Eustenancistrocerus amadanensis*: *a* – самка, извлекающая мелкий комочек сухой земли из гнезда, входная трубка которого была разрушена дождем; *b* – ячейка вскрытого гнезда с предкуколкой в коконе; *c* – самка, извлекающая гусеницу из чехлика (показан стрелкой) на побеге *Galatella villosa*; *d* – самка, питающаяся нектаром на цветке *Limonium scoparium*; *e* – самцы, ночующие на соцветии *Halimione verrucifera*. Масштаб: *b* – 5 мм.

нюю полость ячейки, за исключением небольшого участка, где были собраны остатки провизии (экскременты гусениц). Наружный слой кокона плотно прилегал к стенкам ячейки и не отделялся от них, однако при его изготовлении не была использована жидкость, которая могла проникнуть в стенки ячейки и скрепить их. Внутренний слой кокона имел вид коричневатой пергаментообразной пленки, так же плотно прилегающей к стенкам ячейки, но отделяющейся от них в случае применения силы. В базальных двух третях ячейки оба слоя кокона были слиты между собой, однако на некотором расстоянии от пробки ячейки внутренний слой кокона отходил от ее стенок и замыкался в виде выпуклого мениска. Меконий находился внутри внутреннего слоя кокона на дне ячейки. Предкуколки ос имели изогнутую форму и бледно-желтый цвет. Размеры коконов несколько превышали размеры предкуколок, которые располагались внутри внутреннего слоя кокона довольно свободно (рис. 3*b* и 4).

Три гнезда, которые наблюдали в июне 2014 г. и затем раскопали 29 числа, содержали куколок. Вывести из них имаго не удалось, однако само присутствие куколок в гнездах, отстроенных в начале лета, свидетельствует о наличии двух поколений в году, а не одного, как предполагалось ранее (Фатерыга, 2009; Fateryga et al., 2013). Одно гнездо, которое наблюдали в августе 2016 г. и затем раскопали 1 сентября, содержало предкуколку, которая окуклилась на следующий год. Самка осы вышла из куколки 19 июля. Предкуколки из двух гнезд, которые наблюдали в июне 2019 г. и затем раскопали 1 июля, впали в зимнюю диапаузу, не окуклившись. Все это свидетельствует о том, что вид дает два поколения в году, но второе

Таблица 3. Видовой состав растений, на цветках которых отмечено питание *Eustenancistrocerus amadanensis* в Крыму

Вид растения	Самки	Самцы
Apiaceae		
Eryngium campestre L.	+	–
Pimpinella tragium Vill.	–	+
Apocynaceae		
Cynanchum acutum L.	–	+
Butomaceae		
Butomus umbellatus L.	+	–
Chenopodiaceae		
Halimione verrucifera (M. Bieb.) Aellen	+	–
Convolvulaceae		
Cuscuta sp.	+	–
Lamiaceae		
Thymus tauricus Klokov et Des.-Shost.	+	–
Plumbaginaceae		
Limonium platyphyllum Lincz.	+	+
Limonium scoparium (Pall. ex Willd.) Stank. (= *L. gmelinii* auct.)	+	+
Ranunculaceae		
Nigella arvensis L.	–	+

Примечание. + – осы данного пола отмечены на цветках соответствующего вида растений, прочерк – не отмечены.

поколение факультативное: потомство первого поколения может перезимовать, не дав второго поколения, кроме того, потомство второго поколения может выйти на следующий год во второй половине лета, “пропустив”, таким образом, период гнездования первого поколения.

По данным исследованных коллекций, лёт самок *E. amadanensis* в Крыму был отмечен с 7 июня по 28 августа, лёт самцов – с 5 июня по 29 августа. Фенология лёта вида, представленная на диаграмме (рис. 5), в целом подтверждает вывод о наличии в году двух поколений, которым соответствуют два пика в середине июня и в начале августа. Однако следует иметь в виду, что как таковой границы между сроками лёта поколений нет, и в середине лета одновременно могут встречаться особи как первого, так и второго поколений.

В коллекционных сборах *E. amadanensis* обнаружено более чем в два раза больше самок (232), чем самцов (110). Такое соотношение полов в коллекциях не обязательно отражает реальное соотношение полов в природе, которое может быть установлено лишь по результатам исследования большого числа гнезд (см. Иванов, Фатерыга, 2006), чего у данного вида сделать не удалось.

Гнездовые паразиты и репродуктивный успех

В одной из 11 ячеек шести гнезд был обнаружен кокон осы-блестянки (Hymenoptera, Chrysididae). К сожалению, предкуколка из этого кокона погибла, и установить ее видовую принадлежность не удалось. Еще в одной ячейке *E. amadanensis* погибло яйцо и развилась плесень. Остальные девять ячеек были успешными (репродуктивный успех составил 81.1%), хотя все потомство, находившееся во время раскопки гнезд на стадии куколки, погибло при транспортировке в лабораторию.

Поведение самцов

Самцы *E. amadanensis* были обнаружены на участках гнездования и вблизи источников воды. Чаще всего они патрулировали территорию, совершая более или менее регулярные полеты вдоль русел ручьев (в том числе пересохших) и вдоль грунтовых дорог. Иногда они прерывали патрулирование для питания на цветках. Один раз (2 августа 2014 г.) в 18.20 (солнечное время) удалось наблюдать двух самцов, спящих на соцветии *Halimione verrucifera* (рис. 3*е*). При этом к ним пытался присоединиться третий самец, но затем он улетел. Ухаживание и копуляцию наблюдать не удалось.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности биологии *E. amadanensis* сходны с известными особенностями биологии *E. blanchardianus* (Ferton, 1914). Оба вида самостоятельно выгрызают гнездовой ход в земле, используя для ее размягчения отрыгиваемую воду, и даже одинаково умеют добывать воду, садясь прямо на ее поверхность. Оба вида выстраивают у входа в гнездо трубку из земли с той лишь разницей, что у *E. blanchardianus* она несколько длиннее (однако и сами осы этого вида крупнее, чем *E. amadanensis*). Также оба вида охотятся на гусениц молей-чехлоносок. Таким образом, сообщение о гнездовании *E. amadanensis* в замочных скважинах (Bingham, 1897) следует признать ошибочным. Возможно, сообщение на самом деле относится к представителю другого рода, например *Stenancistrocerus* de Saussure 1863, для которого достоверно зарегистрировано гнездование в готовых полостях (Fateryga, 2020).

Биология ос рода *Eustenancistrocerus* в общих чертах сходна с биологией некоторых видов родов *Stenodynerus* de Saussure 1863, например *Stenodynerus microstictus* (Viereck 1906) (Evans, 1956; Hackney, Barrows, 1977), *Antepipona* de Saussure 1855, например *Antepipona deflenda* S. Saunders 1853 (= *Odynerus parvulus* Lepeletier de Saint-Fargeau 1841), *A. orbitalis* Herrich-Shäffer 1839 (Móczár, 1939) и *A. scutellaris* Giordani Soika 1985

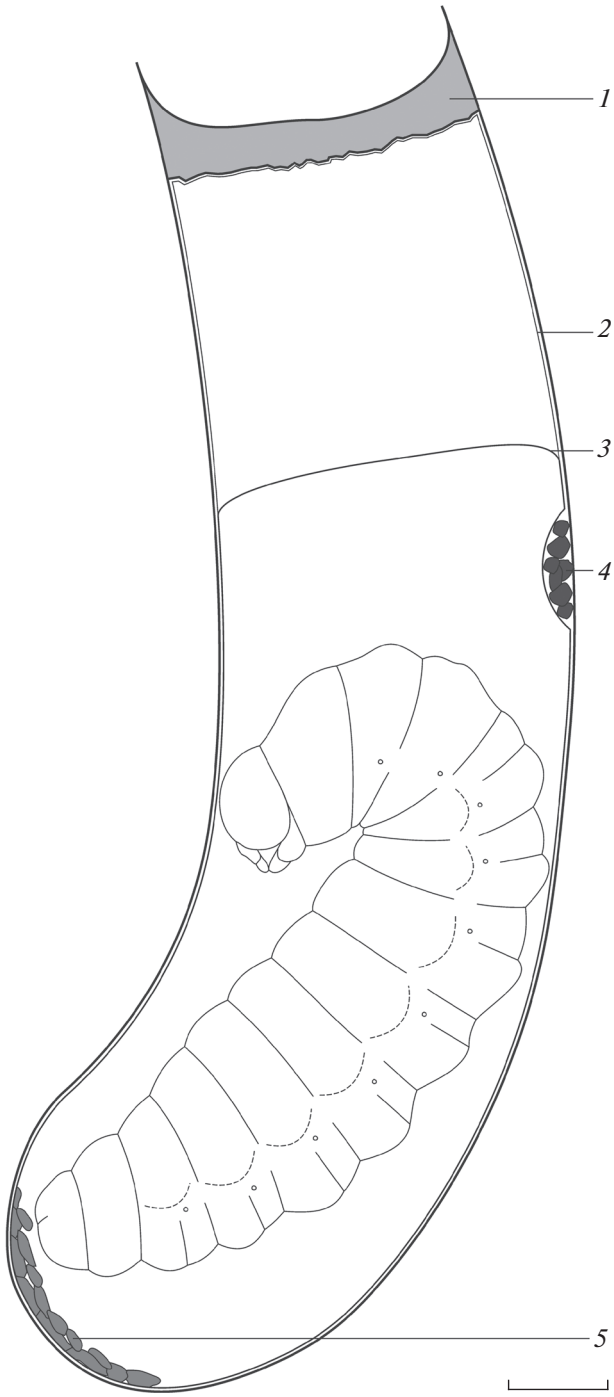

Рис. 4. Строение ячейки *Eustenancistrocerus amadanensis*: *1* – земляная пробка, *2* – наружный слой кокона (для наглядности показан на расстоянии от стенок ячейки, в действительности же он плотно прилегает к ним), *3* – свободная часть внутреннего слоя кокона, *4* – экскременты жертв, *5* – меконий. Масштаб 1 мм.

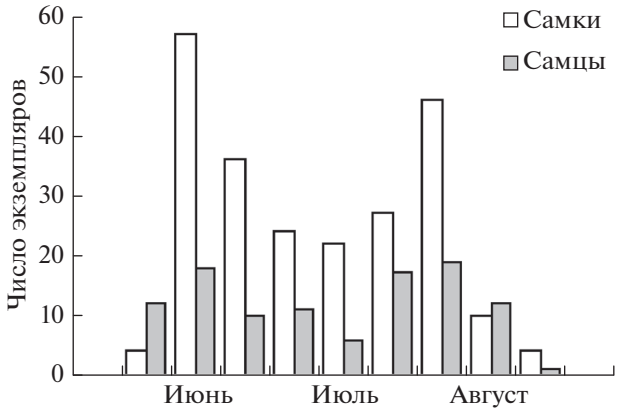

Рис. 5. Фенология лёта *Eustenancistrocerus amadanensis* в Крыму.

(Gess, Gess, 1991), а также *Jucancistrocerus* Blüthgen 1938, например *J. caspicus* Giordani Soika 1970 (Фатерыга, Амолин, 2013). В то же время, необычными чертами строения гнезд *E. amadanensis* являются довольно длинные ходы и наличие пустых боковых ходов в запечатанных гнездах. Функция пустых ходов до конца не ясна. Возможно, они используются для добычи стройматериала (комочков земли), необходимого для запечатывания ячеек и основного хода или для восстановления входной трубки при ее частых поломках. Также может быть, что в этих ходах самки ос должны были устроить ячейки, но затем не стали этого делать по какой-либо причине (например, из-за бедной кормовой базы). Большая длина основного хода, не занятого ячейками, может быть связана с тем, что почва, в которой способен гнездиться *E. amadanensis*, менее плотная, по сравнению с той, где гнездятся представители других родов. Например, *J. caspicus* гнездится только в глине, а *E. amadanensis* – в суглинках различной плотности и даже супесях. Более глубокие ходы в менее плотной почве необходимы для лучшей защиты ячеек от случайных внешних механических воздействий, а также от дождевой воды.

Еще одна интересная особенность, обнаруженная у *E. amadanensis*, – два типа комочков земли, которые самки извлекают из гнездового хода при его выгрызании: небольшие, используемые для строительства входной трубки, и крупные, которые самка осы выбрасывает. У гнездящихся в почве ос родов *Odynerus* Latreille 1802, *Paragymnomerus* Blüthgen 1938 и *Paravespa* Radoszkowski 1886 такого не наблюдается: комочки, используемые для строительства трубки, и выбрасываемые комочки имеют приблизительно одинаковые размеры (Fateryga, 2013, 2018; Fateryga, Ivanov, 2013). Для родов, родственных *Eustenancistrocerus*, данных о размерах этих комочков недостаточно, однако известно, что самки *Stenancistrocerus obstrictus* (Morawitz 1895), гнездящиеся в готовых ходах в земле, используют для строительства входной трубки крупные комочки, из кото-

рых изготовляют ажурный узор (Fateryga, 2020). *E. amadanensis*, напротив, строит ажурную часть трубки из цельных небольших комочков, просто укладывая их один к другому.

Несмотря на низкий темп гнездования, *E. amadanensis* является широко распространенным и довольно многочисленным видом. Такому его успеху могла способствовать, в частности, адаптация к гнездованию в разнообразных типах почвы. Для сравнения *J. caspicus* гнездится только в глинистых обрывах (Фатерыга, Амолин, 2013), а представители рода *Brachyodynerus* Blüthgen 1938 выгрызают боковые ходы внутри трещин суглинистой почвы, что было показано на примере *B. magnificus* (Morawitz 1867) (Fateryga et al., 2017). Оба типа субстрата очень специфичны и встречаются не везде, и, как следствие, представители родов *Jucancistrocerus* и *Brachyodynerus* довольно редки в природе. *E. amadanensis*, напротив, гнездится на относительно горизонтальных поверхностях и в почве с широким диапазоном гранулометрического состава. Этот вид встречается гораздо чаще, чем представители родов *Jucancistrocerus* и *Brachyodynerus*. При этом *B. magnificus* также охотится на гусениц молей-чехлоносок, хотя охота у него протекает немного иначе, чем у *E. amadanensis*. Самка *B. magnificus* вначале отрывает чехлик от субстрата и перелетает с ним на соседнее соцветие кормового растения, а уже затем начинает извлекать из чехлика гусеницу (Fateryga et al., 2017). Однако такие различия кажутся несущественными для биологического успеха вида.

Род *Eustenancistrocerus* относят к одной из терминальных клад ос-эвменин, которая включает также *Stenodynerus* и *Antepipona* (Bank et al., 2017). Роды *Jucancistrocerus* и *Stenancistrocerus*, вероятно, также следует относить к этой кладе, хотя они и не были включены в филогенетические реконструкции подсемейства (Bank et al., 2017; Piekarski et al., 2018). Для этой клады характерно наибольшее разнообразие гнезд (в готовых полостях, в земле и на поверхности субстрата). Предполагается, что исходным способом гнездования в этой кладе было гнездование в готовых полостях, а самостоятельное выгрызание ходов в земле возникло вторично (см. Fateryga, 2020). Одним из аргументов в пользу такой гипотезы может быть, в частности, строение коконов *E. amadanensis*, сходное с коконами некоторых видов, гнездящихся в готовых полостях, например рода *Euodynerus* Dalla Torre 1904 (Фатерыга, 2012), также относимого к этой кладе (Bank et al., 2017; Piekarski et al., 2018). Коконы всех этих ос заметно отличаются от таковых у представителей клады Odynerini s. str., у которых кокон пропитывает боковые стенки и дно ячейки (Fateryga, 2013, 2018; Fateryga, Ivanov, 2013).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Ю.И. Будашкину (Феодосия) за определение родовой принадлежности гусениц из добычи *E. amadanensis*.

Работа первого автора выполнена в рамках темы государственного задания (№ АААА-А19-119012490044-3). В 2019 г. полевые исследования проведены при частичной финансовой поддержке РФФИ (17-04-00259).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А., 1986. Методы исследования физических свойств почв. Третье издание. М.: Агропромиздат. 416 с.

Иванов С.П., Фатерыга А.В., 2006. Биология гнездования одиночной складчатокрылой осы *Syneuodynerus egregius* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) в Крыму // Вестник зоологии. Т. 40. № 4. С. 341–349.

Фатерыга А.В., 2009. Фенология лета складчатокрылых ос (Hymenoptera: Vespidae) в Крыму // Известия Харьковского энтомологического общества. 2008. Т. 16. № 1/2. С. 57–63.

Фатерыга А.В., 2010. Трофические связи складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) с цветковыми растениями в Крыму // Энтомологическое обозрение. Т. 89. № 2. С. 380–389.

Фатерыга А.В., 2012. Строение гнезд четырех видов ос рода *Euodynerus* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae) // Энтомологическое обозрение. Т. 91. № 3. С. 520–532.

Фатерыга А.В., Амолин А.В., 2013. Гнездование и биология *Jucancistrocerus caspicus* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) // Зоологический журнал. Т. 92. № 8. С. 935–940.

Antropov A.V., Fateryga A.V., 2017. Family Vespidae // Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. V. 1. Symphyta and Apocrita: Aculeata. Eds Lelej A.S., Proshchalykin M.Yu., Loktionov V.M. Saint-Petersburg: Zoological Institute RAS. P. 175–196.

Bank S., Sann M., Mayer C., Meusemann K., Donath A., Podsiadlowski L., Kozlov A., Petersen M., Krogmann L., Meier R., Rosa P., Schmitt T., Wurdack M., Liu S., Zhou X., Misof B., Peters R.S., Niehuis O., 2017. Transcriptome and target DNA enrichment sequence data provide new insights into the phylogeny of vespid wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 116. P. 213–226.

Bingham C.T., 1897. The Fauna of British India, Including Ceylon and Burma: Hymenoptera. V. 1. Wasps and Bees. London: Taylor and Francis. xxix + 579 p. + 4 pls.

Carpenter J.M., Gusenleitner J., Madl M., 2010. A catalogue of the Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) of the Ethiopian Region excluding Malagasy Subregion. Part II: Genera *Delta* de Saussure 1885 to *Zethus* Fabricius 1804 and species incertae sedis // Linzer Biologische Beiträge. Bd. 42. H. 1. S. 95–315.

Evans H.E., 1956. Notes on the biology of four species of ground-nesting Vespidae // Proceedings of the Entomological Society of Washington. V. 58. № 5. P. 265–270.

Gess F.W., Gess S.K., 1991. Some aspects of the ethology of five species of Eumenidae (Hymenoptera) in southern

Africa // Annals of the Cape Provincial Museums Natural History. V. 18. № 12. P. 245–270.

Fateryga A.V., 2013. Nesting biology of *Odynerus albopictus calcaratus* (Morawitz, 1885) and *Odynerus femoratus* de Saussure, 1856 (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) // Journal of Insects. Article ID 597583. P. 1–8.

Fateryga A.V., 2018. Nesting biology of *Paragymnomerus signaticollis tauricus* (Kostylev, 1940) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) // Zootaxa. V. 4378. № 3. P. 429–441.

Fateryga A.V., 2020. Nesting biology and distribution of *Stenancistrocerus* (*Paratropancistrocerus*) *obstrictus* (Morawitz, 1895) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) // Zootaxa. V. 4718. № 4. P. 591–600.

Fateryga A.V., Budashkin Yu.I., Puzanov D.V., 2013. On the ecology of the wasp *Eustenancistrocerus amadanensis* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) in the Crimea // Vestnik Zoologii. V. 47. № 2. P. 166.

Fateryga A.V., Ivanov S.P., 2013. Nesting biology of *Paravespa rex* (von Schulthess 1924) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) in the Crimea, Ukraine // Zootaxa. V. 3721. № 6. P. 589–600.

Fateryga A.V., Ivanov S.P., Budashkin Yu.I., 2017. First data on the bionomics of *Brachyodynerus magnificus magnificus* (Morawitz, 1867) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) // Zootaxa. V. 4312. № 2. P. 343–354.

Fateryga A.V., Mokrousov M.V., 2019. New records of eumenine wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from Russia with description of a new species of *Leptochilus* de Saussure, 1853 // Zootaxa. V. 4612. № 3. P. 412–422.

Fateryga A.V., Proshchalykin M.Yu., Aliyev Kh.A., Maharramov M.M., 2019. To the knowledge of eumenine wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) of Nakhchivan Autonomous Republic of Azerbaijan // Far Eastern Entomologist. № 379. P. 25–32.

Ferton C., 1914. Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs (8e Série) avec la description de quelques espèces nouvelles // Annales de la Société Entomologique de France. V. 83. P. 81–119.

Gusenleitner J., 2013. Die Gattungen der Eumeninae im Nahen Osten, in Nordafrika und in Arabien (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) // Linzer Biologische Beiträge. Bd. 45. H. 1. S. 5–107.

Hackney J.M., Barrows E.M., 1977. Biological notes on *Stenodynerus microstictus* (Hymenoptera: Eumenidae) // Journal of the Washington Academy of Science. V. 67. № 1. P. 34–37.

Kostylev G., 1928. Materialien zur Kenntnis der Vespidenfauna der östlichen Krim // Entomologische Mitteilungen. Bd. 17. H. 6. S. 398–407.

Móczár L., 1939. Beobachtungen über den Nestbau einiger *Odynerus*-Arten // Zoologischer Anzeiger. V. 125. № 3/4. P. 70–80.

Piekarski P.K., Carpenter J.M., Lemmon A.R., Moriarty Lemmon E., Sharanowski B.J., 2018. Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae) // Molecular Biology and Evolution. V. 35. № 9. P. 2097–2109.

NESTING AND BIOLOGY OF *EUSTENANCISTROCERUS AMADANENSIS* (HYMENOPTERA, VESPIDAE, EUMENINAE)

A. V. Fateryga[1, *], M. V. Onchurov[2, **]

[1]*Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve, Branch of the Kovalevsky Institute of the Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Kurortnoye, Feodosiya, 298188 Russia*

[2]*Taurida Academy of the Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, 295007 Russia*

**e-mail: fater_84@list.ru*

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

The nest structure of *Eustenancistrocerus amadanensis* was studied in the Crimea. Females nested in the ground, on horizontal or gently sloping spots with sparse vegetation. The granulometric composition of the soil, in which the wasps nested, varied broadly from sandy loams to dense clay loams close by their properties to clay. Eleven nests were studied; five of them had been abandoned by the females before oviposition. The remaining six nests contained 1–4 cells. These nests were 5.0–7.5 cm deep; the diameter of the nest burrow was approximately 3 mm. The cells were not different in diameter from the remaining parts of the nest burrow and were 9–13 mm long. Multicellular nests had a linear-branched structure. The nests also contained empty lateral burrows, but their purpose was not properly ascertained. The nests were surmounted by inclined earthen turrets which were 5–10 mm in height; they were solid at the base and showed a laced structure at their distal ends. To construct the entrance turret, the females ejected small earthen pellets from the nest burrow. After the turret had been constructed, the females continued excavating the nest burrow, but then they ejected and threw out large earthen pellets. Females dismantled the turrets while sealing the nests. The wasps used water to moisten and soften the ground; they took it from wet ground along streams and near the sea coast, as well as from puddles, landing directly on their surface and floating by means of surface tension. Females hunted for two species of coleophorid moths. The nesting rate was very low (1 cell per 2–8 days). Adult feeding was recorded on flowers of ten plant species representing eight families. The species is bivoltine, hibernation occurring at the prepupa stage. A cocoon of an unidentified cuckoo wasp was found in the nests. Reproductive success amounted to 81.1%. A male sleeping aggregation was also recorded. The bionomics of the genus *Eustenancistrocerus* and related genera are discussed.

Keywords: eumenine wasps, nesting activity, nest structure, trophic relations

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 299–306

УДК 598.112.23:591.16

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛОСАТОГО ГОЛОГЛАЗА (*ABLEPHARUS BIVITTATUS* (MENETRIES 1832), REPTILIA, SCINCIDAE) В ТАЛЫШСКИХ ГОРАХ

© 2021 г. А. А. Кидов[a], *, Т. Э. Кондратова[a]

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

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

Поступила в редакцию 12.02.2020 г.
После доработки 24.05.2020 г.
Принята к публикации 30.05.2020 г.

Приведены результаты изучения морфометрических и репродуктивных показателей полосатого гологлаза в горно-ксерофитном поясе Талышских гор. Животные были собраны в мае 2018 и мае 2019 гг. в окрестностях селений Ханегях-е-Олийа, Минаабад, Мирзанек и Анбаран около города Намин (шахрестан Намин, провинция Ардебиль, Исламская Республика Иран). Часть самок содержали в лабораторных условиях для получения яиц. Произведены семь промеров и рассчитаны их индексы. Длина тела взрослых самцов в изученной популяции составляла 39.1–47.3 мм, самок – 42.4–54.4 мм, молодых ящериц (годовиков) – 30.5–39.0 мм. Половой диморфизм отмечен по двум промерам и пяти индексам. Беременные самки имели длину тела 42.4–53.7 мм. В яйцеводах самок содержалось от 1 до 4 яиц. Отловленные самки в лабораторных условиях откладывали яйца с 20 мая по 11 июня. Кладки содержали 2–4 яйца. Яйца имели длину 8.2–11.9 мм, ширину 3.9–5.9 мм, массу 0.165–0.210 г. Выживаемость яиц за период инкубации 72%. Молодь в условиях лаборатории вылуплялась в период с 9 по 18 июля. Длительность инкубации 43–56 суток. Длина тела (SVL) молоди сразу после вылупления 20.6–24.0 мм, длина хвоста – 26.8–38.0 мм. Масса новорожденных особей 0.185–0.256 г. Полученные данные сравниваются с результатами других исследований.

Ключевые слова: Ablepharus bivittatus, полосатый гологлаз, размерные показатели, половой диморфизм, плодовитость самок, Талышские горы, Иран

DOI: 10.31857/S0044513421030053

Полосатый гологлаз (*Ablepharus bivittatus* (Menetries 1832)) является одним из наиболее широко распространенных представителей рода *Ablepharus* Lichtenstein 1823 (Еремченко, Щербак, 1986). Вид был описан с крайней северной границы ареала (в Талышских горах из окрестностей села Пирембель в современном Ярдымлинском р-не Азербайджана), а большая часть его ареала лежит в пределах северного и западного Ирана (провинции Западный Азербайджан, Восточный Азербайджан, Курдистан, Ардебиль, Гилян, Мазендаран, Казвин, Тегеран, Керманшах, Фарс, Хамедан, Семнан, Северный Хорасан, Хорасан Разави) (Anderson, 1999; Safaei-Mahroo et al., 2015; Sanchooli, 2016; Karamiani et al., 2017), и лишь на периферии вид проникает в Туркмению, Азербайджан, Армению (Банников и др., 1977; Еремченко, Щербак, 1986; Ананьева и др., 1998; Arakelyan et al., 2011) и Турцию (Baran, Atatür, 1998; Ilgaz et al., 2007). В условиях пессимума краевые популяции нередко изолированы друг от друга и находятся в угнетенном состоянии (Ananjeva et al., 2006; Arakelyan et al., 2011; Бунятова и др., 2012; Ahmadov, 2013). На большей же части видового ареала в Иране полосатый гологлаз обычен, а местами многочислен (Ahmadzadeh et al., 2008). В частности, это справедливо и для горно-ксерофитного пояса южных и юго-западных склонов Талышского хребта в пределах иранской провинции Ардебиль, где этот вид в весенний период является самым встречаемым представителем герпетофауны (Кидов, 2019).

Несмотря на локально высокую численность, *A. bivittatus* трудно назвать хорошо изученным видом. Например, сведения об изменчивости морфометрических показателей полосатого гологлаза базируются на результатах изучения лишь десятков особей, зачастую единичных экземпляров из каждого локалитета (Еремченко, Щербак, 1986; Ilgaz et al., 2007; Karamiani et al., 2017). Репродуктивная биология *A. bivittatus* также остается недостаточно исследованной, информация ограничивается сведениями о числе и размерах яиц в яйцеводах единичных вскрытых самок, и о степе-

ни развития семенников у самцов (Банников и др., 1977; Джафарова, 1984; Еремченко, Щербак, 1986).

В азербайджанской части Талышских гор полосатый гологлаз к настоящему времени известен из 13 точек в Ярдымлинской, Деманской и Диабарской (Зувандской) внутригорных котловинах на территории Ярдымлинского и Лерикского р-нов (рис. 1). Так, в июле 1901 г. в окрестностях Дыманского поста (село Деман в Ярдымлинском р-не) собрал *A. bivittatus* А.М. Завадский, позднее передавший этот экземпляр в Зоологический музей МГУ. Соболевский (1929), на основании сборов Э.П. Менетриэ, Г. Ледера, А.Б. Шелковникова и А.Н. Кириченко, приводит этот вид для истоков р. Виляжчай на границе с Ираном, для окрестностей селений Пирембель и Розанова (часто упоминается также под названиями Розанов и Розано), для пограничных постов Аваш и Дыманского, около горы Мара-Юрт (сейчас на картах обычно обозначается как Кюмюр-Кѐй или Кямяр-Куа, 2492.8 м над ур. м.). В фондах отделения орнитологии и герпетологии Зоологического института РАН хранится кадастр находок земноводных и пресмыкающихся юго-восточного Азербайджана. В этом кадастре, составленном советским орнитологом А.А. Кузнецовым, в период с мая 1973 г. по октябрь 1978 г. отмечены три точки находок полосатого гологлаза в Ярдымлинском р-не – слева от грунтовой дороги между селами Аваш и Деман, между селами Деман и Арвана, а также на повороте дороги у Родниковой балки. И.С. Даревский в мае 1974 г. отловил экземпляр *A. bivittatus* в окрестностях Кельвяза в Лерикском р-не, этот экземпляр хранится в коллекции Зоологического института РАН. Еремченко и Щербак (1986) перечисляют большинство из вышеупомянутых точек, а также, ссылаясь на работу Соболевского (1929), отмечают полосатого гологлаза для села Джанги (вероятно, Джангамиран или Джони Лерикского р-на). Отметим, что в монографии Н.И. Соболевского этот локалитет не упоминается, а вышеупомянутые авторы имели в виду другой источник. Ахмедов (1985) нашел *A. bivittatus* в окрестностях сел Деман, Аваш и Пирембель Ярдымлинского р-на, а также в окрестностях сел Джони, Пирасура, Хилдара и Мистан Лерикского р-на. Позднее тот же автор (Ahmadov, 2013) отмечает, что полосатый гологлаз в Азербайджане редок и находится под охраной. Таким образом, изучение его морфометрических и репродуктивных характеристик представляет определенные трудности. Вероятно, по этой причине Еремченко и Щербак (1986) в своих исследованиях *A. bivittatus* искусственно объединяли в одну выборку (состоящую всего из двух самцов и десяти самок) ящериц из двух удаленных друг от друга участков ареала в пределах Азербайджана – с Малого Кавказа и Талыша. Нами была предпринята попытка охарактеризовать особенности размерных характеристик и размножения полосатого гологлаза на территории Иранского Талыша, где этот вид является массовым.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили ящерицы, собранные в мае 2018 и 2019 гг. Животных отлавливали в пригороде Намина: в окрестностях селений Анбаран (на некоторых картах также Энберан или Эмберан) (38°27′ с.ш., 48°27′ в.д., 1565 м над ур. м.), Мирзанек (также Мирзанаг или Мызна) (38°27′ с.ш., 48°30′ в.д., 1605 м над ур. м.), Минаабад (также Мейнабад, Минавар, или Минаво) (38°27′ с.ш., 48°30′ в.д., 1600 м над ур. м.) и Ханегях-е-Олийа (также Ашагы-Ханегах) (38°25′ с.ш., 48°34′ в.д., 1460 м над ур. м.) в шахрестане Намин (провинция (остан) Ардебиль, Исламская Республика Иран) (рис. 1). Максимальное расстояние между пунктами сбора ящериц 11 км (между селами Анбаран и Ханегях-е-Олийа), в других случаях 2–9 км, эти пункты не разделены зоогеографическими преградами (реками, хребтами) и не имеют принципиальных различий по ландшафту и высоте (различия по этому показателю составляют 5–160 м). Это позволило нам считать животных из этих точек принадлежащими к одной популяции и рассматривать их как одну выборку.

Ящериц, собранных в 2018 г. (16 самцов, 32 самки и 16 молодых), непосредственно после поимки зафиксировали в этиловом спирте; они были использованы для изучения морфометрической изменчивости и плодовитости.

Все отловленные особи по результатам вскрытия подразделялись на три половозрастные группы – взрослые самцы, взрослые самки и молодь, вероятно, годовики после первой зимовки.

У всех особей при помощи электронного штангенциркуля марки Solar Digital Caliper (производитель – “Xueliee”, КНР) с погрешностью 0.1 мм оценивали промеры, предложенные ранее для изучения гологлазов (Еремченко, Щербак, 1986): SVL – длина тела, TL – длина хвоста, HW – ширина головы, HL – длина головы, LP1 – длина передней конечности, LP2 – длина задней конечности, GA – расстояние между передними и задними конечностями. Длину хвоста измеряли у животных, не имеющих заметных следов его повреждения или регенерации.

Также рассчитывали индексы: SVL/TL – отношение длины тела к длине хвоста, (GA1) – отношение расстояния между передними и задними конечностями к длине туловища, (HL1) – отношение длины головы к длине туловища, (HI) – отношение ширины головы к длине туловища, (LP1a) – отношение длины передней конечности

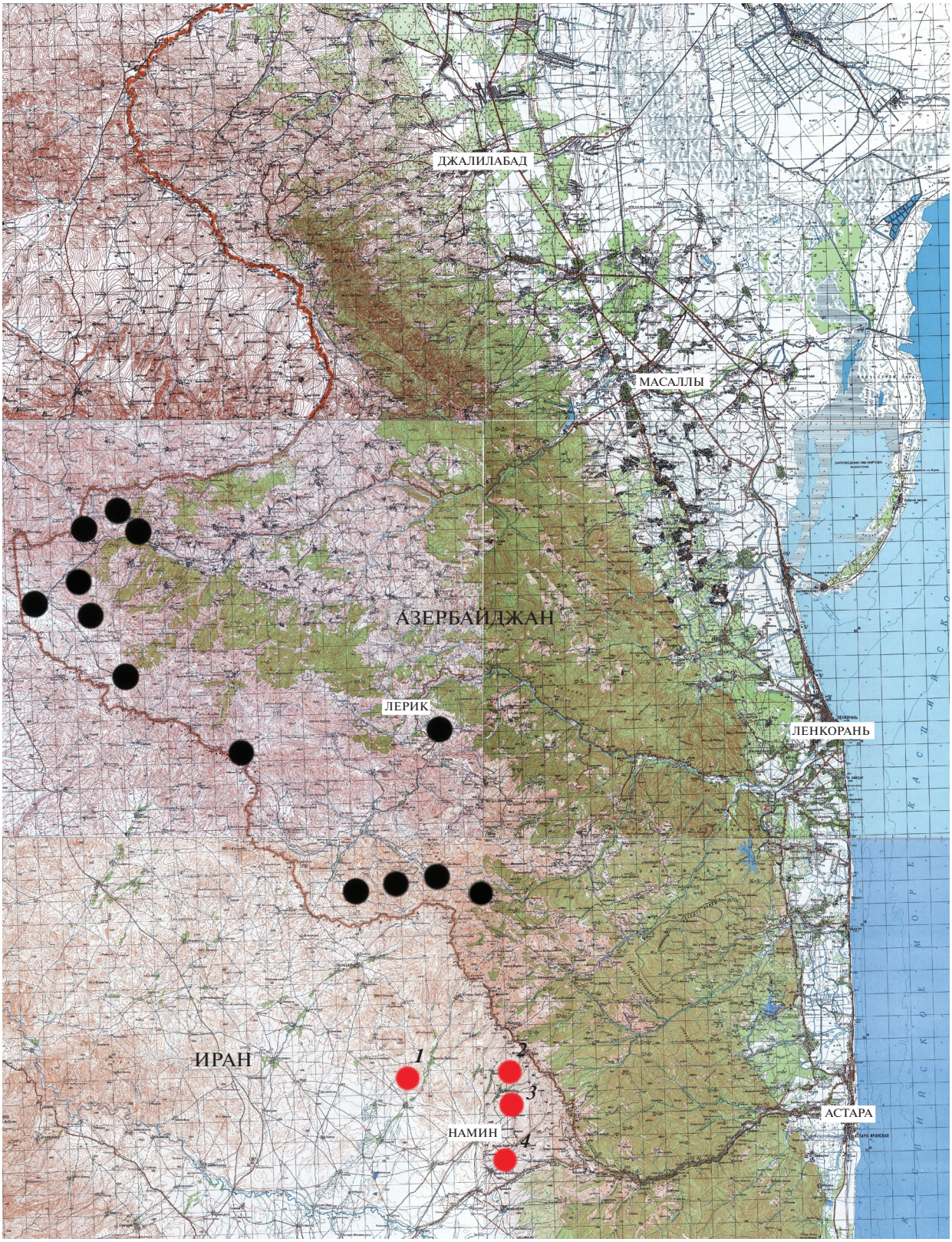

Рис. 1. Распространение *Ablepharus bivittatus* в Талышских горах. Места сбора материала в провинции Ардебиль, Иран: *1* – Анбаран, *2* – Мирзанек, *3* – Минаабад, *4* – Ханегях-е-Олийа.

к длине туловища, (LP2a) – отношение длины задней конечности к длине туловища.

В 2019 г. отловили девять взрослых самок, у которых прижизненно измерили длину тела (SVL), хвоста (TL) и массу. Их поместили в стеклянные контейнеры и содержали до получения кладок яиц по методике, многократно апробированной в работах по изучению репродуктивных показателей ящериц (Кидов, 2018; 2020; Кидов и др., 2018; 2019). Субстратом служила увлажняемая смесь торфяной крошки и крупного песка, уложенная слоем 2–3 см, в которую гологлазы откладывали яйца. Локальный обогрев дна контейнеров осуществляли при помощи нагревательных шнуров марки Repti Zoo RS7050 (КНР) мощностью 50W. Освещение и ультрафиолетовое облучение проводили люминесцентными лампами марки Sylvania Reptistar T8 (Германия) мощностью 20W. Животных кормили через день нимфами двупятнистого сверчка (*Gryllus bimaculatus* De Geer, 1773) и личинками большого мучного хруща (*Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758).

Ежедневно в субстрате искали кладки. У найденных яиц при помощи штангенциркуля измеряли длину и ширину, а электронными весами Massa-K-BK-300 (производитель – “Масса-К”, Россия) с погрешностью до 0.005 г – массу. Поврежденные, деформированные или жировые яйца учитывали лишь при оценке плодовитости самок, однако в дальнейшем анализе не использовали. Сразу после измерений яйца помещали в открытые пластиковые контейнеры объемом 200 мл, наполненные смесью увлажненного торфа с песком слоем 3 см. Инкубацию осуществляли при температуре 27°C в инкубационном аппарате для рептилий “Herp Nursery II” (производитель – Lucky Reptile, КНР). У вылупляющейся молоди измеряли длину тела (SVL) и хвоста (TL), а также массу. Часть рожденных в лаборатории гологлазов была выпущена в природу, а часть оставлена для дальнейшего содержания и разведения.

Для статистической обработки материала использовали пакет программ Microsoft Excel и Statistica 6.0. Рассчитывали среднее арифметическое (*M*), стандартное отклонение (*SD*) и пределы варьирования признака (min–max). В связи с малым объемом выборки и тем, что разные половозрастные группы содержали разное количество изученных животных, статистическую значимость наблюдаемых различий оценивали при помощи непараметрического U-критерия Манна-Уитни ($U_{эмп}$), т.к. при этом не требуется наличия нормального распределения сравниваемых совокупностей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гологлазы в Иранском Талыше, как и в азербайджанской части этой горной системы (Ахмедов, 1985), населяют участки горно-ксерофитного пояса, поросшие *Acantholimon hohenackeri* (Jaub. et Spach) Boiss., *Astracantha aurea* (Willd.) Podlech и *A. meyeri* (Boiss.) Podlech, реже – *Onobrychis cornuta* (L.) Desv., колючие подушки которых служат для них убежищами. Реже эти ящерицы попадаются на каменистых осыпях, обычно – на окраинах распаханных полей. Из синтопических видов в окрестностях Намина нами отмечены *Bufotes sitibundus* (Pallas 1771), *Rana pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler 1971, *Paralaudakia caucasia* (Eichwald 1831), *Eremias strauchi* Kessler 1878, *Darevskia raddei* (Boettger 1892), *Iranolacerta brandtii* (De Filippi 1863), *Lacerta strigata* Eichwald 1831 и *Hemorrhois ravergieri* (Ménétries 1832). В период проведения исследований гологлазы встречались на поверхности все светлое время суток, включая вечерние сумерки. Соотношение полов (самцы: самки) среди взрослых особей в изученной выборке составляло 1 : 2.

Гологлазы различных половозрастных групп различались по многим изученным морфометрическим характеристикам (табл. 1). Взрослые самцы статистически значимо отличались от самок по длине тела (SVL) ($p \leq 0.01$), расстоянию между передними и задними конечностями (GA) ($p \leq 0.01$), отношению расстояния между передними и задними конечностями к длине туловища (GA1) ($p \leq 0.01$), отношению длины туловища к длине хвоста (SVL/TL) ($p \leq 0.01$), отношению длины головы к длине туловища (HL1) ($p \leq 0.01$), отношению длины передней конечности к длине туловища (LP1a) ($p \leq 0.01$) и отношению длины задней конечности к длине туловища (LP2a) ($p \leq 0.01$). Также взрослые животные, как самцы, так и самки, демонстрировали достоверные различия с молодью по большинству анализируемых морфометрических признаков. Так, самцы значимо отличались от молодых ящериц по длине тела (SVL) ($p \leq 0.01$), длине хвоста (TL) ($p \leq 0.05$), ширине головы (HW) ($p \leq 0.01$), длине головы (HL) ($p \leq 0.01$), длине передней конечности (LP1) ($p \leq 0.01$), длине задней конечности (LP2) ($p \leq 0.01$), расстоянию между передними и задними конечностями (GA) ($p \leq 0.01$) и отношению длины передней конечности к длине туловища (LP1a) ($p \leq 0.05$), а самки – по длине тела (SVL) ($p \leq 0.01$), ширине головы (HW) ($p \leq 0.01$), длине головы (HL) ($p \leq 0.01$), длине передней конечности (LP1) ($p \leq 0.01$), длине задней конечности (LP2) ($p \leq 0.01$), расстоянию между передними и задними конечностями (GA) ($p \leq 0.01$), отношению расстояния между передними и задними конечностями к длине туловища (GA1) ($p \leq 0.01$), отношению длины туловища к длине хвоста (L/TL) ($p \leq 0.01$), отношению

Таблица 1. Морфометрические показатели *Ablepharus bivittatus* в Иранском Талыше

Показатель, мм	Самцы (n = 16)	Самки (n = 32)	Молодь (n = 16)
SVL	44.71 ± 2.66 / 39.1–47.3	49.30 ± 2.99 / 42.4–54.4	33.96 ± 2.42 / 30.5–39.0
TL	68.75 ± 49.70 / 58.9–81.7	61.64 ± 8.93 / 46.4–74.7	50.84 ± 3.12 / 45.5–53.5
HW	5.81 ± 0.43 / 4.8–6.3	5.71 ± 0.41 / 4.6–7.1	4.49 ± 0.28 / 3.9–5.1
HL	8.76 ± 0.39 / 7.7–9.2	8.51 ± 0.38 / 7.9–9.5	7.00 ± 0.47 / 6.1–7.8
LP1	11.71 ± 0.74 / 10.4–12.9	11.60 ± 0.92 / 9.6–13.7	9.35 ± 0.57 / 8.6–10.2
LP2	16.62 ± 0.95 / 14.8–18.2	16.80 ± 1.08 / 13.7–18.5	12.82 ± 0.70 / 11.6–14.0
GA	23.30 ± 1.98 / 19.9–25.4	27.99 ± 2.36 / 20.8–31.9	17.64 ± 1.64 / 15.2–20.2
(GA1)	52.09 ± 2.41 / 47.66–56.73	56.21 ± 3.97 / 46.32–68.16	51.90 ± 2.15 / 49.67–56.78
SVL/TL	0.65 ± 0.10 / 0.58–0.76	1.27 ± 0.28 / 0.97–1.86	0.64 ± 0.08 / 0.57–0.75
(HL1)	19.63 ± 0.71 / 18.30–21.23	17.61 ± 1.53 / 15.27–22.66	20.85 ± 1.08 / 18.97–22.67
(HI)	66.29 ± 4.40 / 59.52–73.49	67.34 ± 4.86 / 56.79–78.89	64.27 ± 3.97 / 56.41–71.43
(LP1a)	26.24 ± 1.67 / 22.13–29.01	23.90 ± 2.50 / 18.43–31.28	27.73 ± 1.68 / 25.28–31.80
(LP2a)	37.27 ± 2.40 / 33.40–42.22	33.49 ± 3.17 / 25.18–43.85	37.96 ± 2.59 / 34.10–44.11

Примечания. Над чертой $M \pm SD$, под чертой min–max. SVL – длина тела, TL – длина хвоста, HW – ширина головы, HL – длина головы, LP1 – длина передней конечности, LP2 – длина задней конечности, GA – расстояние между передними и задними конечностями, (GA1) – отношение расстояния между передними и задними конечностями к длине туловища, (HL1) – отношение длины головы к длине туловища, (HI) – отношение ширины головы к длине туловища, (LP1a) – отношение длины передней конечности к длине туловища, (LP2a) – отношение длины задней конечности к длине туловища.

длины головы к длине туловища (HL1) ($p \leq 0.01$), отношению ширины головы к длине туловища (HI) ($p \leq 0.05$), отношению длины передней конечности к длине туловища (LP1a) ($p \leq 0.01$) и отношению длины задней конечности к длине туловища (LP2a) ($p \leq 0.01$).

Вскрытые самки, содержавшие в яйцеводах яйца (n = 15), имели длину тела (SVL) 42.4–53.7 мм, в среднем 48.8 ± 3.18. Длина хвоста (TL) этих животных (n = 7) составила 50.8–69.4 мм, в среднем 61.9 ± 6.25. Расстояние между передними и задними конечностями (GA) у беременных самок (n = 15) варьировало в пределах 24.4–31.2 мм, в среднем 28.1 ± 1.99. В яйцеводах вскрытых самок находили 1 (1 самка), 2 (3 самки), 3 (8 самок) и 4 (3 самки) яйца, в среднем 2.9 ± 0.83.

Отловленные в 2019 г. беременные самки (n = 9) в лабораторных условиях откладывали яйца с 20 мая по 11 июня включительно. Из них 2 и 5 кладок были получены во II и III декадах мая соответственно, а по одной кладке – в I и II декадах июня. Кладки содержали 2 (1 кладка), 3 (1 кладка) и 4 (7 кладок) яйца, в среднем 3.7 ± 0.70. В первые сутки после откладки яйца (n = 33) имели длину 8.2–11.9 мм (10.8 ± 1.04), ширину (n = 33) – 3.9–5.9 мм (5.3 ± 0.56), массу (n=3) – 0.165–0.210 г (0.19 ± 0.023). Зависимости между репродуктивными и размерными показателями самок выявлено не было. Выживаемость яиц за период инкуба-

ции составила 72% (18 из 25 отложенных). Молодь в условиях лаборатории вылуплялась в период с 9 по 18 июля. В целом, длительность инкубации (n = 18) варьировала от 43 до 56 суток, в среднем 50 ± 3.8. Молодь в пределах одной кладки выходила из яиц с интервалом 0–3 суток. Длина тела (SVL) молоди сразу после вылупления (n = 18) составляла 20.6–24.0 мм (22.4 ± 0.96), а длина хвоста – 26.8–38.0 мм (32.5 ± 2.69). Масса новорожденных варьировала в пределах 0.185–0.256 г (0.242 ± 0.0256).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, самок в изученной выборке было в два раза больше, чем самцов. Существенное преобладание самок неоднократно было отмечено в некоторых популяциях и других видов гологлазов (Еремченко, Щербак, 1986). Вероятно, это явление может быть объяснено не реальной диспропорцией в половом составе популяции, а большей доступностью самок для коллектора. По нашим наблюдениям, в мае самки демонстрируют более высокую наземную активность, чем самцы, обнаруживаемые преимущественно в убежищах (пустоты под камнями). Видимо, беременные самки имеют высокую потребность в прогреве и поэтому чаще встречаются на поверхности.

Ранее отмечалось (Еремченко, Щербак, 1986), что длина тела (SVL) *A. bivittatus* в целом по ареалу составляет 41.0–50.0 мм (M = 45.40, SD = 0.40) для самцов и 40.5–61.0 мм (M = 49.55, SD = 0.70) для самок. Самцы полосатого гологлаза из Иранского Талыша имели меньшие минимальные и средние значения этого показателя (табл. 1), тогда как оценки длины тела самок лежали в пределах изменчивости, отмеченной для вида.

Как и в других изученных популяциях (Еремченко, Щербак, 1986; Ilgaz et al., 2007; Karamiani et al., 2017), у гологлазов из Иранского Талыша хорошо выражен половой диморфизм по размерным признакам: самки крупнее самцов. Считается (Еремченко, Щербак, 1986), что самцы *A. bivittatus* становятся половозрелыми при достижении длины тела 41 мм, реже – 39–40 мм, а самки – при длине 43 мм. В нашей выборке самый мелкий самец с хорошо выраженными признаками полового диморфизма в окраске имел длину 39.1 мм, а самая мелкая самка с яйцами в яйцеводах – 42.4 мм.

При сравнении по длине тела гологлазов из Талыша с ящерицами из других локалитетов также отмечены некоторые различия. Так, они в среднем крупнее *A. bivittatus* из иранских провинций Восточный Азербайджан и Хамедан: по данным Карамиани с соавторами (Karamiani et al., 2017), средняя длина тела самцов в этих регионах 42.7 мм (SD = 0.52), а самок – 48.1 мм (SD = 0.65). В то же время гологлазы талышской популяции мельче ящериц из восточной Турции: Ильгаз с соавторами (Ilgaz et al., 2007) приводят значения этого показателя 37.9–47.9 мм (M = 45.16; SD = 0.81) для самцов и 46.6–56.0 (M = 50.9; SD = 0.93) для самок.

Размножение полосатого гологлаза описано по-разному в работах разных авторов. Так, Терентьев и Чернов (1949) отмечают, что откладка 3–5 яиц длиной 10.0–11.5 мм происходит в июне и июле. Алекперов (1978) цитирует эти данные без изменений, однако добавляет, что молодые ящерицы появляются в конце августа и имеют длину тела 23.2–27.0 мм. Банников с соавторами (1977) пишут, что откладка яиц у этого вида начинается с последних чисел мая и длится до второй половины июня. В кладках (которых, по их мнению, может быть две в сезоне) содержится обыч-

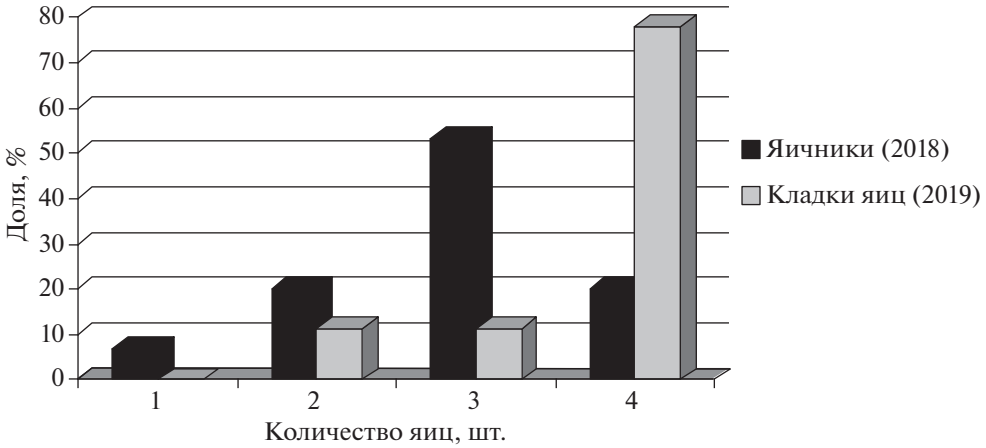

Рис. 2. Распределение по числу яиц в яичниках (2018 г., n = 15) и кладках (2019 г., n = 9) у *Ablepharus bivittatus*.

но 4, реже – 5 яиц размером 9.0 × 5.5 мм, и молодые гологлазы с длиной тела 36.0–40.0 мм вылупляются в конце августа и сентябре. Еремченко и Щербак (1986) приводят сведения Банникова с соавторами (1977), однако уточняют, что яйца после откладки имеют размеры 9.0–11.0 × 5.0–5.5 мм, а длина тела у молоди после вылупления 22.0–38.0 мм.

Согласно нашим результатам изучения репродуктивных возможностей самок *A. bivittatus* в горах Иранского Талыша, плодовитость ящериц в исследуемой популяции варьирует в пределах от 1 до 4 яиц, причем наиболее обычны кладки с 3–4 яйцами (рис. 2). Интересно, что более половины вскрытых беременных самок имели в яйцеводах по три яйца (53%), тогда как подавляющее большинство полученных в лабораторных условиях кладок (80%) насчитывали по 4 яйца. Вероятно, наблюдаемые различия можно объяснить влиянием климатических или кормовых условий конкретного года, так как в первом случае ящериц отлавливали в 2018 г., а во втором – в 2019 г.

Различия по размерам яиц в наших исследованиях (8.2–11.9 × 3.9–5.9 мм) были больше, чем различия, приводимые в литературе (Еремченко, Щербак, 1986).

Длина тела полученной нами молоди была в целом меньше отмеченной в более ранних исследованиях (Алекперов, 1978; Банников и др., 1977; Еремченко, Щербак, 1986). Очевидно, измеренные другими авторами молодые особи были пойманы в природе, и остается неизвестным, сколько времени прошло с момента их вылупления.

В то же время, можно предположить, что упомянутые выше различия данных, приводимых в работах разных исследователей, отражают высокую географическую изменчивость репродуктивных показателей этого вида, населяющего обширную территорию в Передней Азии в широких пределах высот.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выполнение настоящей работы было бы невозможно без помощи наших коллег. Житель Астаринского района Азербайджанской Республики И.И. Фатуллаев помогал при проведении полевых работ, А.А. Иванов, Р.А. Иволга и Е.А. Кидова (РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва) активно содействовали в осуществлении лабораторных исследований. Авторы выражают им свою искреннюю признательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахмедов С.Б., 1985. Распространение и биология полосатого гологлаза (*Ablepharus bivittatus*) в Азербайджане и прилегающих районах Армении // Вопросы герпетологии. Шестая Всесоюзная герпетологическая конференция (Ташкент, 18–20 сентября 1985 г.). Авторефераты докладов. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С. 16–17.

Алекперов А.М., 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: Элм. 264 с.

Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: ABF. 576 с.

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

Бунятова С.Н., Ахмедов С.Б., Джафаров А.Р., 2012. Экологический анализ герпетофауны (Testudinidae, Sauria, Serpentes) Талыша // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 14. № 1. С. 144–149.

Джафарова С.К., 1984. Фауна, экология и охрана пресмыкающихся Малого Кавказа в пределах Азербайджана. Дис. ... канд. биол. наук. Баку. 149 с.

Еремченко В.К., Щербак Н.Н., 1986. Аблефаридные ящерицы фауны СССР и сопредельных стран. Фрунзе: Илим. 171 с.

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

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

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

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

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

Соболевский Н.И., 1929. Герпетофауна Талыша и Ленкоранской низменности (опыт зоогеографической монографии) // Мемуары зоологического отделения Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Вып. 5. М. 143 с.

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

Ahmadov S.B., 2013. Zolaqlı çılpaqgöz (Two-streaked snake-eyed skink), *Ablepharus bivittatus* Menetries, 1832. Red Data Book of Azerbaijan Republic. Second Edition. Baku. S. 240–241.

Ahmadzadeh F., Kiabi B.H., Kami H.G., Hojjati V., 2008. A preliminary study of the lizard fauna and their habitats in Northwestern Iran // Asiatic Herpetological Research. V. 11. P. 1–9.

Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A., Barabanov A.V., 2006. The Reptiles of Northern Eurasia. Sofia–Moscow: Faunistica Pensoft Series, Pensoft. 232 p.

Anderson S.C., 1999. The Lizards of Iran. Oxford, Ohio: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 442 p.

Arakelyan M.S., Danielyan F.D., Corti C., Sindaco R., Leviton A.E., 2011. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh. Salt Lake City: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 154 p. https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-11380

Baran I., Atatür M.K., 1998. Turkish Herpetofauna. Amphibians and Reptiles. Ankara: T.C. Çevre Bakanligi. 214 p.

Ilgaz Ç., Kumlutas Y., Olgun K., Baran I., 2007. The morphology and distribution of *Ablepharus bivittatus* (Ménétriés, 1832) (Reptilia: Sauria: Scincidae) in Turkey // Russian Journal of Herpetology. V. 14. № 2. P. 91–97.

Karamiani R., Rastegar-Pouyani N., Rastegar-Pouyani E., Dehghani A., Banan-Khojasteh S.M., Mahmoodi M., 2017. Phenotypical variation and range extension distribution of the Snake-eyed Skink, *Ablepharus bivittatus* (Sauria: Scincidae) in Iran // Iranian Journal of Animal Biosystematics (IJAB). V. 13. № 2. P. 289–294. https://doi.org/10.22067/ijab.v13i2.59994

Safaei-Mahroo B., Ghaffari H., Fahimi H., Broomand S., Yazdanian M., Majd E.N., Saeed S., Yousefkhani H., Rezazadeh E., Hosseinzadeh M.S., Nasrabadi R., Rajabizadeh M., Mashayekhi M., Motesharei A., Naderi A., Kazemi S.M., 2015. The herpetofauna of Iran: checklist of taxonomy, distribution and conservation status // Asian Herpetological Research. V. 6. № 4. P. 257–290. https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.140062

Sanchooli N., 2016. Modeling the potential distribution of *Ablepharus bivittatus* (Ménétriés, 1832), in Iran (Squamata: Sauria: Scincidae) // Herpetozoa. V. 29. № 1–2. P. 63–68.

MORPHOMETRIC AND REPRODUCTIVE FEATURES OF THE TWO-STREAKED SNAKE-EYED SKINK (*ABLEPHARUS BIVITTATUS* (MENETRIES 1832), REPTILIA, SCINCIDAE) IN THE TALYSH MOUNTAINS

A. A. Kidov[1, *], T. E. Kondratova[1]

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

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

The results of a study on morphometric and reproductive characteristics of the two-streaked snake-eyed skink, *Ablepharus bivittatus*, in the mountain-xerophytic belt of Talysh Mountains are presented. Animals were collected in May 2018 and May 2019 in the vicinity of the villages of Khanegah-e-Oliya, Minaabad, Mirzanek and Anbaran, all near the town of Namin, Namin region, Ardabil Province, Islamic Republic of Iran. Some females were kept in the laboratory for egg laying. Body length in adult males in the studied population was 39.1–47.3 mm, in females – 42.4–54.4 mm, in young lizards (yearlings), 30.5–39.0 mm. Sexual dimorphism is marked in two dimensions and five indices. Pregnant females had a body length of 42.4–53.7 mm. In the oviducts, females contained from 1 to 4 eggs. The captured females in laboratory conditions laid eggs from May 20 to June 11. Clutches contained 2–4 eggs. The eggs had a length of 8.2–11.9 mm, width 3.9–5.9 mm, 0.165–0.210 g in mass. The egg survival rate during incubation was 72%. Young lizards in the laboratory hatched in the period from 9 to 18 July. The incubation lasted 43–56 days. The body length (SVL) of juveniles immediately upon hatching was 20.6–24.0 mm, and the tail was 26.8–38 mm in length. The weight of newborn lizards was 0.185–0.256 g. The data obtained are compared to the results of other studies.

Keywords: Ablepharus bivittatus, the two-streaked snake-eyed skink, size characteristics, sexual dimorphism, female fertility, Talysh Mountains, Iran

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 307–316

УДК 591.54

МАКСИМАЛЬНАЯ ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА КАК ПАРАМЕТР ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ РЕПТИЛИЙ: ОПЫТ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ НА ПРИМЕРЕ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ (*VIPERA BERUS*)

© 2021 г. А. В. Коросов[a], *, Н. Д. Ганюшина[a], **

[a] *Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, 185000 Россия*

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

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

Поступила в редакцию 22.09.2019 г.
После доработки 18.12.2019 г.
Принята к публикации 04.01.2020 г.

Максимальная температура тела характеризует верхнюю границу диапазона толерантности к температурному фактору. Проведенный нами статистический анализ позволил выявить пять показателей максимальной температуры тела – критическую, высшую, типичную, среднюю, добровольную. Выполнен анализ полевых замеров температуры тела ртутным термометром и данных длительного постоянного наблюдения за температурой тела с помощью логгеров. Одновременно вели видеосъемку для фиксации моментов осуществления терморегуляторного поведения. Оказалось, что выборочные “средние максимальные значения” широко варьируют в зависимости от условий наблюдений и не пригодны для сравнения внутривидовых групп. Показатели “максимальная типичная температура” (37.9 ± 0.2°C) и “максимальная добровольная температура” (33.9 ± 1.8°C) статистически более устойчивы и различаются примерно на 4°C. Для изучения терморегуляторного поведения рекомендуется применять логгеры, а в качестве устойчивого параметра терморегуляции – брать показатель “типичная максимальная температура”.

Ключевые слова: терморегуляция, обыкновенная гадюка, максимальная температура, максимальная добровольная температура, максимальная типичная температура, логгеры

DOI: 10.31857/S0044513421010025

В термобиологии рептилий используются около 20 показателей (Черлин, 1991), которые можно условно разбить по происхождению на три группы: экстремальные, добровольные и статистические. Экстремальные значения температурной устойчивости (критические пороги выживания особей) достаточно легко могут быть определены в эксперименте, эти значения хорошо отражают специфические возможности вида. “Добровольные” температурные показатели оцениваются в момент свободного выбора животным той или иной температуры тела или среды и в большей мере характеризуют текущее состояние особи. Статистические температурные показатели (средние, диапазоны) призваны описать некие типичные температурные характеристики особей, обнаруженных в определенной природной обстановке. При большом разнообразии показателей сложно выявить закономерности изменения температуры тела теплолюбивых пойкилотермных животных в условиях разнонаправленных флуктуаций внешнего потока тепла. Для системного решения этой проблемы необходимо последовательно изучать смысл и работоспособность различных оценок, чтобы выбрать простые и теоретически обоснованные показатели. Одна из важных характеристик – максимальная температура; рассмотрим ее смысл относительно одного вида рептилий – обыкновенной гадюки (*Vipera berus*). Чаще всего в литературе приводится три варианта максимальной температуры: максимальная температура выживания, максимальная температура, замеренная в поле, и максимальная добровольная температура.

Довольно давно было определено значение верхнего предела выживания гадюки – 37.25°C (Чан–Кьен, 1967), которое кочует из публикации в публикацию (Банников и др., 1977). Тепловая смерть в природе возможна (Пестов, Маннапова, 1999), но конкретные значения критической тем-

пературы требуют уточнения; одна из последних оценок – 38.1°C (Горбунова, 2016)[1].

Максимальная температура тела обыкновенной гадюки измерялась в природе многими исследователями. Ее оценки обычно лежат в диапазоне от 34 до 38.2°C (см. ниже). Понятно, что в определении этого показателя велика роль случайности, значит, необходимо выяснить, каков источник отмеченного различия в 4°C (34–38°C) и как (статистически корректно) можно точнее определить его величину.

Максимальные добровольные температуры указывают на тот уровень терпимости организма, после достижения которого включаются различные терморегуляторные механизмы, снижающие или стабилизирующие температуру тела особи. При достижении такого порога обыкновенная гадюка покидает слишком горячее место баскинга, перемещаясь в более прохладное. В литературе отражены результаты определения этого показателя, которые колеблются в диапазоне пяти градусов – 30–35°C (Черлин, 2013; Коросов, 2010).

Сравнение этих трех типов оценок у разных видов рептилий или у особей одного вида из разных точек ареала теоретически могло бы выявить региональную или межвидовую специфику физиологических особенностей групп. Однако такие различия можно обнаружить только между методически точно определенными значениями, имеющими невысокие статистические ошибки. К сожалению, в литературе значения варьируют в широких пределах. Выход из ситуации мы видим в том, чтобы, во-первых, применить технологию массового сбора данных (с помощью имплантированных логгеров) и, во-вторых, разработать методы оценки устойчивых параметров.

В качестве объекта взят единственный массовый вид рептилий в Карелии, с которым авторы давно работают, – обыкновенная гадюка. Авторы рассматривают этот вид как модельный с перспективой приложения разработанных критериев к другим видам и другим экологическим ситуациям.

Цель настоящего сообщения состоит в том, чтобы проанализировать группу показателей “максимальная температура” в отношении обыкновенной гадюки и предложить технологию определения лучших характеристик.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы по исследованию термобиологии обыкновенной гадюки в полевых условиях проводились в 1978–1981 и в 1989–2002, 2006–2007 гг. на о-ве Кижи (62°07′ N, 35°22′ E). Измеряли температуру у всех змей, отловленных на маршруте в дневное время. Всего было выполнено 990 замеров температуры тела при разных погодных условиях. После отлова животных в течение 1–5 мин определяли следующие характеристики (Черлин, 1991): 1) температуру спинной поверхности тела измеряли с помощью дистанционного пирометра (ДТ) “Termopoint” (точность 1°C, оптическое разрешение 50 : 1), 2) внутреннюю температуру тела (ректальную или оральную) измеряли с помощью психрометрического ртутного контактного термометра (точность 0.2°C, рекомендуемое время измерения 3 мин), 3) температуру поверхности субстрата вблизи от места отлова измеряли обоими инструментами. Погода оценивалась как “ясная” при наличии отдельных облаков на небе, как “пасмурная” при сплошной облачности, “переменная” – в остальных случаях.

Исследование температуры тела в эксперименте выполнялась в мае–июне 2017–2018 гг. на биологическом стационаре Гомсельга (Республика Карелия, 60 км от г. Петрозаводск, 62°07′ N, 33°96′ E). Змеи жили в вольере (площадка 8 на 8 м, огороженная полиэтиленовым забором высотой 1 м) со скошенной травой, ночевали в типичном для Карелии убежище – каменной гряде (размером 1.5 × 1.5 × 1 м), сложенной из валунов размером 10–20 см в диаметре. Наблюдали за температурой тела и поведением 16 взрослых особей гадюки обыкновенной: 11 самок (длина тела от 52 до 60 см, 4 яловых и 7 беременных) и 5 самцов (длина тела от 51 до 56 см). Для распознавания разных змей их метили разноцветным лаком для ногтей. Помимо змей в вольеру были выпущены 10 особей травяной лягушки, часть которых съели 4 змеи, т.е. наличие логгера не препятствовало нормальной жизнедеятельности особей. Температуру регистрировали с помощью 11 логгеров ДТНЗ–28 (масса 1 г, объем 0.8 мл, точность измерения ±0.1°C, рабочий диапазон от –15 до +60°C, производство ООО “ЭМБИ”) и 5 логгеров ds1921, вживленных под кожу спины примерно посередине туловища. Логгеры фиксировали температуру тела через каждые две минуты. За 42 дня наблюдений для каждой змеи получен ряд замеров по 14 тысяч записей, общий объем базы данных для 16 змей составил около 230000 чисел.

Поведение фиксировалось на видео web-камерой и action-камерами “Soccoo S20WS” (1080 P full HD) и “YILite”. Расшифровка видеозаписей состояла в распознавании и присвоении номера той позе, которую принимает змея (1 – расправлена в ленту, 2 – лежит свободно, тело округлое, 3 – лежит в рыхлом кольце, 4 – формирует плотный клубок) и номера типа поведения (0 – непо-

[1] *Горбунова А.Г.,* 2016. Термобиология живородящей ящерицы в Камском Предуралье. Дипломная работа. Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет. Пермь.

движна, 2 – ползет). Номер позы и формы поведения каждой змеи вносили в базу. Заполненная база данных для каждого двухминутного периода наблюдений содержала значение температуры тела данной особи, номер ее позы и номер формы поведения. Для точности характеристик важно выполнять замеры при одной форме поведения (Черлин, 2012), мы регистрировали температуру тела гадюк только во время баскинга.

База данных организована в среде MS Excell; количественная обработка выполнялась в среде R (Коросов, Горбач, 2017).

Смысл, техника определения и расчета показателей

Анализ большого объема уникальных данных по непрерывному ряду значений температуры тела обыкновенной гадюки привел нас к необходимости ввести дополнительные показатели из серии “максимальные температуры” и переопределить показатели, использованные другими авторами. На наш взгляд, имеет смысл говорить о пяти характеристиках, которые рассчитываются по показателям вживленных термодатчиков и по результатам замеров температуры в полевых условиях.

Индивидуальная высшая максимальная температура (определяется по данным логгеров) – самое большое значение, зафиксированное у отдельной особи за время наблюдений; для разных лет наблюдений и разных особей получено всего 15 таких значений. *Средняя высшая максимальная* температура – средняя из высших индивидуальных значений для всех особей. Высшая максимальная температура – это такое значение, при котором прекращается жизнедеятельность животного. На диаграмме распределения значений температуры эта точка ограничивает последний частотный класс (рис. 1). По этой причине показатель плохо статистически обеспечен – объем выборки для отдельной особи ограничен числом наблюдаемых солнечных дней.

Типичная максимальная температура – значительно более репрезентативный показатель, который можно получить при анализе распределения значений (рис. 2). Его количественная оценка – точка пересечения оси температур с линией тренда падения частот в правой ветви распределения. Эта точка отсекает правый “хвост” и статистически обеспечена примерно 2000 отсчетов. Этот показатель близок к высшей температуре – среди всех наблюдений температура тела гадюки практически никогда не поднимается выше типичной максимальной. Однако у этого типичной максимальной температуры есть важное преимущество – она строго статистически обоснована и имеет очень низкую изменчивость. Это позволяет

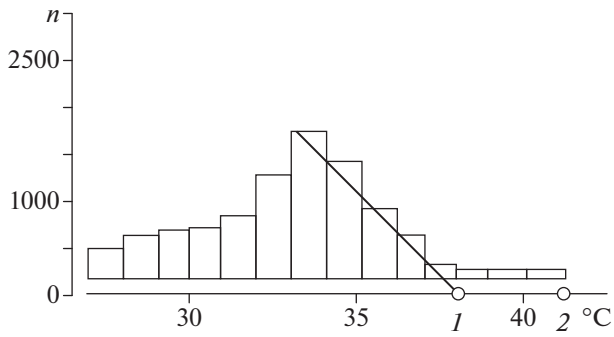

Рис. 1. Распределение значений температуры тела самки массой 115 г за весь период наблюдений: *1* – типичная максимальная температура, *2* – высшая максимальная температура, *n* – число наблюдений в интервалах с шагом 2°C.

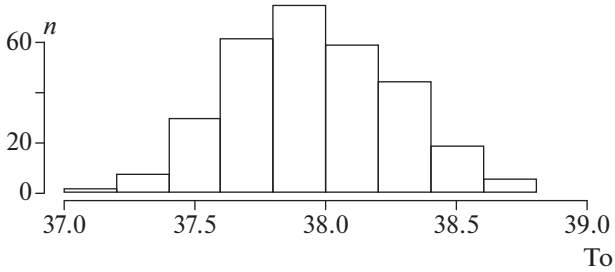

Рис. 2. Распределение 300 оценок типичной максимальной температуры тела самки массой 115 г.

выполнять строгие статистические сравнения значений, рассчитанных для разных групп животных, различающихся по габитусу, статусу, району обитания и видовой принадлежности.

Технология оценки типичной максимальной температуры (To) состоит в построении линейной зависимости средней для класса температуры тела от частоты ее встречаемости: $T' = a + b*F$ (где T' – расчетная температура в данном классе, F – частота в классе). Из уравнения следует, что температура равна коэффициенту *a* при частоте, равной 0; это и есть точка пересечения линии регрессии с осью абсцисс; искомый параметр равен коэффициенту *a*. Поскольку нас интересует только резкий правый скат гистограммы, следует ограничить диапазон температур. Левая граница назначается как первый класс правее модального. Чтобы не вносить момент произвольности в назначение правой границы, ее можно не назначать, но при расчете уравнения линейного тренда нужно использовать взвешивание – тогда наиболее репрезентативные температуры из классов с большими частотами получат преимущество перед классами с экстремально высокими температурами (но низкими частотами) и “хвост” не

будет влиять на изучаемый тренд. Расчет коэффициентов регрессии выполнялся в среде R (lm(t~f,weight=f)). Для оценки устойчивости полученных оценок типичного максимума применена процедура рандомизации (Мастицкий, Шитиков, 2014), которая состоит в многократном пересчете коэффициентов регрессии на ограниченных выборках, случайно взятых из исходной выборки. Всего для одной особи гадюки были получены около 4000 отсчетов температуры тела выше 30°C. Из этой совокупности случайным образом извлекали выборки объемом по 500 отсчетов, для которых строили гистограмму, подсчитывали частоты классов, строили уравнение регрессии (T ~ *n*) и оценивали To. Если повторить процедуру сотни раз, то можно построить распределение показателя (рис. 2) и рассчитать дисперсию.

Средняя пиковая максимальная температура тела (используются замеры логгерами) – показатель, рассчитанный по температурным пикам для всех змей. Показатель призван дать статистическую характеристику "обычной" максимальной температуре. Поиск пиковых значений (локальных максимумов) велся программой (на R) по следующему алгоритму. Для лага длиной от 3 до 15 соседних записей рассчитывалась скользящая линейная регрессия – положительные значения коэффициента регрессии говорят о росте температуры на анализируемом отрезке (левый склон пика), отрицательные – о снижении (правый склон); на пике происходит смена знака коэффициента регрессии, эту точку и брали в расчет. Оказалось, что при лаге длиной 9–11 отсчетов идентифицируются все визуально хорошо выраженные пики. Наборы пиковых значений служили для расчета статистического параметра – средней максимальной температуры. Всего обнаружено и включено в расчет 243 значения. Количество пиков, обнаруженных для дневного времени (9–17 ч) при ясной солнечной погоде составляет 9% от всех дневных замеров.

Средняя полевая максимальная температура тела – это средняя температура, рассчитанная по 9% наибольших значений от всех замеров, выполненных в полевых условиях при ясной солнечной погоде. Объем выборки максимальных значений составил 35 значений.

Индивидуальная *максимальная добровольная* температура – средняя величина, рассчитанная по ряду значений температуры тела, при котором у конкретной особи включается поведенческая терморегуляция, направленная на избегание перегрева. Алгоритм был следующим: в базе данных отыскивались периоды времени (продолжительностью 26 мин или 6 соседних замеров температуры тела), в течение которых змея нагревалась, а затем начинала остывать. Далее определяли, двигалась ли гадюка в этот период. Если животное не двигалось и не меняло позу, то изменение температуры связывали с погодными эффектами (ветер, тень от облака), и такие данные не учитывали. Если же в течение этого периода змея перемещалась или меняла позу, то это поведение рассматривали как терморегуляторную реакцию и в качестве максимальной добровольной температуры брали температуру тела, наблюдаемую именно в момент осуществления поведенческого акта (Коросов, 2010). Важно отметить, что зачастую после начала перемещений температура тела продолжала подниматься и формировала температурный пик, который нужно рассматривать как "добровольный перегрев" (Черлин, 2015). Спустя 2–4 мин температура падала и стабилизировалась. Всего для 16 гадюк было обнаружено 56 значений максимальной добровольной температуры. По всем этим значениям рассчитаны средняя максимальная добровольная температура и другие статистические параметры.

Помимо этих показателей, в тексте приведены значения границ размаха и средние по выборкам.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общие характеристики температуры тела гадюки, полученные разными методами, различаются (табл. 1). При любой погоде логгеры дают более широкий диапазон значений (минимальные – меньше, а максимальные, они же высшие, – больше), чем измерения термометром. Логгеры показывают, что иногда и при пасмурной погоде гадюки умудряются воспользоваться тепловым потоком от скрытого солнца, чтобы довести температуру тела до максимальных значений (36.9°C), которые оказываются одинаковыми при любой погоде. Другое дело – расчеты по показаниям ртутных термометров. И высшие максимальные оценки, и средние значения в пасмурную погоду и при переменной облачности ниже, чем в ясную погоду. Причина понятна – отсутствие постоянного теплового потока, из-за чего гадюка не может поддерживать высокую температуру длительное время. Единичные и случайные по времени измерения ртутным термометром просто не попадают на моменты, когда температура тела змеи достигает наибольших значений. Таким образом, простые средние показатели ртутных термометров характеризуют не свойства вида (физиологические характеристики), но свойства среды (эколого-физиологические характеристики), а значит, рассчитывать и сопоставлять их бессмысленно. По этой причине ниже сопоставляются данные, полученные только при ясной погоде (всего за 9 дней).

Таблица 1. Температура (°C) тела гадюки при разных погодных условиях в мае–июне

Параметр	Ясно		Переменно		Пасмурно	
	ртутный термометр	логгер	ртутный термометр	логгер	ртутный термометр	логгер
Минимальная температура	14.2	1.4	14.5	4.6	17.1	3.7
Средняя температура	24.5	26.1	23.3	25.1	19.8	13.5
Максимальная температура	33	40.4	31.9	38.6	24.1	25.7
Объем выборки	371	20160	304	23040	29	5760

Максимальная переносимая температура

Исследование верхнего порога толерантности нами не проводилось. Однако температурные датчики зарегистрировали рекордно высокий уровень наружной температуры покровов живой гадюки – 40.4°C, что существенно выше общепринятого порога выживания 37°C. Очевидно, максимальная пороговая температура еще выше.

Высшая максимальная температура

Высшие значения температуры тела, измеренные логгерами, для разных гадюк составляют ряд от 36.3 до 40.4°C (рис. 3), средняя высшая максимальная температура равна 38.8 ± 0.9°C. На сегодняшний момент это наиболее репрезентативная оценка максимальной температуры тела обыкновенной гадюки в природе. Довольно высокие показатели отмечаются другими авторами (Литвинов и др., 2016) – 38.2°C, но эти наблюдения ограничены одной особью. Поскольку все животные, участвующие в опытах, выжили, такая температура не может считаться критической. Значит, названый ранее температурный предел выживания гадюки в 37°C (Чан–Кьен, 1967) таковым не является.

Выборочная максимальная температура

Следующий наш шаг состоит в оценке пригодности полевых замеров температуры тела для статистически корректного расчета максимальной температуры. Со статистической точки зрения единственное наибольшее значение не может надежно характеризовать максимальный уровень переменной, поскольку такое значение может быть случайным. Достаточно надежной может быть только оценка, опирающаяся на выборку, для которой можно рассчитать квантили, например, для 95% (для наибольшего значения порог составит 97.5%). Условным статистически обоснованным показателем максимальной температуры тела можно считать величину, отстоящую от средней максимальной M на 1.96 S (M – средняя арифметическая из серии максимальных температур, S – их стандартное отклонение). Рассчи-

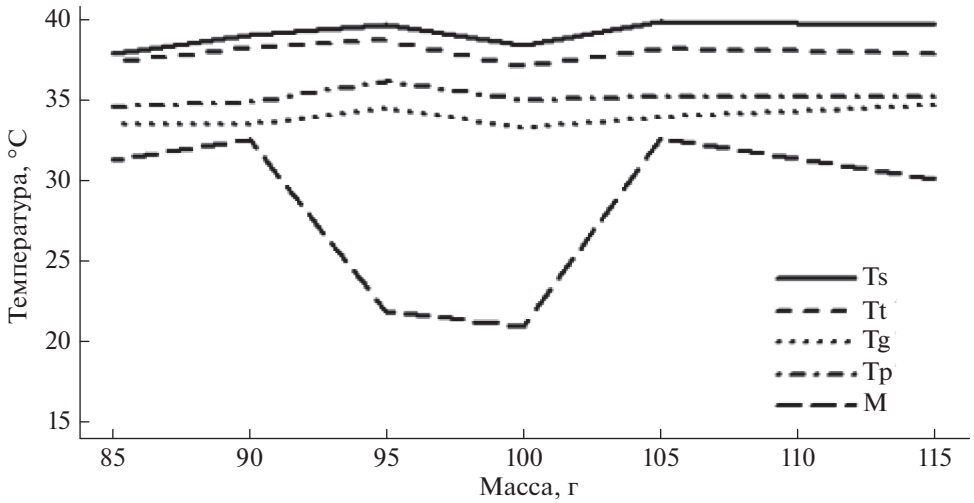

Рис. 3. Соотношение оценок температуры тела у гадюк разного размера (Ts – высшая максимальная, Tt – типичная максимальная, Tg – добровольная максимальная, Tp – средняя пиковая максимальная, M – средняя температура тела за день).

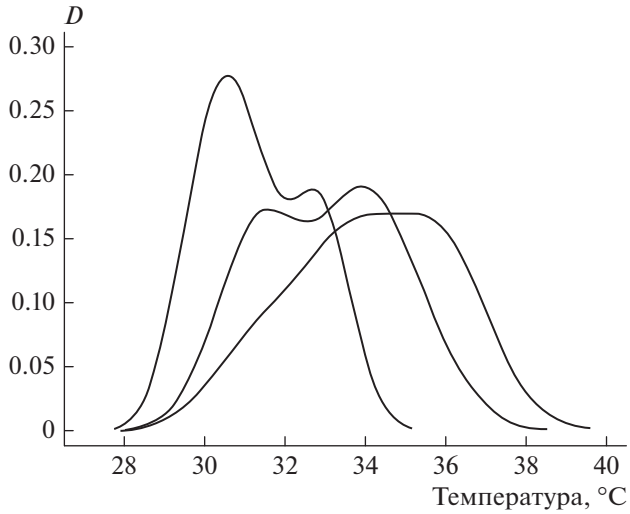

Рис. 4. Распределения значений максимальной добровольной температуры тела у разных особей обыкновенной гадюки, *D* – плотность вероятности.

тывать условную максимальную границу следует по выборке температур, признанных максимальными, например, по выборке таких значений, опубликованных разными авторами. Другой вариант получения выборки максимальных температур – регистрация пиковых (локальных максимальных) температур, полученных логгерами. Третий путь – использовать некоторую часть самых высоких значений из всех имеющихся температур.

Используя разные источники (Литвинов и др., 2016; Чан Кьен, 1967; Юмашев, 1995; Песков, 2003; Литвинов, 2004; Rutskina et al., 2009; Saint Girons, 1978), получаем ряд значений, которые авторы называют максимальными: 31.9, 34, 34.5, 35.5, 37.25, 38, 40°C. Эти значения не совпадают друг с другом и не соответствуют истинно максимальной (высшей) температуре тела, что говорит о невозможности статистическим путем получить корректные оценки максимальной температуры. Все значения, определенные ранее разными авторами как максимальные, – не несут этого содержания и не имеют смысла для сравнения по разным частям ареала, сезона или погоды.

Типичная максимальная температура

Показатель обладает устойчивостью и имеет очевидную биологическую интерпретацию. Он рассчитан по достаточно обширной выборке, не зависит от случайных флуктуаций исходных данных и должен коррелировать с физиологическим параметром терморегуляции. Значения температуры выше максимальной типичной имеют крайне низкую частоту встречаемости, такие значения являются случайными и относятся к “недобровольному перегреву”, поэтому показатель близок к истинной видовой максимальной температуре. Индивидуальные варьирования показателя укладываются в диапазон от 37.1 до 38.8°C и значимо не различаются; ошибка варьирована в диапазоне от 0.1 до 0.3°C. Обобщенная оценка показателя составила T = 37.9 ± 0.24°C.

Добровольная максимальная температура

В период наблюдений при ясной погоде для разных змей было отмечено от 30 до 80 пиковых максимумов (выше 30°C), и среди них доля случаев с явным терморегуляторным поведением составила 30%. Наборы значений для всех змей давали более или менее симметричное унимодальное распределение в диапазоне 32–40°C (рис. 4). Средние значения разнились у разных особей до 1.5°C (от 33.3 до 34.8°C), но значимо по критерию Стьюдента не различались. Общая максимальная добровольная температура составляет $M = 33.9$°C, $S = 1.8$. В целом, наши данные подтверждают выводы Черлина (2012) о стабильности ключевых терморегуляторных параметров вида (рис. 5). Изучаемый нами эколого-физиологический параметр “добровольная максимальная температура” оказался независимым от пола, возраста, размеров тела и стадии созревания половых продуктов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравним полученные нами характеристики терморегуляции обыкновенной гадюки с данными других исследователей, использующих вживляемые датчики. Обычно рассчитываются диапазон, стандартное отклонение и средняя арифметическая диапазона оптимальных или предпочитаемых температур тела (“preferred body temperature”). Естественно, нас интересуют максимальные значения указанных диапазонов, как крайнее значение, свободно выбираемое гадюкой, температура выше этого ей дискомфортна и избегается, следовательно, крайнее значение диапазона оптимальных температур и есть максимальная добровольная температура. Однако техника расчета крайних предпочитаемых температур цитированных авторов существенно отличается от оценки максимальных добровольных и дает большую ошибку. Если различие между оценками границы оптимума у разных авторов составляет 3°C (32–34.6°C), то наши оценки максимальной добровольной отличаются на 1 градус (33.5–34.6°C). Полученные авторами средние значения предпочитаемых температур примерно на 1–2 градуса ниже оцененной нами добровольной максимальной температуры (33.9°C):

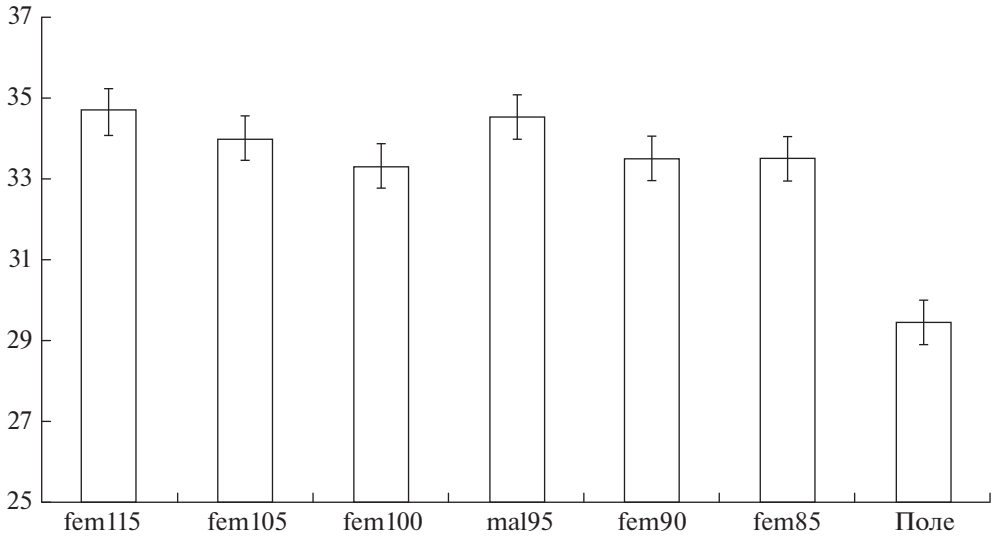

Рис. 5. Средние значения максимальной добровольной температуры тела (Tg) самцов (mal) и самок (fem) гадюки разной массы и полевых замеров максимальной температуры (поле) с доверительными интервалами.

Lim = 30.5–33.9°C (4 экз.) (Saint–Girons, 1975), Lim = 31.7–33.8°C (9 экз.) (Herczeg et al., 2007), Lim = 32.69–34.66°C, (12 экз.) (Lourdais et al., 2013), Lim = 26–32°C (Литвинов, Ганщук, 2007). Отметим, во-первых, что некоторые из этих значений практически равны нашей оценке (33.9°C), но, во-вторых, другие существенно отличаются (32 и 34.66°C) от нашей. Причина состоит в том, что при расчете верхней границы диапазона предпочитаемых температур авторы используют большой набор значений и получают оценку путем усекновения распределения с правой стороны. Следовательно, на полученную величину влияют значения, не имеющие никакого отношения к добровольному максимуму. В расчет добровольного максимума входят и значения температуры тела действительно в момент начала перегрева, и при перегреве в процессе поиска прохладных мест, и в укрытиях от прямых лучей, и при охлаждении на прохладном субстрате, и при разном положении тела относительно солнца (различные позы). Соответственно, и диапазон и средние значения для этого диапазона будут варьировать в зависимости от условий наблюдения, региона и т.д. Т.е. эти характеристики имеют все пороки статистических показателей и сопоставлять можно только корректно оцененные добровольные максимальные температуры как физиологический параметр терморегуляции, а сравнения нескольких выборок “преферентных” температур не могут привести к содержательным выводам. Возможно, единственным выходом для сравнения наборов температурных характеристик рептилий разных видов и с разным статусом является расчет устойчивых типичных максимальных температур по частотному распределению. Их оценка не требует видеонаблюдения и снабжения ошибкой для статистических сравнений.

В нашем представлении максимальная добровольная температура тела (33.9°C) – это видоспецифический “штатный” терморегуляторный параметр, защищающий особь от избыточного перегрева. Если текущая температура тела превышает эту величину, запускаются поведенческие терморегуляторные акты – перемещение в более прохладные области, например в полутень, тень, на холодный субстрат, на обдуваемый участок, в воду и пр. При этом в процессе реализации этого поведения температура тела может еще возрасти, даже до уровня, угрожающего жизни. В наших наблюдениях типичным был случай, когда температура поверхности тела гадюки дополнительно увеличивалась до 36–40°C; в среднем до 37.5°C. Однако вскоре за этим неизменно наблюдалось падение температур ниже критических как следствие выбора змеей более благоприятных, прохладных условий среды. Это описание ясно показывает, что для оценки значений максимальной добровольной температуры как физиологического параметра нельзя брать максимальные значения температуры тела, которые оказываются не типичными и устойчивыми характеристиками, но сиюминутными, быстро проходящими и, очевидно, неприятными для животного. К сожалению, определить добровольную максимальную температуру достаточно сложно, поскольку для этого требуется расшифровка видеозаписей и синхронизация и с показаниями логгеров (возможно, это еще один из источников случайной изменчивости). Интересно было бы предложить

показатель, имеющий тесную связь с максимальной добровольной температурой, но имеющий более простую технологию оценки. Таким показателем, на наш взгляд, является максимальная типичная температура.

Для расчета типичной максимальной температуры каждой особи достаточно составить распределение показателей логгеров и построить простую линейную регрессию. Показатель максимальной типичной температуры имеет высокую степень корреляции с максимальной добровольной температурой ($r = 0.8$), превышая добровольную на 4°C (37.9 против 33.9°C). Смысловое содержание и статистическая обоснованность типичной максимальной температуры позволяет сравнивать особей из разных частей ареала и разных видов. Возможно, максимальная типичная температура имеет тот же биологический смысл, что и предел выживания, поскольку такое значение выживаемости приводится в литературе 38.1°C. Это было бы большой удачей, поскольку оценка летальных температур не потребует острых экспериментов.

Возможности оценить максимальные температуры имеют ограничения. Не могут приниматься во внимание максимальные значения температуры тела, которые регистрируются в пасмурную погоду или при переменной облачности. В условиях недостаточной инсоляции змея в принципе не может достичь такой температуры тела, которая будет означать начало перегрева. Такие “максимальные” значения характеризуют в первую очередь погодные условия, но не физиологически значимый параметр терморегуляции. В результате исследований указанных экологических явлений – недобровольный перегрев и недостаточное нагревание (а также методические погрешности) – в печати обнаруживается широкий диапазон оценок максимальной температуры, в равной мере неприемлемых для сравнения.

Важно отметить, что нами наблюдения выполнялись только в Карелии и в основном в течение мая и июня, и одна из актуальных задач состоит в оценке корректных показателей в остальные периоды теплого сезона и в других точках ареала. В литературе можно найти данные об изменении средней температуры тела гадюки в течение лета, а также о региональных различиях этого показателя (Четанов, 2010). Объективная причина этого феномена состоит, как можно догадаться, в уменьшении возможностей для баскинга гадюк из-за сезонного сокращения фотопериода и потока солнечного тепла. В этом случае средняя температура тела должна рассматриваться только как косвенная метеорологическая метрика, но не как характеристика биологических свойств вида в данный сезон или в данной местности. Как показали наши наблюдения, несмотря на ухудшение температурных условий для баскинга при сезонном и региональном изменении уровня инсоляции, ключевая физиологическая константа терморегуляции (максимальная добровольная температура) остается неизменной в течение сезона и, теоретически, сохранится неизменной на всем ареале.

Каков же источник изменчивости данного показателя в наших наблюдениях, ориентированных на поиск “истинных” физиологических параметров терморегуляции? Видимо, можно назвать следующие источники изменчивости. Техническая погрешность может возникнуть в двухминутный период между моментами регистрации температуры тела змеи. За это время змея может изменить температуру тела на 1–1.5°C, что неизбежно скажется на точности оценок. Мы также не можем полностью исключить влияние на этот параметр физиологического статуса животного (пол, беременность, сытость, процесс размножения, брачные игры), хотя наши текущие наблюдения и не выявили такой зависимости. Вне данного эксперимента мы не раз замечали изменение терморегуляторного поведения у больных и истощенных или недавно травмированных животных. Наконец, как и для любого физиологического параметра, для максимальной добровольной температуры должна быть характерна некоторая индивидуальная изменчивость.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1) Для пойкилотермной рептилии понятие “максимальная температура тела” оказывается многокомпонентным, оценивается и в полевых условиях, и в лабораторных условиях. Можно говорить о пяти видах витального показателя “максимальная температура тела”.

2) Высшая максимальная температура тела определяется как самая высокая температура для конкретной особи гадюки, зафиксированная логгером на длинных рядах наблюдений в ясный летний день. Средняя для нескольких индивидуальных значений достаточно точно характеризует типичный видовой порог чувствительности к внешнему потоку тепла и составляет 38.8 ± 0.9°C.

3) Выборочные показатели максимальной температуры тела определяются как обобщение серий экстремальных значений, наблюдаемых в поле или эксперименте. Результаты широко варьируют в зависимости от выбранной методики определения и условий наблюдения (в поле или эксперименте). В целом, выборочные показатели не годятся для сравнения особенностей терморегуляции внутривидовых групп, сезонных измене-

ний максимальной температуры тела, максимальной температуры тела особей из разных частей ареала.

4) Добровольная максимальная температура фиксируется логгерами в момент реализации терморегуляторной реакции и представляет собой стабильный физиологический видовой порог реактивности особи. Изменчивость показателя невелика, различия средних значений для разных особей не превышают 2°C и статистически не значимы. Среднее значение составляет 33.9°C ($S = 1.8$).

5) Типичная максимальная температура – устойчивая характеристика правой ветви частотного распределения температур. Простая технология расчета исключает появление случайных высших значений, поэтому показатель близок к истинной видовой максимальной температуре и коррелирует ($r = 0.8$) с максимальной добровольной температурой тела, превышая ее на 4 градуса. Простая биологическая интерпретация и низкая изменчивость делают его удобным при сравнении рептилий из разных частей ареала и разных видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Искренне благодарим Н.А. Литвинова и Н.А. Четанова за помощь в освоении методики вживления логгеров, а также М.Л. Киреева за участие в расшифровке видеозаписей и формировании базы данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Коросов А.В., 1988. К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 15–23.

Коросов А.В., 2010. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 264 с.

Коросов А.В., Горбач В.В., 2017. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 96 с.

Литвинов Н.А.,Ганщук С.В., 2007. Термобиология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, Reptilia, Serpentes) в Волжском бассейне // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 9. № 4. С. 950–957.

Литвинов Н.А., Панова М.К., Окулов Г.А., 2016. Изучение терморегулирующего поведения рептилий методом имплантации регистраторов температуры // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. С. 69–76.

Литвинов Н.А., 2004. Термобиологические исследования // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН. С. 109–146.

Мастицкий С.Э., Шитиков В.К., 2014. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. Электронная книга, адрес доступа: http://r–analytics.blogspot.com

Песков А.Н., 2003. Гадюки (Serpentes, Viperidae, *Vipera*) Волжского бассейна: фауна, экология, охрана и прикладное значение. Дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН. 169 с.

Пестов М.В., Маннапова Е.И., 1999. Тепловой шок как причина гибели обыкновенных гадюк в естественных условиях // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Сб. науч. трудов. Вып. 3. Тольятти. С. 87–89.

Чан Кьен, 1967. Систематика и экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linné, 1758). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 14 с.

Черлин В.А., 1991. Методы исследований по термобиологии пресмыкающихся // Экология животных Узбекистана. Ташкент. С. 70–97.

Черлин В.А.,2012 Термобиология рептилий. Общая концепция. СПб.: Изд-во “Русско-Балтийский информационный центр “Блиц”. 362 с.

Черлин В.А., 2013. Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.). Зоологический институт РАН. СПб. 2013. С. 32–39.

Черлин В.А., 2015. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. № 1. С. 17–76.

Четанов Н.А., 2010. Статистический анализ влияния некоторых абиотических факторов на температуру тела пресмыкающихся Пермского края. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 20 с.

Юмашев И.Ю., 1995. Термобиологические показатели обыкновенной гадюки в бассейне Верхней Волги // Первая конференция герпетологов Поволжья. Тез. докл. Тольятти. С. 63–65.

Herczeg G., Saarikivi J., Gonda A., Perälä J., Tuomola A., Merilä J., 2007. Suboptimal thermoregulation in male adders (*Vipera berus*) after hibernation imposed by spermiogenesis // Biological Journal of the Linnean Society. № 92. P. 19–27.

Lourdais O.,Guillon M., DeNardo D., Blouin–Demers G., 2013. Cold climate specialization: Adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers // Physiology & Behavior. № 119. P. 149–155.

Rutskina I.M., Litvinov N.A., Roshchevskaya I.M., Roshchevskii M.P., 2009. Temperature Adaptation of the Heart in the Grass Snake (*Natrix natrix* L.), Common European Viper (*Vipera berus* L.), and Steppe Viper (*Vipera renardi* Christoph) (Reptilia: Squamata: Serpentes) // Russion Journal of Ecology. V. 40. № 5. P. 314–319.

Saint–Girons H., 1975. Observations preliminaires sur la thermoregulation des Viperes d’Europe // Vie et Milieu. V. 25. Fasc. 1. Ser. C. P. 137.

Saint–Girons H., 1978. Thermoregulation comparee des viperes d’Europe. Etude biotelemetriaue // Terre et vie. № 3. P. 417–440.

MAXIMUM BODY TEMPERATURE AS A PARAMETER OF THERMOREGULATION IN REPTILES: EXPERIENCE FROM A STATISTICAL EVALUATION USING THE COMMON ADDER (*VIPERA BERUS*) AS AN EXAMPLE

A. V. Korosov[1, *], N. D. Ganyushina[1, **]

[1]*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, 185000 Russia*

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

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

The maximum body temperature has a meaning as the upper limit of the temperature tolerance. Our statistical analysis made it possible to identify five indicators of the maximum body temperature: critical, the highest, typical, average, and voluntary. An analysis of field measurements of the body temperature using a mercury thermometer and the data on a long-term continuous monitoring of the body temperature utilizing loggers was carried out. At the same time, video records were made to report the main moments of thermoregulatory behavior. The sampled "mean maximum values" turned out to vary widely depending on the observation conditions and were not suitable for comparing intraspecific groups. The indicators "maximum typical temperature" (37.9 ± 0.2°C) and "maximum voluntary temperature" (33.9 ± 1.8°C) were statistically more stable and differed by about 4°C. To study thermoregulatory behavior, the use loggers is recommended, taking the "typical maximum temperature" indicator as a stable thermoregulation parameter.

Keywords: thermoregulation, common viper, maximum temperature, maximum voluntary temperature, loggers, thermometers

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 317–332

УДК 598.2:553.7(571.56

АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ АВИФАУНЫ ГОЛЬЦОВОГО ПОЯСА СЕВЕРО-ЗАПАДА ПЛАТО ПУТОРАНА (СРЕДНЯЯ СИБИРЬ)

© 2021 г. А. А. Романов[a], *, Е. В. Мелихова[b], **, М. А. Зарубина[a], *, В. В. Тарасов[c], ****, В. О. Яковлев[d], *******

[a] *Географический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия*

[b] *Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды, Москва, 117628 Россия*

[c] *Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург, 620144 Россия*

[d] *Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира, Москва, 121099 Россия*

**e-mail: putorana05@mail.ru*

***e-mail: max-kun@yandex.ru*

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

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

******e-mail: bird-yakovlev@yandex.ru*

Поступила в редакцию 24.10.2019 г.
После доработки 19.01.2020 г.
Принята к публикации 30.01.2020 г.

Проанализированы экологические закономерности пространственной дифференциации фауны и населения птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана в пределах 730–1412 м над ур. м. Обследование вели методом маршрутного учета на трансектах неограниченной ширины. Фауна гнездящихся птиц проанализирована с точки зрения принадлежности видов к фаунистическим комплексам и зонально-ландшафтным группам. Сходство авифаун сравниваемых районов и высотных поясов определяли по коэффициенту фаунистической общности Серенсена. Для выявления различий в населении птиц разных участков использован коэффициент сходства населения. Высока общность таксономической структуры и видового состава гнездовой авифауны гольцового пояса северо-запада плато Путорана, насчитывающей 33 вида. Два вида – песочник-краснощейка (*Calidris ruficollis* (Pallas 1776)) и длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus* (Vieillot 1819)) – впервые зарегистрированы на гнездовье в гольцовом поясе плато Путорана на расстоянии 600 и 200 км от южных границ их основных ареалов. Таксономическая структура гнездовой авифауны имеет признаки, характерные для горных областей Арктики с доминированием видов из отрядов ржанкообразных и воробьеобразных, суммарно составляющих 80–88%. Наиболее значимы в формировании авифауны виды арктического фаунистического комплекса (52–62%). В зоогеографическом отношении авифауна гольцового пояса северо-запада плато Путорана имеет специфичные черты за счет арктоальпийских ($n = 5$) и альпийских ($n = 1$) видов, экологически связанных с горными ландшафтами. Авифауна формируется в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей. Видовое богатство и плотность населения птиц гольцового пояса на северо-западе плато Путорана значительно выше, чем во всех прочих частях этого пояса. С увеличением высоты местности поступательно сокращаются видовое разнообразие, плотность населения и обилие большинства видов птиц. В гнездовой период в нижней части гольцового пояса отмечено 94% видов местной авифауны, в средней и верхней частях – 47%. Плотность населения птиц в нижней части гольцового пояса составляет 264 особей/км^2, в средней части – 187, в верхней части – 119 особей/км^2.

Ключевые слова: авифауна, население, распространение, видовое разнообразие, плато Путорана, гольцовый высотный пояс, горная тундра

DOI: 10.31857/S0044513421010062

Представленные исследования лежат в сфере изучения пространственной организации фауны и населения птиц и направлены на оценку биоразнообразия горных областей материковой Арктики. В качестве модельной территории выбрано плато Путорана. Несмотря на то, что известны

обобщающие орнитологические работы по этому региону Северной Евразии (Романов, 1996, 2013, 2015; Вартапетов и др., 2018), закономерности формирования фауны и населения птиц горных вершин этой обширной части суши до сих пор изучены неудовлетворительно. Ни в одном из обследованных до 2010 г. пунктов Путорана изучение авифауны гольцового пояса не велось целенаправленно, постоянно в течение всего гнездового периода, с широким охватом территории. Проводившиеся исследования не ставили основной целью изучение закономерностей пространственной, прежде всего высотной, дифференциации фауны и населения птиц в пределах гольцового пояса. Северо-западные районы плато Путорана остались почти не исследованными. Все это дает основание считать, что авифауна гольцового пояса плато Путорана, как и других гор Северной Евразии, до сих пор изучена неравномерно, фрагментарно и в целом явно недостаточно. При этом в сфере изучения биологического разнообразия познание фаунистических комплексов обширных горных областей суши признается одним из актуальных вопросов современной орнитологии (Баранов, 2007; Ruggiero, Hawkins, 2008; McCain, 2009; Вартапетов, Гермогенов, 2011; Graham et al., 2014). Очевидным вкладом в его решение может стать выявление закономерностей формирования авифауны гольцового пояса на вершинах плато Путорана. Вершины плато в плейстоцене были центрами оледенения и освободились от ледников позднее сопредельных равнин (Голубчиков, 1996). Поэтому в облике современных ландшафтов гольцового пояса плато Путорана прослеживается перигляциальный генезис (Матюшкин, 1976; Баранов, 2007; Романов, 2013), а авифауна, вероятно, моложе авифауны сопредельных равнин, и становление ее продолжается.

Основная цель представленной работы – выявление эколого-географических закономерностей пространственной дифференциации авифауны гольцового пояса плато Путорана для использования при мониторинге и разработке мер сохранения биологического разнообразия. В соответствии с этим, исследованиями 2010, 2013, 2018 гг. решались три основные задачи: 1 – инвентаризация видового состава авифауны и определение статуса пребывания видов; 2 – выявление особенностей распространения и обилия видов; 3 – установление высотной, широтной и меридиональной дифференциации фауны и населения птиц.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район, сроки и методы исследований, количественные показатели выполненных работ

Исследованиями, впервые проведенными в гольцовом поясе северо-запада плато Путорана в 2010, 2013, 2018 гг., непосредственно охвачены котловины четырех озер: Богатырь, Нералах (на некоторых картах – Неpалак), Негу-Икэн, Богатырь-Хуолу. Территориально арена наших полевых работ на вершинах плато составила около 1000 км^2 в пределах 69°35′–69°48′ с.ш., 92°10′–92°40′ в.д. Протяженность обследованной территории составила 35 км с севера на юг и 40 км с запада на восток. Объект исследований – авифауна гольцового пояса плато Путорана. Для анализа привлечены результаты маршрутных учетов птиц по методике Равкина (1967), проведенных на высотах 730–1412 м над ур. м. Высоту местности определяли по приборам глобального позиционирования (GPS), а длину пройденных маршрутов – по крупномасштабным картам. Суммарная протяженность пеших учетных маршрутов в горно-тундровых ландшафтах гольцового пояса составила 657 км (227 км – в 2010 г., 141 км – в 2013 г., 289 км – в 2018 г.). Численность водных и околоводных видов птиц определяли прямыми подсчетами с последующим пересчетом количества особей на единицу длины береговой линии. Наблюдения проведены в гнездовой период: с 6 июля по 5 августа 2010 г., с 25 июня по 26 июля 2013 г., с 18 июня по 19 июля 2018 г. В 2018 г. у оз. Богатырь-Хуолу также проведены учеты на контрольных участках, заложенных в нижнем (830–900 м над ур. м), среднем (893–1065 м над ур. м.) и верхнем (1055–1245 м над ур. м.) высотно-ландшафтных уровнях гольцового пояса. Достоверность гнездования оценивали в соответствии с критериями, рекомендованными Европейским комитетом по учету птиц (The EBCC Atlas..., 1997). Сходство сравниваемых авифаун определяли по коэффициенту фаунистической общности – КФО, который можно рассчитать по формуле Серенсена (Песенко, 1982; Чернов, 2008). Для выявления различий в населении птиц разных участков использовали коэффициент сходства населения – КСН (Наумов, 1964). Доминантными считали виды, доля которых в общей плотности населения составила более 10%, субдоминантными – 1–10%. Многочисленными считали виды с обилием 10–99 особей/км^2, обычными – 1–9, редкими – 0.1–0.9, очень редкими – менее 0.1 особей/км^2. Виды, для которых зарегистрированы лишь единичные встречи одиночных особей, в расчет плотности населения не включены. Фауна гнездящихся птиц охарактеризована по типам фаун (Штегман, 1938) и в свете представлений о зонально-ландшафтных (географо-генетических) группах птиц (Чернов, 1975, 1978; Кищин-

ский, 1977, 1988). При этом в категории фаунистических комплексов за широко распространенные приняты виды с обширным ареалом и неясным центром происхождения. В категории зонально-ландшафтных групп широко распространенными считали виды с обширным ареалом, современное распространение которых совпадает с несколькими природными зонами. В номенклатуре и при составлении списков птиц мы следовали "Конспекту орнитологической фауны России и сопредельных территорий" (Степанян, 2003). Названия некоторых видов приняты по "Списку птиц Российской Федерации" (Коблик и др., 2006).

Физико-географическая характеристика района исследований

Описание физико-географических условий гольцового пояса плато Путорана содержится в ряде монографий (Пармузин, 1964, 1976; Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006), поэтому приведем лишь краткую характеристику местообитаний птиц. Обширная территория северо-запада плато Путорана представляет собой слаборасчлененный (почти монолитный) горный массив. Здесь расположены горные озера Богатырь (970 м над ур. м.), Нералах (920 м над ур. м.), Негу-Икэн (760 м над ур. м.), Богатырь-Хуолу (854 м над ур. м.). Их протяженность соответственно – 9, 17, 12, 6 км при ширине не более 0.5–1 км. Котловины этих олиготрофных озер имеют тектонический генезис, а современный облик окружающих низкогорных ландшафтов сформировался под воздействием позднеплейстоценового оледенения. Следы оледенений, выраженные в современной орографии и типах господствующих геоморфологических структур, прослеживаются по всей обследованной территории. На вершинах плато представлен широкий спектр геоморфологических структур (троги, кары, озерные ванны, выпаханные ледником, боковые и конечные морены, каскады озер, образованные на подпруженных моренами водотоках), сформированных ледниками. Некоторые из них напоминают миниатюрные копии структур, обычно формировавшихся ледником на равнинах (камы, озы, друмлины). Заложенная ледниками неоднородность "пересеченной местности" исключительно важна для формирования облика современной фауны и населения птиц гольцов, что проанализировано в ряде публикаций (Романов, 2013). Ледниковые геоморфологические структуры создают предпосылки для обогащения авифауны гольцового пояса "негорным" комплексом видов и в значительной мере предопределяют пространственное распределение птиц в гольцах. Рельеф обследованных озерных котловин формируют возвышающиеся над окружающим пространством крутосклонные массивы плато (в некоторых случаях имеющие острые вершины альпийского типа), сильно разрушенные горные массивы со сглаженными куполообразными вершинами и пологими террасированными склонами, а также столовые горные плато с плоскими вершинами, приподнятыми в среднем на 900–1200 м над ур. м. Горные вершины плато Путорана отличаются особой экстремальностью климатических условий (Голубчиков, 1996). Снег здесь регулярно выпадает и летом, и даже в июле на несколько дней может образовать устойчивый покров глубиной до 15–20 см. Радиационный баланс на вершинах плато почти в 2 раза меньше, чем в долинах (Земцова, 1976). В годы с холодным летом, когда температура воздуха не превышает +5°C, мощный лед на озерах сохраняется в почти неизменном виде все лето (Пармузин, 1976), образуются лишь узкие (2–15 м), вытянутые вдоль берегов полыньи. Именно такая ситуация сложилась, например, в 2010 г. на озерах Богатырь и Нералах. Подобные условия в значительной степени определяют бедность и специфичность фауны птиц данных ландшафтов, а также низкое обилие почти всех видов. Гольцовый пояс в северной части плато расположен на высотах более 500 м над ур. м., где при полном отсутствии деревьев и кустарников участки, покрытые горно-тундровой растительностью, перемежаются с участками, лишенными растительности (Куваев, 2006). Проективное покрытие на разных участках обследованной территории составляет 25–100%. Непосредственно в котловинах озер Богатырь, Нералах, Негу-Икэн, Богатырь-Хуолу широко распространены мохово-лишайниково-осоковые, мохово-лишайниково-кустарничковые, мохово-осоково-разнотравные тундры.

На основании различий флористического состава, структуры и высоты растительного покрова, показателей проективного покрытия, широты распространения открытых каменистых поверхностей и увлажнения гольцовый пояс северо-запада плато Путорана условно дифференцирован по вертикали на нижнюю (730–950 м над ур. м), среднюю (950–1100 м над ур. м.) и верхнюю (1100–1412 м над ур. м.) части.

Нижняя часть представлена влажной мелкокочкарной мохово-ивняково-осоковой горной тундрой с дриадой. В поймах рек и на пологих склонах озерных котловин широко распространены дерновинные разнотравно-луговые тундры с обилием дриады (*Dryas* sp.), копеечника арктического (*Hedysarum arcticum* B. Fedtsch.), остролодочника (*Oxytropis* sp.), горца (*Polygonus* sp.), новосиверсии ледяной (*Novosieversia glacialis* (Adams ex Fisch.) F. Bolle) с проективным покрытием до 100%. Обилие трав приближает дерновинную тундру к луговым ценозам (Павлов и др., 1988).

В средней части, где проективное покрытие не превышает 60%, повсеместно господствуют мохово-лишайниковые, мохово-осоковые, разнотравно-осоковые тундры с арктической ивой (*Salix arctica* Pall.), карликовой березой (*Betula nana* L.), голубикой (*Vaccinium uliginosum* L.). Сухие пологие склоны котловин гольцовых озер изобилуют мерзлотными медальонами, покрыты лишайником, кассиопеей четырехгранной (*Cassiope tetragona* (L.) D. Don) и дриадой. Широко распространены песчано-щебнистые холмы (морены позднеплейстоценовых ледников), мозаично поросшие куртинами лишайников, дриады, злаков и незабудочника (*Eritrichinum* sp.). Холмы чередуются с обширными плоскими переувлажненными долинами речек и ручьев, задернованная мелкобугристая поверхность которых занята густым растительным покровом из мхов, лишайников, дриады, кассиопеи, злаков, осок, карликовых ив. Повсюду многочисленны снежники, каменистые россыпи (курумы) и скопления валунов.

Верхняя часть гольцового пояса отличается крайне низкими показателями проективного покрытия (лишь местами до 40%). Террасированные и крутые склоны заняты почти совершенно безжизненными холодными гольцовыми пустынями (Куваев, 2006), где мозаично чередуются многочисленные горные обрывы, скалы-останцы, обширные снежники, пятна мерзлопученного грунта, каменистые россыпи с фрагментарным вкраплением маленьких куртинок из мхов, лишайников, осок, дриады, новосиверсии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая структура авифауны

Известный до начала наших исследований список птиц гольцового пояса плато Путорана включал 52 вида, в том числе 40 гнездящихся (Романов, 2013). С учетом полученных в 2010, 2013 и 2018 гг. данных общий список видов пополнен 23 видами – краснозобая гагара (*Gavia stellata* (Pontoppidan 1763)), белоклювая гагара (*Gavia adamsii* (G.R. Gray 1859)), белолобый гусь (*Anser albifrons* (Scopoli 1769)), гуменник (*Anser fabalis* (Latham 1787)), малый лебедь (*Cygnus bewickii* (Yarell 1830)), свиязь (*Anas penelope* (Linnaeus 1758)), шилохвость (*Anas acuta* (Linnaeus 1758)), широконоска (*Anas clypeata* (Linnaeus 1758)), морская чернеть (*Aythya marila* (Linnaeus 1761)), обыкновенный гоголь (*Bucephala clangula* (Linnaeus 1758)), полевой лунь (*Circus cyaneus* (Linnaeus 1766)), беркут (*Aquila chrysaetos* (Linnaeus 1758)), щеголь (*Tringa erythropus* (Pallas 1764)), перевозчик (*Actitis hypoleucos* (Linnaeus 1758)), плосконосый плавунчик *Phalaropus fulicarius* (Linnaeus 1758)), круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* (Linnaeus 1758)), песочник-красношейка (*Calidris ruficollis* (Pallas 1776)), чернозобик (*Calidris alpina* (Linnaeus 1758)), короткохвостый поморник (*Stercorarius parasiticus* (Linnaeus 1758)), длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus* (Vieillot 1819)), бургомистр (*Larus hyperboreus* (Gunnerus 1767)), берингийская желтая трясогузка (*Motacilla tschuschensis* J.F. Gmelin, 1789), черная ворона (*Corvus (corone) orientalis* (Eversmann 1841)) – и насчитывает теперь 75 видов. Список достоверно, вероятно и возможно гнездящихся видов пополнен 6 видами – краснозобая и белоклювая гагары, перевозчик, песочник-красношейка, длиннохвостый поморник, овсянка-крошка (*Ocyris pusillus* (Pallas 1776) – и насчитывает теперь 46 видов (Романов, Голубев, 2011; Романов и др., 2015, 2018). В обследованных нами пунктах (n = 3) зарегистрированы 63 вида птиц (табл. 1), в том числе 33 вида (52%) с подтвержденным, вероятным или возможным гнездованием (в дальнейшем все они условно именуются гнездящимися), что составляет 72% гнездовой авифауны гольцового пояса (n = 46) и 24% гнездовой авифауны всего региона (n = 139). Кочующие виды (n = 30) в авифауне гольцового пояса (n = 63) составляют 48%.

Таксономическая структура гнездовой авифауны в обследованных пунктах (n = 3) соответствует зональным и ландшафтным особенностям рассматриваемой части Северной Евразии, в целом сохраняется на всем протяжении от котловины оз. Богатырь на западе до котловины оз. Негу-Икэн на востоке и включает в себя 6 отрядов. В котловине оз. Богатырь-Хуолу в 2018 г. не гнездились лишь гусеобразные (Anseriformes). Не было даже элементов поведения, позволяющих предполагать это. По числу представленных видов везде преобладают весьма характерные для гипоарктического пояса Палеарктики ржанкообразные (Charadriiformes) (11–13 видов, 42–48%) и воробьеобразные (Passeriformes) (по 11 видов в каждом пункте, 38–42%).

Среди птиц, гнездящихся на территории гольцового пояса северо-запада плато Путорана (n = 33), по характеру пространственного распределения различаются виды, распространенные: повсеместно (n = 10, 30%), локально (n = 20, 61%) и точечно (n = 3, 9%) (табл. 1).

Широтная и меридиональная дифференциация авифауны

В авифауне гольцового пояса северо-запада плато Путорана существенна доля (49%) равнинно-тундровых видов, не встречающихся в других частях этого пояса. В своем распространении исключительно с северо-западом региона в пределах гольцового пояса связан целый ряд видов (n = 35), среди которых краснозобая и белоклювая гагары, галстучник (*Charadrius hiaticula* (Linnaeus 1758)), фифи (*Tringa glareola* (Linnaeus 1758)),

Таблица 1. Население птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана в гнездовой период (особей/км^2)

Вид	Озера Нералах и Богатырь				Оз. Негу-Икэн				Оз. Богатырь-Хуолу			
	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение
Краснозобая гагара	–	–	–	–	0.2	0.02	+?	*	–	–	–	–
Чернозобая гагара	0.2	0.3	+	**	0.8	0.8	+	***	0.1	0.04	+	*
Белоклювая гагара	–	–	–	–	0.04	0.04	+?	*	–	–	–	–
Белолобый гусь	–	–	–	–	–	–	–	–	0.02	0.01	■	*
Гуменник	С	С	■	*	0.2	0.2	■	*	0.3	0.1	■	*
Малый лебедь	–	–	–	–	–	–	–	–	С	С	■	*
Чирок-свистунок	–	–	–	–	0.2	0.2	■	*	–	–	–	–
Свиязь	–	–	–	–	–	–	–	–	0.3	0.1	■	*
Шилохвость	–	–	–	–	0.02	0.02	■	*	0.02	0.01	■	*
Широконоска	–	–	–	–	–	–	–	–	С	С	■	*
Морская чернеть	–	–	–	–	Ед.	Ед.	■	*	–	–	–	–
Морянка	0.04	0.06	+	*	0.6	0.6	+?	***	1.0	0.3	■	**
Обыкновенный гоголь	–	–	–	–	0.06	0.06	■	*	0.04	0.02	■	*
Синьга	–	–	–	–	3.2	3.0	■	***	1.0	0.3	■	*
Обыкновенный турпан	–	–	–	–	0.08	0.08	■	*	0.4	0.2	■	*
Длинноносый крохаль	0.06	0.08	■	*	0.4	0.4	■	**	0.2	0.07	■	*
Большой крохаль	0.2	0.3	■	**	–	–	–	–	0.001	0.001	■	*
Полевой лунь	–	–	–	–	–	–	–	–	Ед.	Ед.	■	*
Зимняк	0.02	0.03	+?	*	0.06	0.06	+?	*	0.01	0.002	+	*
Беркут	Ед.	Ед.	■	*	0.02	0.02	■	*	0.005	0.01	■	*
Орлан-белохвост	Ед.	Ед.	■	*	Ед.	Ед.	■	*	0.004	0.01	■	*
Кречет	–	–	–	–	Ед.	Ед.	■	*	0.01	0.01	■	*
Сапсан	Ед.	Ед.	■	*	–	–	–	–	Ед.	Ед.	■	*
Дербник	–	–	–	–	Ед.	Ед.	■	*	0.05	0.02	■	*
Тундряная куропатка	1.0	1.4	+	***	2.5	2.4	+	***	3.0	1.0	+	**
Азиатская бурокрылая ржанка	0.1	0.1	+	*	0.2	0.1	+	*	1.0	0.4	+	*
Золотистая ржанка	7.5	10.7	+	***	7.0	6.7	+	***	10.0	4.2	+	***
Галстучник	10.5	14.9	+	***	9.5	9.1	+	***	18.0	7.5	+	**
Хрустан	0.5	0.7	+	**	0.5	0.5	+	**	6.0	2.5	+	**
Фифи	Ед.	Ед.	■	*	0.5	0.5	+?	**	2.2	0.9	+	*
Щеголь	–	–	–	–	Ед.	Ед.	■	*	–	–	–	–
Сибирский пепельный улит	1.5	2.1	+?	***	1.5	1.4	+?	***	2.0	1.0	+	*
Плосконосый плавунчик	Ед.	Ед.	■	*	–	–	–	–	–	–	–	–
Круглоносый плавунчик	0.6	0.8	■	*	–	–	–	–	–	–	–	–
Перевозчик	–	–	–	–	–	–	–	–	0.2	0.1	+	*
Турухтан	0.3	0.3	■	*	0.5	0.5	+?	*	0.8	0.3	+	*
Кулик-воробей	1.5	2.1	+	*	0.2	0.1	■	*	–	–	–	–
Песочник-красношейка	2.5	3.5	+	**	1.0	0.9	+?	**	8.0	3.0	+	**
Белохвостый песочник	1.5	2.1	+?	**	4.0	3.8	+	***	10.0	4.0	+	***

Таблица 1. Окончание

Вид	Озера Нералах и Богатырь				Оз. Негу-Икэн				Оз. Богатырь-Хуолу			
	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение
Чернозобик	Ед.	Ед.	■	*	0.1	0.1	■	*	–	–	–	–
Короткохвостый поморник	–	–	–	–	–	–	–	–	0.04	0.02	■	*
Длиннохвостый поморник	0.4	0.5	+	**	0.4	0.4	+	**	0.8	0.3	+	**
Малая чайка	0.4	0.5	■	*	0.02	0.02	■	*	–	–	–	–
Халей	0.4	0.5	+?	***	1.4	1.3	+	***	0.3	0.1	+	**
Бургомистр	Ед.	Ед.	■	*	–	–	–	–	–	–	–	–
Сизая чайка	0.02	0.03	■	*	Ед.	Ед.	■	*	–	–	–	–
Полярная крачка	1.0	1.4	+	**	1.4	1.3	+	***	0.2	0.1	+?	*
Воронок	0.05	0.1	+?	*	–	–	–	–	0.2	0.1	+?	*
Рогатый жаворонок	2.0	2.8	+	***	4.0	3.8	+	***	17.6	7.5	+	**
Краснозобый конек	4.5	6.3	+	***	13.0	12.4	+	***	7.0	2.9	+	**
Гольцовый конек	11.0	15.6	+	***	16.5	15.8	+	***	48.0	20.4	+	***
Берингийская желтая трясогузка	–	–	–	–	0.5	0.5	■	*	–	–	–	–
Горная трясогузка	0.05	0.1	+?	*	0.5	0.5	+	*	0.3	0.1	+?	*
Белая трясогузка	0.5	0.7	+	**	3.5	3.3	+	**	7.0	3.0	+	*
Черная ворона	–	–	–	–	–	–	–	–	0.1	0.04	■	*
Ворон	0.08	0.1	+?	***	0.6	0.6	+?	***	0.04	0.02	+?	*
Обыкновенная каменка	2.0	2.8	+	***	6.0	5.7	+	***	13.3	5.6	+	**
Варакушка	0.1	0.1	+	*	1.5	1.4	+	***	4.1	1.8	+	**
Обыкновенная чечетка	0.5	0.7	■	**	2.5	2.4	■	***	15.1	6.4	+	***
Пепельная чечетка	–	–	–	–	Ед.	Ед.	■	*	–	–	–	–
Овсянка-крошка	–	–	–	–	0.3	0.2	+?	*	–	–	–	–
Лапландский подорожник	6.5	9.2	+	***	19.0	18.3	+	***	44.0	19.0	+	***
Пуночка	13.5	19.1	+	***	0.5	0.5	+	*	13.8	6.0	+	**
Всего	71	100	–	–	105	100	–	–	237	100	–	–

Примечания. + – гнездящийся вид, +? – возможно гнездящийся вид, ■ – кочующий вид, * – вид распространен точечно, ** – вид распространен локально по всему району исследования, *** – вид распространен повсеместно, Ед. – единичная встреча одиночной особи.

турухтан (*Philomachus pugnax* (Linnaeus 1758)), кулик-воробей (*Calidris minuta* (Leisler 1812)), песочник-красношейка, перевозчик, длиннохвостый поморник и другие. Это объясняется наличием комплекса крупных ледниковых озер, богатой кормовой базой и широким распространением здесь разнообразных растительных ассоциаций, напоминающих зональные тундры (Павлов и др., 1988). Эти местообитания являются оптимальными, а местами единственно доступными для существования вышеназванных видов птиц в условиях гольцовых вершин плато. Формирование подобных тундр связано с поздне-плейстоценовым оледенением, максимально проявившемся на северо-западе Путорана. В ледниковых долинах после разрушения ледников на рубеже плейстоцена и голоцена экологические условия оказались мягче, разнообразнее и в целом ближе к условиям, характерным для зональной тундры, чем к суровым горно-арктическим условиям “гольцовых плакоров” (Романов, 2013). Это позволило целой группе равнинных видов проникнуть и фрагментарно освоить перигляциальные участки горных вершин северо-запада Путорана. Таким образом, в современную эпоху равнинно-тундровые виды приурочены к местообитаниям,

имеющим ледниковый генезис. Предполагаем, что равнинно-тундровые виды при проникновении в горы использовали типичные для себя экологические условия, сформировавшиеся на локальных участках перигляциальных ландшафтов. Они вошли в состав гольцовой авифауны, проникая на вершины гор по участкам былого расположения ледников по мере их таяния (Романов, 2013). Поздне-плейстоценовые ледниковые долины, занимающие на Путорана 25–30% площади горных вершин, населяют около 70% видов гольцовой авифауны (в т.ч. почти 100% равнинно-тундровых видов). Суммарное обилие птиц в ледниковых долинах в 2–4 раза выше, чем на водоразделах. Возможно, это связано как с оптимальными современными экологическими условиями в долинах, так и с тем, что ледники могли быть источником повышенной продуктивности сопредельных экосистем. На это указывают некоторые современные исследования, например, на Аляске (Hood et al., 2009).

Исключительно на северо-западе плато Путорана в пределах гольцового пояса встречены широко распространенные виды – беркут, малая чайка (*Larus minutus* (Pallas 1776)), короткохвостый поморник, черная ворона.

С учетом наших данных за 2010, 2013, 2018 гг. можно также констатировать, что самый обширный из двух известных фрагментов ареала пуночки (*Plectrophenax nivalis* (Linnaeus 1758)) в пределах гольцового пояса плато Путорана также расположен на северо-западе региона. Пуночка, экологически тесно связанная здесь с горным рельефом, приурочена к наиболее высоким (1500–1700 м над ур. м.) частям плато – северо-западным, где встречается широко и повсеместно, и к северо-восточным, где распространена узко-локально.

Установлено, что в обследованных в 2010, 2013, 2018 гг. пунктах (n = 3) локальные гнездовые авифауны насчитывают от 26 до 29 видов, что существенно превышает видовое богатство, представленное 5–14, в среднем 8 видами почти всех прочих локальных гнездовых авифаун (n = 10) гольцового пояса плато Путорана. Исключение составляют лишь окрестности оз. Ондодоми на северо-западе плато и Гусиных озер на юго-западе, где гнездятся соответственно 24 и 22 вида птиц (Рупасов, Журавлев, 2006; Романов и др., 2007). Максимальное видовое разнообразие птиц зарегистрировано в котловине оз. Негу-Икэн (табл. 1), что, объясняется высоким разнообразием экологических условий и, как следствие, весьма широким спектром местообитаний для самых разных видов птиц, в том числе водно-околоводных.

Показатель представленности общей гнездовой авифауны гольцового пояса северо-запада плато Путорана в отдельных пунктах (n = 3) составил 79–83%. Одновременно во всех или почти всех районах (n = 2–3) гнездятся 27 видов птиц, составляющие 82% местной авифауны и формирующие общее фаунистическое ядро (тундряная куропатка (*Lagopus muta* (Montin 1776)), азиатская бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva* (J.F. Gmelin 1789)), золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria* (Linnaeus 1758)), галстучник, хрустан (*Eudromias morinellus* (Linnaeus 1758)), сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes* (Vieillot 1816), белохвостый песочник (*Calidris temminckii* (Leisler 1812)), песочник-красношейка, рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (Linnaeus 1758)), краснозобый конек (*Anthus cervinus* (Pallas 1811)), гольцовый конек (*Anthus rubescens* (Tunstall 1771), обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* (Linnaeus 1758), варакушка (*Luscinia svecica* (Linnaeus 1758)), лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* (Linnaeus 1758)), пуночка и другие). Большинство перечисленных видов широко распространены в зоне тундры и частично в зоне лесотундры Евразии. Коэффициенты взаимной общности локальных гнездовых авифаун обследованных районов (n = 3), полученные по формуле Серенсена, составляют 86–87%, что свидетельствует об однородности авифауны в пределах гольцового пояса северо-запада плато Путорана. Ее современный качественный состав, формируемый преимущественно гемиарктическими и бореально-гипоарктическими элементами, имеет сходные черты также и в пределах единой, значительно более обширной области. Эта область включает горные тундры севера плато Путорана и равнинные тундры Таймыра, коэффициент взаимной общности гнездовых авифаун которых составляет 31%. Возможность почти беспрепятственно расселяться по этим регионам поддерживалась и поддерживается высоким уровнем сходства экологических параметров местообитаний многих видов птиц. В условиях повсеместной пространственной сопряженности горных и равнинных аналогов тундровых ландшафтов многие виды освоили их повсеместно, так как не имели непреодолимых преград, препятствующих расселению. При этом в трехмерном сечении ареала всех видов с подобным характером пространственного распространения у южных окраин Таймыра выражен “сдвиг” гнездового ареала в вертикальном направлении, что позволяет им далее расселяться вновь по горизонтальной поверхности, но уже в пределах более высоко эшелонированных ландшафтов. Например, золотистая ржанка, широко распространенная в тундровой зоне Таймыра (Рогачева, 1988), резко повышает вертикальный уровень своего ареала у северного склона плато Путорана и на высоте около 1000 м над ур. м. снова распространяется по гольцовому поясу далее к югу в горизонтальной плоскости (Романов, 2013). Среди вероятных причин широкого распространения некоторых типичных обитателей зональных тундр

на севере плато необходимо указать также и то, что северные отроги Путорана окаймлены у подножий редколесьями и кустарниковыми тундрами, где эти виды весьма обычны и откуда они беспрепятственно могут проникать в гольцовый пояс.

Границы ареалов

В 2010, 2013, 2018 гг. нами зарегистрирован ряд видов ($n = 20$), статус пребывания и характер географического распространения которых в гольцовом поясе Путорана до сих пор были не известны или подтверждены единичными наблюдениями. За пределами известных границ гнездовых ареалов (Романов, 2013) в гольцовом поясе Путорана впервые обнаружены два гнездящихся вида птиц (4% всей гнездовой фауны гольцового пояса): песочник-красношейка и длиннохвостый поморник. Во всех обследованных нами пунктах ($n = 3$) найдены изолированные гнездовые группировки как этих двух равнинно-тундровых видов, так и одного арктоальпийского (пуночка) далеко за пределами своего зонального ареала на п-ове Таймыр (Романов, Голубев, 2011; Романов и др., 2015, 2018). Целые сообщества этих видов в гольцах Путорана оказались удалены от ближайших известных мест гнездования на 200–600 км к югу. Из-за пространственной разобщенности этих территорий ареал таких видов приобретает дизъюнктивный характер и состоит из равнинной и горной частей. Пребывание песочника-красношейки, длиннохвостого поморника и пуночки на плато Путорана в масштабе севера Средней Сибири носит, в целом, достаточно четко выраженный островной характер. Для этих и некоторых других (золотистая ржанка) видов горные тундры Путорана – южный форпост их гнездового ареала на севере Средней Сибири, лежащий далеко за пределами полосы их основного расселения на равнинах. Аналогичные островные фрагменты ареала на севере Евразии также существуют у пуночки в гольцовом поясе Полоусного кряжа на севере Якутии (Романов, 2013), у длиннохвостого поморника в гольцовом поясе Полярного и Приполярного Урала (Рябицев, 2014), Верхоянского хребта (Шемякин, 2015).

Установлено, что плато Путорана – юго-западный форпост распространения песочника-красношейки, и граница гнездового ареала находится в пункте с координатами 69°35′ с.ш., 92°15′ в.д. Гнездовая группировка вида здесь обособлена на высотах 850–1000 м над ур. м. и удалена от ближайших известных мест достоверного гнездования на Таймыре на 600 км к юго-западу. Наши данные за 2010, 2013, 2018 гг. подтверждают недостаточность накопленных знаний об общей структуре гнездового ареала песочника-красношейки и полностью соответствуют представлению об объективно существующем прерывистом распространении этого вида. Кроме этого, наши наблюдения согласуются с имеющимися сведениями о его привязанности к “предгорно-низкогорным” местообитаниям (Лаппо и др., 2012). Этот вид экологически не связан с вертикально расчлененным рельефом, бурными горными потоками и т.п., поэтому нет оснований относить его к категории собственно горных (альпийских) видов. Тем не менее явная приверженность песочника-красношейки к тундрово-долинным местообитаниям в горах и предгорьях определила специфику широтного распространения вида в некоторых частях гнездового ареала. Так, наши наблюдения показали, что в пределах севера Средней Сибири по гольцовым вершинам плато Путорана песочник-красношейка способен проникать намного южнее границ зональной тундры и образовывать изолированные участки гнездования в более южных широтах бореальной зоны – в пределах зональной лесотундры и северной тайги. В частности, обнаруженные нами гнездовья оказались удалены от южной границы тундровой зоны на Таймыре на 250 км.

Впервые обнаруженная на плато Путорана гнездовая группировка длиннохвостого поморника обособлена на высотах до 760–1100 м над ур. м. и удалена от ближайших известных мест достоверного гнездования на Таймыре на 200 км к югу. Этот вид населяет горно-тундровые участки, существенно различающиеся между собой по геоморфологическим особенностям, показателям проективного покрытия растительностью, уровню увлажненности, обилию открытых каменистых поверхностей. Среди наиболее характерных гнездовых местообитаний – мелкокочкарные мохово-осоковые и мохово-осоково-разнотравные тундры, сухие каменистые мохово-лишайниковые тундры с различной долей участия дриады, кассиопеи и осоки, обилием каменистых россыпей и мерзлотных медальонов.

До 2010 г. локальные небольшие по площади очаги гнездования пуночки в гольцовом поясе плато Путорана были известны на северо-западных и северо-восточных окраинах этой горной страны (Романов, 2013). Эта весьма мозаичная путоранская часть ареала пуночки дополнена новыми фрагментами, которые впервые обнаружены нами на вершинах гор, окаймляющих котловины озер Богатырь, Неpалах, Негу-Икэн, Богатырь-Хуолу (69°35′–69°48′ с.ш., 92°10′–92°40′ в.д.), и которые удалены от ближайших известных точек обитания у озер Ондодоми и Капчуг на 40 и 75 км соответственно (Морозов, 1984; Рупасов, Журавлев, 2006). На обследованной в 2010, 2013, 2018 гг. территории пуночка оказалась повсеместно многочисленным гнездящимся видом самых верхних частей гольцового пояса (950–1412 над ур. м.). Здесь она экологически неразрывно связана с крутосклонными массивами плато (в некоторых

случаях имеющими острые вершины альпийского типа), разрушенными горными массивами с крутыми обрывистыми склонами, изобилующими скалами, завалами базальтовых глыб и каменными полями (курумами). Основные местообитания вида в гнездовой период лежат в верховьях горных речек, расположенных в узких долинах с крутыми обрывистыми склонами, множеством цирков и крупных снежников. с осоковой кочкарней и зарослями низкорослого ивняка. Неотъемлемый элемент гнездовых местообитаний пуночек – долинки горных ручейков, питающихся за счет таяния снежников, сырые берега которых фрагментарно покрыты осоково-моховыми куртинами.

Формирование вертикальной неоднородности авифауны

В соответствии с господствующим типом высотной поясности в пределах плато Путорана дифференцированы авифауны, сменяющие друг друга с высотой горно-таежного, подгольцового и гольцового поясов. С увеличением высоты видовое разнообразие сокращается. Гнездовая авифауна горно-таежного пояса насчитывает 129 (93%), подгольцового – 52 (37%), гольцового – 46 (33%) видов. Как и в других горных системах Северной Азии (Романов, 2013), видовой состав авифауны обсуждаемого региона с высотой меняется постепенно. Авифауны гольцового и подгольцового поясов, расположенных сопредельно, имеют в своем составе много общих видов: белая (*Lagopus lagopus* (Linnaeus 1758)) и тундряная куропатки, золотистая ржанка, хрустан, краснозобый и гольцовый коньки, пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus* (Linnaeus 1758)), пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* (Blasius 1858)), варакушка, полярная овсянка (*Schoeniclus pallasi* (Cabanis 1851)) и другие. Из 46 видов птиц, гнездящихся в гольцовом поясе, и 52 видов, гнездящихся в подгольцовом поясе, 33 вида являются общими для авифаун этих поясов. Коэффициент фаунистического сходства гольцового и подгольцового поясов составляет 67%.

При этом гнездовой авифауне гольцового пояса свойственны 6 специфических видов, не встречающихся в других высотных поясах. Среди них – песочник-красношейка и длиннохвостый поморник, зарегистрированные на гнездовании только на северо-западе, а также азиатская бурокрылая ржанка, кулик-воробей, рогатый жаворонок и пуночка, имеющие в пределах гольцового пояса плато Путорана более широкое распространение.

Целенаправленное изучение высотной дифференциации птиц в котловине оз. Богатырь-Хуолу показало, что авифауна нижней части гольцового пояса, занимающей днище котловины этого озера, долину одноименной реки и подножие горных склонов, оказалась максимально богата. Из общего числа видов (n = 36), отмеченных в 2018 г. на контрольных участках, заложенных у оз. Богатырь-Хуолу на разных высотах, авифауну нижней части гольцового пояса формируют 34 (94%) вида птиц (табл. 2, 3). С увеличением высоты, в условиях снижения теплообеспеченности, сокращения продолжительности бесснежного периода и фрагментации растительного покрова богатство гнездовой авифауны снижается. В экстремальных условиях средней и особенно верхней частей гольцового пояса, где условия среды на практически безжизненных горных вершинах соответствуют условиям зональных арктических тундр и полярных пустынь, формируется более бедная авифауна, насчитывающая лишь 17 (47%) видов.

Видовое разнообразие авифауны гольцового пояса на северо-западе плато Путорана максимально (94%) в нижней его части, составляющей лишь 17% жизненного пространства пояса в вертикальной плоскости. Минимально видовое разнообразие (47%) в средней и верхней частях гольцового пояса, составляющих 83% жизненного пространства птиц в вертикальной плоскости.

Ряд видов птиц экологически тесно связан с условиями, формирующимися лишь на одном из этих высотных уровней, и не встречается за его пределами в соседних местообитаниях. По наблюдениям в котловине оз. Богатырь-Хуолу, самой нижней частью гольцового пояса на северо-западе плато Путорана ограничены местообитания 10 видов (16% местной авифауны), в том числе гнездовые местообитания чернозобой гагары (*Gavia arctica* (Linnaeus 1758)), сибирского пепельного улита, турухтана, белохвостого песочника, длиннохвостого поморника, и кормовые местообитания гуменника, синьги (*Melanitta nigra* (Linnaeus 1758)), обыкновенного турпана (*Melanitta fusca* (Linnaeus 1758)), длинноносого крохаля (*Mergus serrator* (Linnaeus 1758)), полярной крачки (*Sterna paradisaea* (Pontoppidan 1763)), черной вороны (табл. 2, 3). Более широко высотный профиль осваивают 16 видов (26% местной авифауны). Из них одновременно на двух нижних высотно-ландшафтных уровнях гнездятся лишь песочник-красношейка и длиннохвостый поморник. Остальные 14 видов распространены либо на всех трех высотных уровнях (золотистая ржанка, хрустан, рогатый жаворонок, гольцовый конек, обыкновенная каменка и др.), либо – на нижнем и верхнем, отсутствуя на среднем уровне (тундряная куропатка, галстучник, краснозобый конек). Последнее объясняется ничтожно малой площадью подходящих биотопов в средней части гольцового пояса, распространение которых ограничено спецификой местного рельефа с повсеместным господством высоких, почти отвесных склонов с обилием скальных обрывов и осыпных

Таблица 2. Вертикальная дифференциация населения птиц гольцового пояса в котловине озера Богатырь-Хуолу в гнездовой период (особей/км^2)

Вид	Верхний уровень (1055–1245 м над ур. м.)		Средний уровень (893–1065 м над ур. м.)		Нижний уровень (831–900 м над ур. м.)	
	Обилие	Доля участия, %	Обилие	Доля участия, %	Обилие	Доля участия, %
Чернозобая гагара	–	–	–	–	0.7	0.3
Гуменник	–	–	–	–	0.03	0.01
Синьга	–	–	–	–	6.7	2.5
Обыкновенный турпан	–	–	–	–	2.8	1.1
Длинноносый крохаль	–	–	–	–	1.7	0.6
Зимняк	–	–	0.01	0.01	–	–
Тундряная куропатка	4.0	3.4	–	–	1.1	0.4
Золотистая ржанка	0.2	0.2	13.0	7.0	21.3	8.1
Галстучник	0.7	0.6	–	–	6.1	2.3
Хрустан	1.3	1.1	11.5	6.1	3.5	1.5
Сибирский пепельный улит	–	–	–	–	1.8	0.7
Турухтан	–	–	–	–	4.4	1.7
Песочник-красношейка	–	–	2.1	1.1	11.1	4.2
Белохвостый песочник	–	–	–	–	4.4	1.7
Длиннохвостый поморник	–	–	Ед.	Ед.	1.5	0.7
Полярная крачка	–	–	–	–	0.2	0.07
Рогатый жаворонок	4.0	3.4	54.7	29.1	14.4	5.4
Краснозобый конек	4.0	3.4	–	–	15.6	5.9
Гольцовый конек	19.7	16.5	65.9	35.0	58.2	22.0
Белая трясогузка	0.3	0.2	1.0	0.6	3.5	1.3
Черная ворона	–	–	–	–	0.6	0.2
Ворон	0.02	0.02	0.3	0.2	0.06	0.02
Обыкновенная каменка	9.3	7.8	18.9	10.1	4.4	1.7
Варакушка	0.9	0.7	4.2	2.2	2.0	0.7
Обыкновенная чечетка	1.7	1.4	11.5	6.1	26.1	9.9
Лапландский подорожник	2.7	2.3	4.2	2.2	66.3	25.1
Пуночка	69.8	58.6	–	–	5.1	1.9
Всего	119	100	187	100	264	100

Ед. – единичная встреча одиночной особи.

участков. Самой верхней частью гольцового пояса на северо-западе плато Путорана ограничены гнездовые местообитания пуночки. При этом кормовые биотопы этого вида частично расположены на берегах озер в нижней части гольцового пояса. Горные каменистые участки, где пуночка устраивает гнезда, почти лишены растительности и абсолютно безжизненны, поэтому многие взрослые птицы вынуждены собирать корм для птенцов на 300–400 м ниже. Ареалы видов, обитающих в широком диапазоне высот, имеют явно выраженный трехмерный характер.

Анализ степени общности авифаун, формирующихся на разных высотных уровнях (n = 3), проведенный с использованием коэффициента фаунистической общности Серенсена, выявил следующие закономерности. Максимальное сходство проявляется между нижним и средним уровнями – 89%, несколько меньшее между верхним и нижним – 70%, и минимальное между верхним и средним уровнями – 51%. Полученные цифровые данные свидетельствуют о несущественной в целом пространственной вертикальной дифференциации (разобщенности) авифауны гольцового пояса на северо-западе плато Путорана. При

Таблица 3. Население птиц водно-околоводных местообитаний в котловине оз. Богатырь-Хуолу (особей/км береговой линии)

Вид	Оз. Богатырь-Хуолу		Р. Богатырь-Хуолу	
	Обилие	Доля участия, %	Обилие	Доля участия, %
Чернозобая гагара	0.8	5.3	0.04	0.7
Гуменник	1.0	7.0	–	–
Свиязь	0.6	4.0	0.3	4.6
Шилохвость	0.03	0.2	–	–
Широконоска	0.1	0.4	–	–
Морянка	1.0	7.0	0.04	0.7
Обыкновенный гоголь	0.1	0.9	–	–
Синьга	3.3	22.8	–	–
Обыкновенный турпан	0.8	5.3	–	–
Длинноносый крохаль	0.3	2.0	0.8	11.7
Большой крохаль	–	–	0.5	7.5
Галстучник	1.8	12.6	1.6	24.2
Фифи	0.03	0.2	0.04	0.7
Сибирский пепельный улит	0.2	1.3	0.1	1.6
Турухтан	0.2	1.3	–	–
Кулик-воробей	0.1	0.9	–	–
Песочник-красношейка	1.0	7.0	1.0	15.3
Белохвостый песочник	1.2	8.1	0.8	11.7
Короткохвостый поморник	–	–	0.04	0.7
Длиннохвостый поморник	–	–	0.2	3.0
Халей	1.0	7.0	0.5	7.5
Полярная крачка	1.0	7.0	0.8	11.7
Всего	14.5	100	6.8	100

Таблица 4. Соотношение фаунистических комплексов в гнездовой авифауне гольцового пояса северо-запада плато Путорана

Фаунистический комплекс	Озера Нералах и Богатырь		Оз. Негу-Икэн		Оз. Богатырь-Хуолу	
	Видов	%	Видов	%	Видов	%
Арктический	16	62	17	59	14	52
Сибирский	3	11	4	14	4	15
Широко распространенные	7	27	8	27	9	33

этом выявленные различия между авифаунами верхнего и среднего высотно-ландшафтных уровней, вероятно, указывают на определенную автономность их формирования.

Фаунистическая и зонально-ландшафтная структуры авифауны

Гнездовая авифауна гольцового пояса на северо-западе плато Путорана гетерогенна по происхождению (табл. 4). Она формируется видами трех типов фауны, наиболее значимы из которых во всех обследованных пунктах (n = 3) элементы арктического фаунистического комплекса и широко распространенные виды. Представители сибирского типа фауны играют второстепенную роль в местных сообществах птиц.

Несмотря на экстремальные условия внешней среды, в окрестностях обследованных горных озер Нералах, Богатырь, Негу-Икэн и Богатырь-Хуолу формируется довольно “пестрая ландшафтно-биотопическая мозаика”, привлекающая птиц с существенно различающимися требованиями к экологическим параметрам местообби-

Таблица 5. Соотношение зонально-ландшафтных групп в гнездовой авифауне гольцового пояса северо-запада плато Путорана

Зонально-ландшафтная группа	Озера Нералах и Богатырь		Оз. Негу-Икэн		Оз. Богатырь-Хуолу	
	Видов	%	Видов	%	Видов	%
Альпийская	1	4	1	4	1	4
Арктоальпийская	5	19	5	17	5	18
Гемиарктическая	9	35	10	35	7	26
Гипоарктическая	2	8	3	10	2	7
Бореально-гипоарктическая	5	19	7	24	8	30
Широко распространенные	4	15	3	10	4	15

таний. Это предопределяет неоднородность авифауны по сочетанию формирующих ее представителей шести зонально-ландшафтных групп, из которых во всех обследованных пунктах ($n = 3$) наиболее значимы гемиарктические, бореально-гипоарктические и арктоальпийские виды птиц, суммарно составляющие 73–76% местной авифауны (табл. 5). Доля альпийских (гольцовый конек) видов не столь существенна в формировании сообществ птиц гольцового пояса. Однако именно они, наряду с арктоальпийскими (тундряная куропатка, хрустан, рогатый жаворонок, обыкновенная каменка, пуночка) и еще некоторыми другими видами, экологически тесно связанными с каменистыми местообитаниями по берегам горных водных потоков (сибирский пепельный улит, горная трясогузка), определяют в процессе формирования качественного разнообразия авифауны гольцового пояса северо-запада Путорана ее горную специфику.

Пространственная структура населения птиц

На плато Путорана с высотой поступательно сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие абсолютного большинства видов. Плотность населения птиц гнездового периода в горно-таежном, подгольцовом и гольцовом поясах составляет соответственно 405, 164, 62 особей/км^2. В отличие от большинства других горных регионов Северной Азии (Романов, 2013), где основное сокращение плотности населения птиц происходит при переходе из подгольцового пояса в гольцовый, в пределах высотного профиля плато Путорана плотность населения сокращается одинаково как при переходе из подгольцового пояса в гольцовый, так и при переходе из горно-таежного пояса в подгольцовый (в 2.5 раза).

Установлено, что плотность населения птиц гнездового периода в обследованных пунктах ($n = 3$) варьирует в пределах 71–237 особей/км^2 (табл. 1), составляя в среднем 138 особей/км^2, что существенно превышает средний показатель плотности населения (62 особей/км^2) по всему гольцовому поясу. Обилие многих видов птиц ($n = 19$), широко распространенных по всей территории гольцового пояса Путорана, достигает на северо-западе максимальных значений. Например, установлено, что обилие золотистой ржанки, рогатого жаворонка, гольцового конька и лапландского подорожника составляет здесь соответственно 8.2, 17.6, 25.2 и 23.2 особей/км^2, а на остальной территории региона не превышает 2.7, 2.1, 19.2 и 1.1 особей/км^2 соответственно. Обилие пуночки в северо-западном фрагменте своего ареала в пределах Путорана также намного выше (9.2 особей/км^2), чем в северо-восточном (2.5 особей/км^2).

Коэффициенты сходства населения птиц, обследованных в 2010, 2013, 2018 гг. районов ($n = 3$), составили 28–42%, что заметно ниже уровня сходства соответствующих авифаун.

Количественные учеты птиц в котловине оз. Богатырь-Хуолу, целенаправленно проведенные на разных высотах, показали, что плотность населения птиц максимальна (264 особей/км^2) в самой нижней части гольцового пояса – в оптимальных местообитаниях на приозерных террасах и речных долинах (табл. 2). С увеличением высоты в средней части гольцового пояса плотность населения птиц понижается до 187 особей/км^2, постепенно сокращаясь в верхней части до минимальных значений (119 особей/км^2). Аналогичная закономерность прослежена и в котловинах озер Богатырь, Нералах, Негу-Икэн. Сокращение плотности населения птиц с высотой в пределах гольцового пояса северо-запада плато Путорана соответствует общему понижению продуктивности сообществ животных от подножий к вершинам гор и демонстрирует относительную самостоятельность населения птиц каждого высотно-ландшафтного уровня. Полученные коэффициенты сходства населения указывают не только на самостоятельность, но и на явно выраженную автономность формирования населения птиц на разных высотно-ландшафтных уровнях: сходство населения нижнего и среднего уровня составляет

34%, среднего и верхнего – 15%, нижнего и верхнего – 13%.

При этом в котловине оз. Богатырь-Хуолу на фоне снижения общей плотности населения птиц от подножий к вершинам, выявлены три группы видов, имеющие различные векторы вертикальной динамики обилия (табл. 2). С увеличением высоты обилие сокращается у золотистой ржанки, галстучника, песочника-красношейки, краснозобого конька, белой трясогузки (*Motacilla alba* (Linnaeus 1758)), обыкновенной чечетки (*Acanthis flammea* (Linnaeus 1758)), лапландского подорожника и увеличивается у тундряной куропатки и пуночки. Обилие таких видов как хрустан, рогатый жаворонок, гольцовый конек, ворон (*Corvus corax* (Linnaeus 1758)), обыкновенная каменка, варакушка максимально в средней части гольцового пояса и постепенно сокращается как в сторону вершин, так и в сторону подножий склонов.

Закономерности вертикальной дифференциации населения птиц установлены также при анализе соответствующих показателей в котловинах Богатырь (970 м над ур. м.), Нералах (920 м над ур. м.), Богатырь-Хуолу (854 м над ур. м.), Негу-Икэн (760 м над ур. м.) (табл. 1). Видов, обилие которых с увеличением высоты однозначно сокращается (краснозобый конек, горная (*Motacilla cinerea* (Tunstall 1771)) и белая трясогузки) или увеличивается (кулик-воробей, пуночка), немного. При этом выявлена группа видов ($n = 17$), обилие которых максимально в котловине оз. Богатырь-Хуолу (на средних относительно других озер высотах) и сокращается как в направлении вышерасположенного оз. Богатырь, так в направлении нижерасположенного оз. Негу-Икэн. Среди этих видов – тундряная куропатка, азиатская бурокрылая и золотистая ржанки, галстучник, хрустан, фифи, сибирский пепельный улит, турухтан, песочник-красношейка, белохвостый песочник, длиннохвостый поморник, рогатый жаворонок, гольцовый конек, обыкновенная каменка, варакушка, обыкновенная чечетка, лапландский подорожник.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что высотное распределение большинства птиц в пределах гольцового пояса северо-запада плато Путорана обусловлено не столько абсолютной высотой местности, сколько границами распространения оптимальных местообитаний.

В населении птиц всех обследованных в 2010, 2013, 2018 гг. пунктов ($n = 3$) численно доминирует гольцовый конек. В число доминантов в котловинах озер Нералах и Богатырь входят также пуночка, галстучник и золотистая ржанка, в котловине оз. Негу-Икэн – лапландский подорожник и краснозобый конек, в котловине оз. Богатырь-Хуолу – лапландский подорожник. Субдоминантами в населении птиц всех обследованных пунктов ($n = 3$) являются рогатый жаворонок, обыкновенная каменка, белохвостый песочник, тундряная куропатка и сибирский пепельный улит. В число субдоминантов в котловинах озер Нералах и Богатырь входят также лапландский подорожник, краснозобый конек, песочник-красношейка, кулик-воробей и полярная крачка, в котловине оз. Негу-Икэн – галстучник, золотистая ржанка, белая трясогузка, синьга, обыкновенная чечетка, варакушка, халей (*Larus heuglini* Bree 1876) и полярная крачка, в котловине оз. Богатырь-Хуолу – галстучник, обыкновенная чечетка, пуночка, золотистая ржанка, песочник-красношейка, белая трясогузка, краснозобый конек, хрустан и варакушка.

Озерно-речная система является основой водно-околоводного компонента ландшафтов гольцового пояса северо-западной части плато Путорана. В период с 18 июня по 19 июля 2018 г. на р. Богатырь-Хуолу зарегистрировано 14 видов птиц при плотности населения 6.8 особей/км береговой линии, а на оз. Богатырь-Хуолу – 19 видов при плотности населения – 14.5 особей/км береговой линии (табл. 3). Среди численно доминирующих видов на оз. Богатырь-Хуолу – синьга и галстучник с обилием соответственно 3.3 и 1.8 особей/км береговой линии, а на р. Богатырь-Хуолу – галстучник, песочник-красношейка, полярная крачка, длинноносый крохаль, белохвостый песочник с обилием соответственно 1.6, 1.0, 0.8, 0.8 и 0.8 особей/км береговой линии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получена, обобщена и проанализирована подробная оригинальная информация о современном состоянии видового состава, о региональном и высотном размещении птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана. Представлены ранее не известные данные по структуре фауны и населения птиц, существенно расширяющие знания об авифауне вершин самой обширной горной области азиатского Заполярья.

В каждом из пунктов ($n = 3$) нами зарегистрировано от 41 до 49 видов, а суммарно на всей обследованной территории – 63 вида птиц. Гнездовая авифауна этой территории насчитывает 33 вида, среди которых два вида впервые обнаружены здесь на расстоянии 200 и 600 км к югу от ранее известных границ их гнездовых ареалов на Таймыре.

В авифауне гольцового пояса северо-запада плато Путорана существенна доля равнинно-тундровых видов (49%), не встречающихся в других частях этого пояса. В своем распространении исключительно с северо-западом региона в пределах гольцового пояса связан ряд видов ($n = 35$), среди которых краснозобая и белоклювая гагары,

галстучник, фифи, турухтан, кулик-воробей, песочник-красношейка, перевозчик, длиннохвостый поморник.

Показатель представленности гнездовой авифауны гольцового пояса северо-запада плато Путорана в отдельных обследованных пунктах составляет 79–83%, уровень фаунистической общности – 86–87%, что свидетельствует в пользу однородности авифауны рассматриваемой горной территории. Структура гнездовой авифауны соответствует зональным и ландшафтным особенностям рассматриваемой части Северной Евразии, а ее качественная однородность во всех обследованных пунктах обусловлена повсеместным преобладанием представителей одних и тех же отрядов (ржанкообразные 42–48%, воробьеобразные 38–42%), фаунистического комплекса (арктический 52–62%) и зонально-ландшафтных групп (гемиарктическая 26–35%, бореально-гипоарктическая 19–30%, арктоальпийская 17–19%).

Общность структуры фауны птиц поддерживается в горизонтальной плоскости видами, распространенными одновременно во всех обследованных пунктах, а в вертикальной плоскости – одновременно населяющими два, обычно смежных, высотно-ландшафтных уровня. Большинство видов птиц, которые одновременно гнездятся во всех обследованных пунктах и которые формируют общее фаунистическое ядро, широко распространены в зоне тундры и частично в зоне лесотундры.

Фауна и население птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана формируются в системе общих зональных и высотно-поясных закономерностей. С увеличением высоты сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие абсолютного большинства видов. Авифауна всех обследованных пунктов, благодаря идентичности их господствующих экологических условий, имеет единый характер высотно-ландшафтной дифференциации, в соответствии с которым выделяются сменяющие друг друга с высотой авифауны нижнего, среднего и верхнего уровней гольцового пояса. Высотное распределение большинства птиц в пределах рассматриваемой территории обусловлено не столько абсолютной высотой местности, сколько границами распространения оптимальных местообитаний.

В пределах гольцового пояса северо-запада плато Путорана максимально богата авифауна нижнего уровня. С увеличением высоты авифауна становится беднее. Коэффициент сходства авифаун нижнего и среднего уровня составляет 89%, среднего и верхнего – 51%, нижнего и верхнего – 70%.

В северо-западных частях плато Путорана 41% всех видов птиц ограничены в своем распространении только одним высотным уровнем, в том числе 37% видов ограничены нижним, 4% видов – средним. В широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных уровней, обитает 59% видов: два уровня осваивает 22%, а три уровня – 37% видов. Ареалы видов, обитающих в широком (не менее двух высотных поясов) диапазоне высот, имеют явно выраженный трехмерный характер.

Плотность населения птиц в обследованных пунктах лежит в интервале 71–237 особей/км^2, составляя в среднем 138 особей/км^2. С высотой плотность населения птиц сокращается от 264 особей/км^2 на нижнем уровне гольцового пояса до 119 особей/км^2 – на верхнем.

Горную специфику авифауны обследованных частей гольцового пояса северо-запада Путорана определяют виды, экологически тесно связанные с сухопутными или водно-околоводными элементами альпинотипного ландшафта на всем пространстве своего ареала (сибирский пепельный улит, гольцовый конек) или значительной его части (тундряная куропатка, хрустан, рогатый жаворонок, горная трясогузка, обыкновенная каменка, пуночка).

БЛАГОДАРНОСТИ

Полевые исследования 2018 г. выполнены в рамках деятельности Русского общества сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира и госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН при финансовой поддержке РФФИ (17-04-00088). Подготовка настоящей публикации поддержана грантом МГУ имени М.В. Ломоносова для поддержки ведущих научных школ МГУ “Депозитарий живых систем Московского университета” в рамках Программы развития МГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов А.А., 2007. Пространственно-временнáя динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск. 49 с.

Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий, 2007. Отв. ред.: Романов А.А. М. 297 с.

Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И., 2011. Орнитофаунистическое районирование Средней и Восточной Сибири // Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 7–28.

Вартапетов Л.Г., Романов А.А., Шемякин Е.В., 2018. Современная классификация населения птиц Средней Сибири // Известия Иркутского гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. Т. 25. С. 54–69.

Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н., 1987. Горы. М.: Мысль. 399 с.

Голубчиков Ю.Н., 1996. География горных и полярных стран. М.: Изд-во МГУ. 304 с.

Земцова А.И., 1976. Радиационный режим // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Труды Лимнологического института СО АН СССР. Т. 22. Вып. 42. Новосибирск. С. 11–38.

Кищинский А.А., 1977. Понятие о гипоарктической и эоарктической авифаунах. VII Всесоюз. орнитол. конф. Киев. С. 65–67.

Кищинский А.А., 1988. Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука. 288 с.

Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю., 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 256 с.

Куваев В.Б., 2006. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 568 с.

Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е.-мл., 2012. Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. М.: УФ Офсетная печать. 448 с.

Матюшкин Е.Н., 1976. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 9. С. 1277–1291.

Морозов В.В., 1984. Орнитофауна окрестностей оз. Капчук, плато Путорана // Орнитология. Вып. 19. С. 30–40.

Наумов Р.Л., 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского. 19 с.

Павлов Б.М., Александрова А.С., Шелковникова Т.А., 1988. Природные комплексы и их охрана // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Сб. науч. трудов ВАСХНИЛ. Сиб. отделение. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск. С. 102–117.

Пармузин Ю.П., 1964. Средняя Сибирь. М.: Наука. 310 с.

Пармузин Ю.П., 1976. Основные особенности массо- и энергообмена в озерных котловинах путоранской провинции Субарктики // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск. С. 4–10.

Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.

Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С. 66–75.

Рогачева Э.В., 1988. Птицы Средней Сибири: распространение, численность, зоогеография. М.: Наука. 309 с.

*Романов А.А.,*1996. Птицы плато Путорана. М.: тип. Россельхозакадемии. 297 с.

Романов А.А., 2013. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. 475 с.

Романов А.А., 2015. Авифауна плато Путорана. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. 196 с.

Романов А.А., Голубев С.В., 2011. Песочник-красношейка на плато Путорана, Средняя Сибирь // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отделение биол. Т. 116. Вып. 5. М. С. 16–20.

Романов А.А., Мелихова Е.В., Голубев С.В., 2015. Фауна и население птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана // Современные исследования животного мира горных экосистем. М. С. 38–70.

Романов А.А., Тарасов В.В., Мелихова Е.В., Тимченко А.С., Зарубина М.А., Яковлев В.О., 2018. Авифауна котловины озера Богатырь-Хуолу (северо-запад плато Путорана, Красноярский край) // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 92–104.

Романов А.А., Рупасов С.В., Журавлев Е.А., Голубев С.В., 2007. Птицы бассейна р. Курейки // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. М. С. 7–70.

Рупасов С.В., Журавлев Е.А., 2006. Орнитофауна долины р. Микчангда и прилегающих территорий // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сборник научных трудов. М. С. 122–154.

Рябицев В.К., 2014. Птицы Сибири: справочник-определитель. Т. 2. М.; Екатеринбург: Кабинетный ученый. 452 с.

Степанян Л.С., 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М.: Наука. 727 с.

Чернов Ю.И., 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.

Чернов Ю.И., 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 167 с.

Чернов Ю.И., 2008. Экология и биогеография. Избранные труды. М.: Товарищество научных изданий КМК. 580 с.

Шемякин Е.В., 2015. Орнитологические находки в Центральном Верхоянье // Современные исследования животного мира горных экосистем. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. С. 130.

Штегман Б.К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. Отв. редактор Зернов С.А. М.–Л.: АН СССР. 157 с.

Graham C.H., Carnaval A.C., Cadena C.D., Zamudio K.R., Roberts T.E., Parra J.L., McCain C.M., Bowie R.C., Moritz C., Baines S.B., Schneider S.B., VanDerWal J., Rahbek C., Kozak K.H., Sanders N.J., 2014. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes // Ecography. V. 37. № 8. P. 711–719.

Hood E., Fellman J., Robert G.M. Spencer, Peter J. Hernes, Rick Edwards, David D'Amore, Durelle Scott, 2009. Glaciers as a source of ancient and labile organic matter to the marine environment // Nature. V. 462. P. 1044–1047.

McCain C., 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics // Ecology Letters. V. 12. № 6. P. 1043–1052.

Ruggiero A., Hawkins B.A., 2008. Why do mountains support so many species of birds? // Ecography. V. 31. № 3. P. 306–315.

The EBCC Atlas of European breeding birds: their distribution and abundance, 1997. Eds: *W.J.M. Hagemeijer, M.J. Blair*. London: T & A D Poyser Publ. 903 p.

AN ANALYSIS OF THE AVIFAUNA STRUCTURE IN THE ALPINE BELT OF THE NORTHWESTERN PUTORANA PLATEAU, MIDDLE SIBERIA

A. A. Romanov[1, *], E. V. Melikhova[2, **], M. A. Zarubina[3, *], V. V. Tarasov[4, ****], V. O. Yakovlev[5, *****]**

[1]*Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*
[2]*All-Russia Institute for Environmental Protection, Moscow, 117628 Russia*
[3]*Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*
[4]*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia*
[5]*Russian Society for the Conservation and Studies of Birds (BirdsRussia), Moscow, 121099 Russia*
**e-mail: putorana05@mail.ru*
***e-mail: max-kun@yandex.ru*
****e-mail: marastakhova@yandex.ru*
*****e-mail: grouse@bk.ru*
******e-mail: bird-yakovlev@yandex.ru*

Patterns of the spatial differentiation of bird fauna and populations in the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau were analyzed at 730–1412 m above sea-level. The survey was conducted by route counts along transects of unlimited width. The fauna of breeding birds was assessed using the species belonging to faunal complexes and zonal-landscape groups. The similarity of the avifaunas of the areas and high-altitude zones compared was determined using the Sørensen faunal coefficient. To identify the differences in the bird populations at various sites, the population similarity coefficient was applied. The taxonomic structure and species composition of the breeding avifauna in the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau are highly common and amount to 33 species. Two species, the Red-necked Stint, *Calidris ruficollis* (Pallas 1776), and the Long-tailed Skua, *Stercorarius longicaudus* (Vieillot 1819), were recorded nesting in the alpine belt for the first time in the Putorana Plateau at a distance of 600 and 200 km away from the southern borders of their main distribution areas, respectively. The taxonomic structure of the breeding avifauna corresponds to the zonal and landscape features of the Arctic mountain regions with the dominance of species of Passeriformes and Charadriiformes which combined take up 80–88% of the overall diversity. The species of the Arctic faunal complex (52–62%) is the most significant in the formation of the avifauna in the alpine belt of the Putorana Plateau. Zoogeographically, the avifauna of the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau shows specific features due to arcto-alpine ($n = 5$) and alpine ($n = 1$) species that are ecologically related to mountain landscapes. The avifauna of the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau is formed within a system of general zonal-landscape and altitudinal belt patterns. The abundance and population density of birds in the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau is much higher than in any other part of this belt. In the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau, the species diversity, as well as the bird population density and abundance of most species decrease progressively with altitude. During the breeding season, 94% local avifauna species breed in the lower part of the alpine belt (which accounts for only 17% of the belt's vertical living space), vs. 47% of species in the middle and upper parts. The population density of birds in the lower part of the alpine belt amounts to 264 individuals per sq. km, vs. 187 in the middle part, and 119 individuals per sq. km in the upper part.

Keywords: avifauna, population, distribution, species diversity, Putorana Plateau, alpine high-altitude belt, mountain tundra

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 333–343

УДК 598.2:591.185.1

АСТРОНОМИЧЕСКОЕ ОРИЕНТИРОВАНИЕ У ПТИЦ

© 2021 г. А. Д. Золотарёва[a, *], Н. С. Чернецов[a, b, **]

[a]Биологическая станция "Рыбачий", Зоологический институт РАН, Рыбачий, Калининградская обл., 238535 Россия

[b]С.-Петербургский государственный университет, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: maytheforcebewithanna@gmail.com

**e-mail: nikita.chernetsov@gmail.com

Поступила в редакцию 07.05.2020 г.
После доработки 02.06.2020 г.
Принята к публикации 06.06.2020 г.

Для успешного совершения миграций в сезонном и видоспецифичном направлении птицам необходимы компасные системы. Первыми были описаны солнечный и звездный компасы, однако с открытием магнитного компаса интерес исследователей в основном направлен на него. Солнечный и звездный компасы иногда объединяют в единую астрономическую компасную систему, противопоставляя ее магнитной, однако правомерность этого утверждения еще не доказана. Для ориентации по солнцу птица должна использовать систему компенсации его неравномерного движения в течение дня (т.н. "внутренние часы"). В связи с этой неравномерностью, а также региональными и сезонными различиями солнечной дуги, считается, что солнечный компас не используется при миграциях на большие расстояния. Птицы также используют солнечный поляризованный свет на закате и восходе для калибровки других компасов. В отличие от солнечного, звездный компас мигрирующих ночью птиц не зависит от чувства времени. Солнечный и звездный компасы птиц не являются врожденными. Считается, что птица обучается распознавать движение солнца по небу в течение первых недель жизни, а также находить центр вращения звездного неба, совпадающий с Полярной звездой, до первой миграции. Использование луны в качестве компасной системы для птиц маловероятно.

Ключевые слова: птицы, миграция, ориентация, звездный компас, солнечный компас, поляризованный свет

DOI: 10.31857/S0044513421030119

Многие птицы совершают миграции на огромные расстояния (сотни и тысячи километров), многократно превышающие размеры их индивидуальных участков. При этом они оказываются способными успешно находить видоспецифичные районы зимовок и возвращаться в районы рождения и предыдущего размножения с высокой точностью, которая свидетельствует о существовании у них высокоэффективных механизмов ориентации и навигации (Соколов, 1991; Чернецов, 2016).

Люди составляли календари, изготовляли часы, а также ориентировались в пространстве относительно сторон света по солнцу и звездам задолго до появления компаса и современных навигационных устройств. Неудивительно, что экспериментальное изучение ориентации и навигации животных было начато именно с проверки гипотезы использования ими астроориентиров. В настоящее время показано применение положения всевозможных небесных тел и их свойств как позвоночными, так и беспозвоночными животными в различных поведенческих контекстах, с использованием разнообразных ориентационных механизмов (см. обзоры Foster et al., 2018; Guilfor, Taylor, 2014). Среди позвоночных животных наиболее изученными в этом плане являются перелетные птицы (Wiltschko, Wiltschko, 2015; Mouritsen et al., 2016; Чернецов, 2016).

Способность птиц к нахождению верного направления может проявляться в двух формах – ориентации и навигации (Perdeck, 1958). В 50-х годах XX века немецкий ученый Густав Крамер предложил концепцию "карты и компаса" (Kramer, 1957, 1961), актуальную до сих пор. Согласно этой концепции, мигрирующая (или совершающая хоминг, т.е. возвращающаяся к гнезду, голубятне и т.п.) птица должна сначала определить собственное месторасположение относительно цели движения (этап карты), а затем выбрать и поддерживать направление относительно сторон света (этап компаса). В исследованиях по ориентации

животных принято называть способность пользоваться картой, т.е. осознавать свое положение относительно цели перемещений, навигацией, а способность использовать компас, т.е. определять направление на стороны света, – ориентацией (Кишкинев, Чернецов, 2014; Чернецов, 2016). Данная модель исходит из представления о том, что система позиционирования (карта) и компасная система могут быть основаны на разных физических, а значит и сенсорных, механизмах (Wiltschko, Wiltschko, 2015). Это тесно функционально связанные, но отдельные системы.

В настоящее время показано не только использование разными видами птиц звездного и/или солнечного компаса, но и магнитного (Chernetsov, 2017), а также магнитной (Mouritsen, 2018) и запаховой карты (Gagliardo, 2013). Интересно, что открытие использования птицами магнитного поля Земли, совершенное в лаборатории немецкого ученого Фридриха Вильгельма Меркеля (Merkel, Fromme, 1958; Wiltschko, Wiltschko, 1972), сперва вызвало весьма скептическое отношение научной общественности (Дольник, 1973, 1975). Однако в дальнейшем признание существования магнитного компаса и все более и более нарастающий поток исследований этого феномена практически вытеснили интерес к астрономической ориентации птиц. Ориентация по астрономическим объектам чаще всего упоминается лишь в связи с иерархией и/или калибровкой компасных систем относительно друг друга у разных видов птиц. Это вряд ли можно считать оправданным, т.к. в области изучения астрономической ориентации до сих пор осталось большое количество нерешенных фундаментальных вопросов.

СОЛНЕЧНЫЙ КОМПАС

В середине прошлого века Густав Крамер обратил внимание на то, что активность содержащихся в неволе скворцов (*Sturnus vulgaris*) во время миграционного сезона носит направленный характер (Kramer, 1950). Крамер помещал птиц в круглые клетки и регистрировал их активность в разных секторах клетки. В результате этого эксперимента ученый доказал, что зафиксированное таким образом направление соответствует типичному направлению миграции птиц этого вида в природе в данное время года. При этом при сильной облачности птицы не ориентировались. Также Крамер обучил птиц выбирать одну из 12 кормушек с едой, расположенных на круговой арене, относительно определенного угла падения солнечных лучей. Изменяя этот угол при помощи зеркал, Крамер регистрировал выбор птицами кормушек уже относительно отраженных от зеркал лучей (Kramer, 1952).

Еще в первых работах ученым был поднят вопрос о неравномерности видимого движения солнца по небу и наличии у птиц возможности к компенсации этой неравномерности при помощи их внутренних часов (Kramer, 1952). На восходе и закате солнце быстро набирает высоту, а около полудня – медленно. При этом на восходе и закате солнечный азимут изменяется незначительно, а вот днем, когда солнце находится высоко, – наоборот. Соответственно, для успешной работы солнечного компаса внутренние часы птиц должны быть подстроены под эту закономерность.

Для проверки этого предположения немецким ученым Клаусом Шмидт-Кёнигом был предложен оригинальный метод (Schmidt-Koenig, 1958). Экспериментальных птиц (в данном случае почтовых голубей (*Columba livia* var. *domestica*)) некоторое время содержали при искусственном фотопериоде, который отличался от естественного на несколько часов. После синхронизации внутренних ритмов птиц этим искусственным фотопериодом с ними проводили эксперименты в естественном времени. Если “перевести” внутренние часы у голубей на 6 часов вперед, а затем утром в 6 утра местного солнечного времени их выпустить, птицы увидят Солнце не высоко над горизонтом и на юге, чего следовало бы ожидать, если бы их новый биоритм соответствовал действительности (голуби считают, что сейчас солнечный полдень), а существенно ниже и ближе к востоку. Экспериментальные птицы изменяли направление своего полета к голубятне, как если бы солнце действительно было на юге, при этом игнорируя тот факт, что оно низко над горизонтом. Это свидетельствует о том, что высота солнца над горизонтом птицами игнорируется, а важен азимут, т.е. направление на солнце (рис. 1). Для правильной интерпретации изменяющегося в течение дня азимута солнца птицы обладают “внутренними часами”, синхронизированными с астрономическим временем. Другими словами, солнечный компас птиц зависит от времени (Schmidt-Koenig, 1958; 1990; Able, Cherry, 1986).

Этот вывод наглядно иллюстрирует работа группы ученых из лаборатории Вольфганга и Розиты Вильчко, выполненная в Новой Зеландии (Wiltschko et al., 2000). На 37° ю.ш. в течение первого часа после восхода солнца и часа после его заката азимут изменяется на 10°, тогда как в течение часа около полудня – на 40°. Голубей со смещенными на 4 часа вперед внутренними часами выпускали в разное время суток, при максимальной и минимальной разнице в солнечных азимутах. Голуби во всех случаях ошибались с выбором направления своего полета, исходя из изменения солнечного азимута в данные часы.

Помимо концепции солнечного компаса, Джеффри Мэтьюзом была выдвинута гипотеза

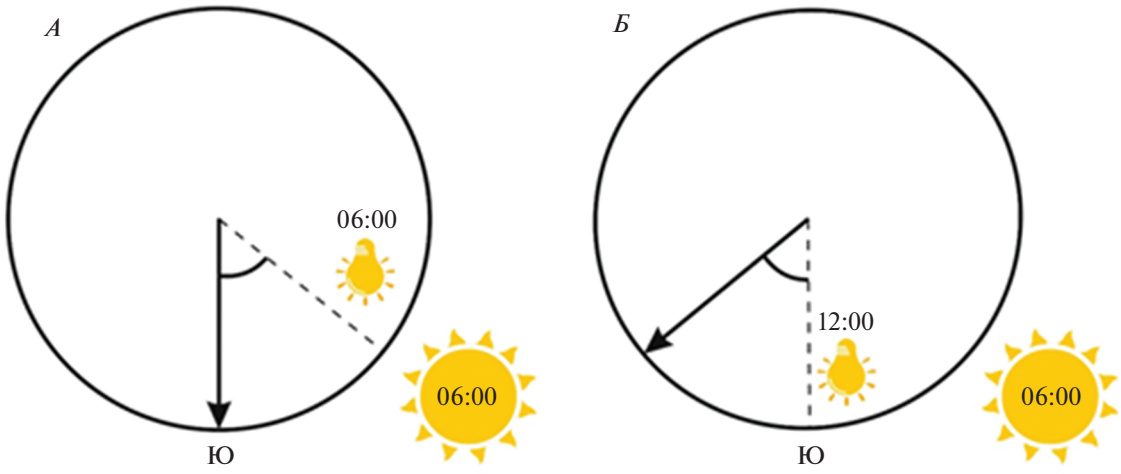

Рис. 1. Схема работы солнечного компаса, зависящего от времени: *А* – ориентация птицы при естественном фотопериоде; *Б* – ориентация птицы, чей фотопериод смещен на 6 часов вперед.

полноценной навигации птиц (на примере почтовых голубей) по солнцу (Matthews, 1951, 1951a, 1953). В северном полушарии солнце восходит на восточной стороне и через юг в зените (здесь и далее в тексте мы условно называем так точку наиболее высокого положения солнца, поскольку за пределами широт, расположенных между северным и южным тропиками, солнце никогда не достигает истинного зенита – точки строго над головой наблюдателя) в полдень заходит на западной стороне. В южном полушарии восходит на восточной стороне и через север в зените в полдень заходит на западной стороне. Согласно идее Мэтьюза, голубь мог бы определять широту, т.е. к югу или северу от исходной точки (“дома”) он находится, сравнивая высоту солнца, которую он запомнил, в зените дома с высотой солнца в зените в новой точке (точке выпуска). Долготу птица могла бы определить, оценивая изменение солнечного азимута относительно своего чувства времени. Дома в полдень по внутренним часам птицы солнце было в зените, а в новой точке в это же время по ее внутренним часам оно либо прошло зенит (перемещение птицы на восток), либо не дошло до него (перемещение на запад) (рис. 2).

Таким образом, для определения долготы по солнцу птице было бы необходимо иметь два датчика времени: один, настроенный на время дома, а другой – измеряющий местное время. На данный момент такой механизм установления смещения, основанный на определении разницы времени по неподстраиваемым часам (независимым от внешнего времязадатчика (цайтгебера)), не описан ни для каких животных, в т.ч. и для птиц (Albus et al., 2005; Kishkinev et al., 2010; Cassone, Westneat, 2012). Однако накапливается все больше данных о том, что в гипоталамусе млекопитающих, в определенной группе нейронов, в т.н. супрахиазматических ядрах, разные популяции нейронов имеют разную скорость синхрони-

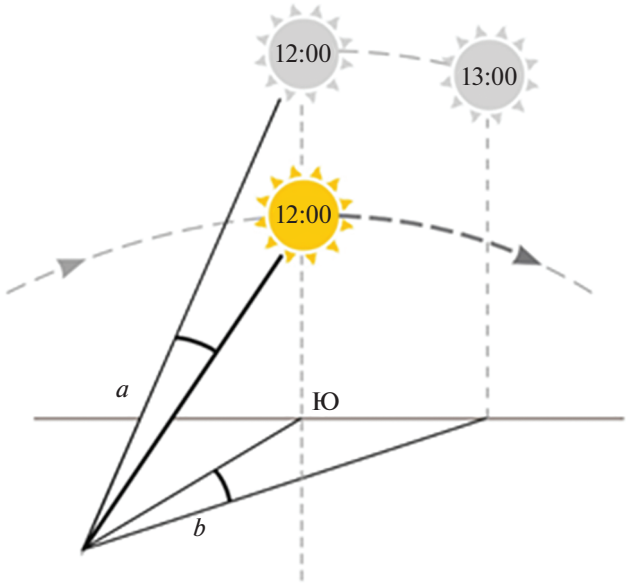

Рис. 2. Иллюстрация гипотезы навигации по Солнцу (по: Matthews, 1953). Птица выпущена к северу и западу от дома. Ярким желтым цветом, снизу – высота солнца в текущем месте (в месте выпуска) в полдень. В северном полушарии солнце в зените расположено на юге. Тусклым цветом, сверху – высота солнца в полдень в предыдущем месте (дома), после чего – расположение солнца дома при солнце в зените в месте выпуска. Крупный пунктир – направление движение солнца. *a* – Разница в высоте солнца над горизонтом между домом и точкой выпуска, широта. *b* – Разница азимутов между домом и точкой выпуска, долгота. Рисунок выполнен не в масштабе.

зации к внешнему фотопериоду (Piggins, Loudon, 2005). Это гипотетически могло бы служить физиологической основой для вышеописанного механизма определения смещения по долготе.

Солнечная дуга зависит не только от времени суток, но и от географической широты и времени года. Чем дальше от экватора, тем по более плоской дуге мы видим двигающееся солнце. В разное время года солнце восходит не строго на восходе, а заходит не строго на западе. Например, на широте Москвы, 56° с.ш., восход летом на северо-востоке происходит примерно на 53° (закат – на 305°, СЗ), а зимой на юго-востоке, на 120° (закат – на 238°, ЮЗ).

Это означает, что птицы должны иметь механизмы компенсации к суточному неравномерному движению солнца, адаптированные к данному географическому району и данному времени года. Что, в свою очередь, делает крайне затруднительным использование солнечного компаса в качестве основной компасной системы во время миграций. При этом подобная компасная система применима для выполнения других, более локальных задач (Wiltschko, Wiltschko, 2015).

Большинство исследований солнечного компаса птиц проведено на почтовых голубях, которые, пусть и не совершают миграций, однако имеют высокую мотивацию к возвращению к своей голубятне и проявляют эту мотивацию круглый год (а не только в течение короткого периода размножения). К тому же эти птицы являются удобными лабораторными животными (Schmidt-Koenig, 1958; Keeton, 1979; Wiltschko et al., 1976, 1984; и др.). Для голубей в лаборатории рассчитана и точность работы солнечного компаса – она варьирует от 3.4° до 5.1° (McDonald, 1972). Авторы данного исследования отмечают невысокий показатель такой точности, однако компьютерная симуляция полетов выявила что этого будет достаточно для успешного хоминга с тех расстояний, с которых обычно возвращаются почтовые голуби (в большинстве случаев не более 100 км).

Солнечный компас может использоваться птицами и для поиска спрятанной ими еды. Такие опыты проводили, например, на скворцах (Kramer, 1952), на голубых кустарниковых сойках (*Aphelocoma coerulescens*) (Wiltschko, Balda, 1989), на черношапочных гаичках (*Parus atricapillus*) (Duff et al., 1998). Голуби также способны обучиться поиску еды по солнечному компасу, однако неясно, какой в этом биологический смысл, поскольку голуби не запасают пищу и не должны искать ранее сделанные запасы (Bingman, Gagliardo, 2006).

В отличие от магнитного компаса, который является врожденным, птицам, вероятнее всего, необходимо учиться пользоваться солнечным компасом. На это указывает эксперимент с молодыми голубями в возрасте 8–10 недель, которые не могли найти верное направление в условиях изменения их внутренних часов, в то время как птицы 12-недельного возраста с заданием справились (Wiltschko et al., 1981). Для того, чтобы компас сформировался, птицам необходимо наблюдать бóльшую часть видимого движения солнца по небу: наблюдений в течение лишь половины дня оказалось недостаточно (Budzynski et al., 2000; Wiltschko, Wiltschko, 1980).

ПОЛЯРИЗОВАННЫЙ СОЛНЕЧНЫЙ СВЕТ

Благодаря атмосферному рассеиванию, синее дневное небо является линейно поляризованным. Плоскость поляризации перпендикулярна направлению распространения волны от ее источника, т.е. в нашем случае – световым волнам от солнца в природе. Таким образом, в природе животные могут использовать поляризацию световых лучей для навигационных целей, особенно если солнце находится за горизонтом (на закате или рассвете) или скрыто за облаками или деревьями (Brines, Gould, 1982).

В отличие от самого солнца, траектория которого обычно пересекает горизонт не строго под углом в 90° и может быть сокращена для наблюдателя особенностями местности, во время истинного захода и восхода солнца на небе появляется полоса максимальной поляризации света, проходящая через зенит и перпендикулярная линии горизонта. Во время весеннего и осеннего равноденствия пересечение полосы максимальной поляризации от закатного и от рассветного солнца с горизонтом совпадает с осью север–юг, так что информацию о положении этих полос на восходе и на закате поляризованного света можно было бы использовать как независимую компасную систему. Во все остальное время года пересечение полосы максимальной поляризации с горизонтом на восходе происходит симметрично аналогичной полосе максимальной поляризации на закате относительно оси север – юг (рис. 3). Рахель Мухайм с соавторами (Muheim et al., 2006) предположили, что если бы птицы могли находить биссектрису угла между этими полосами, то они обладали бы отдельной компасной системой, которая бы не зависела ни от других компасов, ни от географического положения, ни от условий среды (рис. 3). В настоящее время эта гипотеза не подтверждена. Несмотря на ее простоту и логичность, данных о том, что птицы действительно пользуются этим механизмом определения сторон света, нет (Wiltschko et al., 2008).

Несмотря на то, что возможность ориентации по солнцу даже в пасмурную погоду была описана на пчелах еще в середине прошлого века (Frisch, 1967), первые опыты, доказывающие использова-

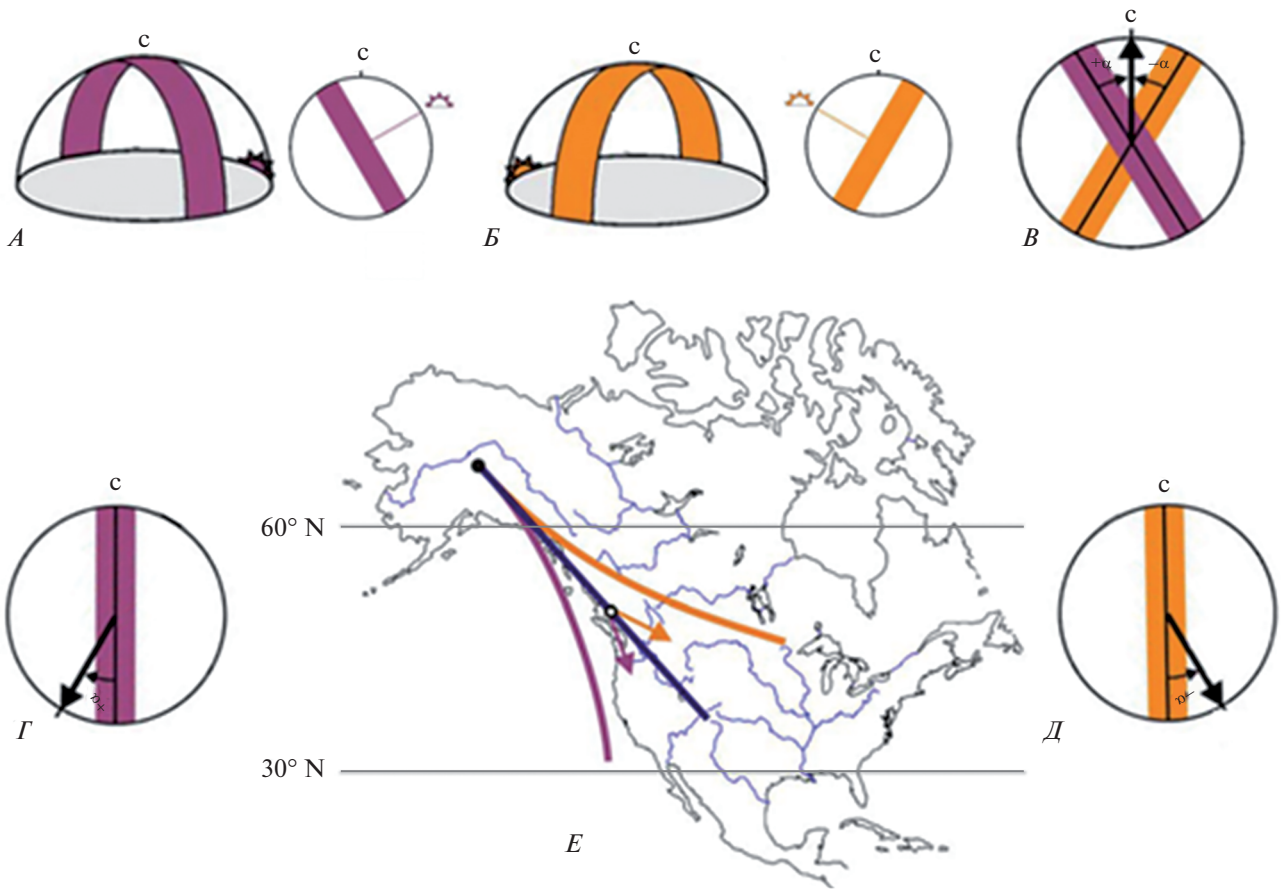

Рис. 3. Схематичная иллюстрация гипотезы использования мигрирующими птицами в качестве компасной системы поляризованного солнечного света на восходе и закате (по: Muheim et al., 2006). *А* – расположение полосы максимальной поляризации света на восходе; *Б* – расположение полосы максимальной поляризации света на закате; *В* – гипотетическое получение оси север–юг путем вычисления средней между полосой максимальной поляризации на восходе и на закате; *Г, Д* – гипотеза использования в качестве компасного направления расположения полосы максимальной гибридизации на восходе (*Г*) и закате (*Д*) относительно оси север–юг, выученной ранее (как на рис. *В*); *Е* – предполагаемые пути миграции саванных овсянок (*P. s. sandwichensis*), использующих разные стратегии калибровки своих компасов. Синяя центральная линия – путь птицы, использующей калибровку, полученную путем вычисления средней между полосой максимальной поляризации на восходе и на закате (как на рис. 3*В*). Фиолетовая нижняя линия – путь птицы, использующей калибровку только от восхода солнца (как на рис. 3*Г*). Оранжевая верхняя линия – путь птицы, использующей калибровку только от захода солнца (как на рис. *Д*); с – географический север.

ние поляризованного света птицами, появились значительно позже – сначала на голубях (Kreithen, Keeton, 1974), затем и на мигрирующих птицах (Moore, 1985; Able, 1989). Если первые опыты представляли собой обучение голубей распознаванию поляризованного света, то в случае с мигрирующими птицами использовались либо поляризационные фильтры (Muheim et al., 2006), либо конфликт магнитной информации, создаваемой внутри т.н. магнитных колец (Mouritsen, 2013) и зрительной информации от закатного неба (Bingman, Wiltschko, 1988; Cochran et al., 2004; Chernetsov et al., 2011). На сегодняшний день имеется большой объем противоречивых данных по конфликту этих компасов (см. обзор Liu, Chernetsov, 2012; Pakhomov, Chernetsov, 2020). Согласно имеющимся данным, информация по приоритету магнитного или солнечно-поляризационного компасов является видоспецифичной, если не популяционно-специфичной (Чернецов, 2016). Так, например, американские дрозды из рода *Catharus* калибруют свой магнитный компас по информации от закатного солнца (Cochran et al., 2004), в то время как певчие дрозды (*Turdus philomelos*) – нет (Chernetsov et al., 2011).

ЗВЕЗДНЫЙ КОМПАС

Вдохновленный открытием Крамера солнечного компаса у птиц и методологией самой работы, другой немецкий исследователь, Эдгар Густав Франц Зауэр, в конце 1950-х годов начинает проводить ориентационные эксперименты с мигри-

рующими ночью птицами. Зауэр работал сначала под естественным ночным звездным небом (Sauer, 1957), а затем в планетарии, открыв таким образом саму возможность изучения влияния различных параметров ночного неба на поведение птиц в контролируемых и регулируемых условиях (Sauer, Sauer, 1960). Нельзя не отметить, что работы Зауэра выполнены на единичных особях (эксперименты 1958 г. – всего на двух садовых славках (*Sylvia borin*) и трех славках-черноголовках (*Sylvia atricapilla*)), без учета возможного влияния магнитного поля на ориентацию, и, следовательно, содержат ряд недоказанных допущений и утверждений. Так, он предполагал, что отсутствие ночной миграционной активности птиц в беззвездные ночи доказывает исключительную важность звезд. После того, как было установлено влияние геомагнитного поля на ориентацию птиц (Wiltschko, Merkel, 1966; Wiltschko, Wiltschko, 1972) и, в частности, значение света для работы магнитного компаса (Mouritsen, 2018) стало ясно, что общая картина намного сложнее.

Работы Зауэра вызвали критику и у современников (Wallraff, 1960; Emlen, 1967, 1967a со ссылкой на сообщения P. H. Klopfer, K. Schmidt-Koenig, A. Wolfson), в результате которой стало понятно, что эксперименты под звездным небом нуждаются в тщательной перепроверке. С середины 1960-х гг. американец Стивен Эмлен начинает ряд кропотливых исследований, многие из которых стали классическими. Для начала автор усовершенствовал модель круглой клетки Крамера (Emlen, Emlen, 1966). Клетка была уменьшена в размерах и приобрела коническую форму, на ее дне была установлена подушечка с чернилами. Птица, находящаяся в миграционном состоянии, прыгала на стенки конуса, покрытые бумагой, и оставляла на ней следы от лап, полученные при этом результаты потом можно было статистически обработать. Большинство лабораторных экспериментов по ориентации и навигации птиц до сих пор проводятся в этих клетках, так называемых конусах Эмлена, с различными модификациями – использование вместо чернил побеленной или иной бумаги, видео регистрации активности птицы в конусе, вариации размеров конуса и другие (Bianco et al., 2016).

Эмлен первым провел эксперимент, показавший существование звездного компаса у индиговых овсянковых кардиналов (*Passerina cyanea*) (Emlen, 1967, 1967a). Отловленных во время осенней миграции птиц на время тестов сажали в конуса Эмлена, расположенные под звездным небом планетария. В результате были получены контрольные направления птиц, соответствующие их ориентации под естественным звездным небом, после чего птицам было предъявлено “перевернутое небо”, с измененной на 180° осью север–юг (т.е. Полярная звезда, которая обычно находится над северной точкой горизонта в северном полушарии, была расположена на юге). Птицы изменили направление своей ориентации также на 180°, несмотря на то, что магнитное поле осталось без изменений.

В дальнейшем наличие у птиц звездного компаса было неоднократно подтверждено в различных лабораториях при разнообразных магнитных условиях. Важнейшим доказательством существования звездного компаса на сегодняшний день являются тесты в вертикальном магнитном поле, т.е. не несущем магнитной компасной информации. В вертикальном поле под звездами ночного неба или планетария эксперименты проводили на черноголовых славках (Viehmann, 1982), садовых славках (Wiltschko et al., 1987), саванных овсянках (*Passerculus sandwichensis*) (Bingman, 1983), мухоловках-пеструшках (*Ficedula hypoleuca*) (Bingman, 1984), обыкновенных горихвостках (*Phoenicurus phoenicurus*) (Mouritsen, 1998), зарянках (*Erithacus rubecula*) (Pakhomov et al., 2017).

Следующий вопрос, вставший перед исследователями, – каков механизм работы звездного компаса. Видимым следствием вращения Земли является движение всех звезд и созвездий ночного неба со скоростью 15° в час, кроме Полярной звезды, расположенной над осью вращения Земли и потому кажущейся с Земли неподвижной. В связи с этим есть три гипотетических варианта работы звездного компаса у птиц. Первый – птицы ориентируются относительно конкретных созвездий и, в связи с изменением их положения на небе в течение ночи, изменяют направление своей ориентации вслед за этими звездами или же мигрируют строго в определенный промежуток времени. Впрочем, путем проверки ориентации птиц в разное время ночи под неподвижным (не вращающимся) небом в планетарии было показано, что птицы во всех случаях выбирают направление, соответствующее сезонному направлению миграции свободно мигрирующих птиц (Emlen, 1967).

Второй вариант логически связан с первым – птицы используют звездный компас, зависимый от времени. Т.е. предполагается, что птица неким образом соотносит время и характерное для данного времени местоположение звезды/созвездия на небе, а затем делает “поправку” на время в курсе своего полета, аналогично описанному выше механизму работы солнечного компаса.

Однако полностью доказанным является третий вариант работы звездного компаса птиц, согласно которому ориентация мигрирующих птиц по звездам не зависит от времени ночи (Pakhomov et al., 2017). Еще ранние эксперименты со смещением звездного неба планетария на разное количество часов показывали способность индиговых

овсянковых кардиналов, независимо от транслируемого им часа ночи, ориентироваться в направлении, характерном для данного сезона миграции (Emlen, 1967). Такой же результат был получен позднее на большем количестве мухоловок-пеструшек и славок-черноголовок. Эти птицы в течение 11 часов наблюдали неподвижное небо планетария, настроенного на полтретьего ночи, и все равно сохраняли способность ориентироваться в естественном направлении миграции (Mouritsen, Larsen, 2001). Наконец, зарянки, суточный ритм которых в условиях искусственного фотопериода был смещен на 4 часа вперед, успешно выбирали направление осенней миграции под естественным ночным небом без доступа к компасной магнитной информации (в вертикальном магнитном поле, Pakhomov et al., 2017).

Какую именно ориентационную информацию получают птицы от звездного неба? Для ориентации по звездам человек находит Полярную звезду, неподвижно расположенную над осью вращения Земли и, следовательно, предоставляющую ось север–юг. Неудивительно поэтому, что первый исследователь звездного компаса у птиц тоже начал с теста гипотезы ориентации птиц по Полярной звезде (Emlen, 1967). Однако уже первые эксперименты показали, что взрослые птицы, находящиеся в планетарии с выключенной Полярной звездой, прекрасно ориентируются. Включение и выключение в планетарии разных созвездий по отдельности (Большой Медведицы и Кассиопеи), а также Млечного пути не повлияло на возможность птиц использовать звездный компас (Emlen, 1967). При этом описанные эксперименты не подчеркивают незначимую роль этих созвездий и звезд в работе звездного компаса, а говорят о том, что даже в отсутствие упомянутых звезд птицы могут получать информацию, необходимую для успешной ориентации.

К тому же стало очевидным, что птицам важна возможность воспринимать рисунок созвездий относительно оси вращения звездного неба (совпадающей в настоящее время с Полярной звездой). Эмлен показал, что если птенцов индиговых овсянковых кардиналов выращивать под звездным небом планетария, вращающимся вокруг звезды Бетельгейзе (α Ориона), то с наступлением осеннего миграционного состояния они будут ориентироваться на юг именно от Бетельгейзе даже под естественным ночным небом, вращающимся уже вокруг Полярной звезды (Emlen, 1970, 1975). Уже сформированный под вращающимся звездным небом звездный компас взрослых птиц больше не нуждается во вращении, т.е. птицы могут ориентироваться и под неподвижными звездами планетария (Emlen, 1970; Wiltschko et al., 1987, Weindler et al., 1997, Mouritsen, Larsen, 2001).

В дальнейшем в ряде работ было продемонстрировано, что для успешного функционирования звездного компаса птицам вообще не обязательно наблюдать вращение именно созвездий – вполне достаточно 16 светящихся точек на черном фоне, причем даже без центральной точки, выполняющей роль “Полярной звезды” (Wiltschko et al., 1987; Alert et al., 2015). Соответственно, у молодых особей нет никакого врожденного знания про то, как должны выглядеть звезды, важно именно расположение звезд (или светящихся точечных объектов) относительно центра вращения и, возможно, относительно друг друга. Для птиц это имеет огромное эволюционное значение, т.к. один раз в течение нескольких тысяч лет происходит очередная смена одной звезды прецессионного круга, указывающей на север, на другую. Сейчас на север указывает Полярная звезда, а через 2000 лет будет Альраи (γ Цефея), что не помешает птицам успешно совершать свои ночные миграции.

Несколько кропотливых исследований было проведено по изучению деталей способности птиц к обучению распознавать ось вращения неба. Работы были выполнены на голубях, не являющихся мигрирующими птицами, зато способных к эффективному обучению в лабораторных условиях (Alert et al., 2015). После соответствующей тренировки голуби были в состоянии выбирать центр вращения экрана со светящимися точками, статистически достоверно отличающийся от центра массы изображения. Такие факторы, как разная плотность светящихся точек, различные комбинации точечных кластеров, точки рядом с центром вращения и дополнительные неподвижные точки, в конечном счете, не влияли на способность правильного выбора птицами центра вращения. Однако во всех экспериментах голуби справлялись с заданием только при скорости вращения экрана, не превышающей 5.6° в секунду (естественное вращение звездного неба составляет 360° в час, или 0.0042° в секунду). В настоящее время у голубей не известны зрительные нейроны, регистрирующие скорости больше 0.25° в секунду (Wolf-Oberhollenzer, Kirschfeld, 1994), да и те распознают не движения объектов относительно тела птицы, а движение самой птицы (Frost, 2010). Не исключено, что голуби могли бы использовать серию последовательных мгновенных снимков (snapshot), сопоставляя которые они вычисляли бы центр вращения экрана (Alert et al., 2015). Есть исследование, показывающее наличие зрительной памяти у голубей для пространственной ориентации (Pecchia et al., 2011), однако не понятно, можно ли экстраполировать эти результаты на звездное небо и функционирование звездного компаса. К тому же и сами эксперименты, выполненные на удобном для лаборатории модельном объекте, голубе, все же не равнозначны работе с мигрирующими пти-

цами. Таким образом, в настоящее время нейрофизиологические основы работы звездного компаса остаются неизвестными не только у голубей, но и у диких птиц (Mouritsen et al., 2016).

Также остаются без ответа и некоторые вопросы онтогенеза обучения мигрирующих птиц ориентации по звездам. Не проверено утверждение, кочующее из статьи в статью еще со времен классических работ Эмлена, что молодые особи учатся распознавать вращение звездного неба только до своей первой миграции. Неизвестно, могут ли они научиться этому на более поздних этапах онтогенеза, например, весной следующего года. Если мигрирующие птицы могут научиться звездной ориентации весной, значит, это именно обучение, а не импринтинг, который может успешно пройти только в определенном возрасте. До конца не ясно и то, сколько времени нужно наблюдать это вращение птенцам. В большинстве экспериментов птенцы наблюдали вращающееся ночное небо две недели и больше – 1 месяц (Emlen, 1967, 1970; Wiltschko et al., 1987), 22 ночи (Able, Able, 1990), 7 недель (Prinz, Wiltschko, 1992) и 14 ночей (Weindler et al., 1995). Была предпринята только одна попытка установить минимальный срок экспозиции под звезды (Michalik et al., 2014). Зарянкам для формирования и успешной работы звездного компаса было недостаточно наблюдать вращение имитации звездного неба в течение одной или 7 ночей. Однако в случае, когда им предоставляли возможность наблюдать вращение имитации звездного неба в течение 21 ночи, они показывали нормальное ориентационное поведение.

Интересный момент заключается в том, что видимое вращение звездного неба предоставляет птицам лишь ось, относительно которой они могут ориентироваться, но непонятно, каким именно образом они выбирают направление этой оси, полярно меняющееся в следующий сезон миграции.

На сегодняшний момент имеется большой объем противоречивых данных по конфликту звездного и магнитного компасов (обзор Liu, Chernetsov, 2012), видоспецифичных, как и в случае с калибровкой магнитного и солнечного компасов.

ОРИЕНТАЦИЯ ПО ЛУНЕ И ДРУГИМ АСТРОНОМИЧЕСКИМ ТЕЛАМ

Гипотетическое использование Луны в качестве компаса осложняется тем, что во время лунного месяца она не всегда видна на небе, восходит и заходит каждый день позднее и восточнее и изменяет свою форму. В настоящее время показано использование луны и лунного поляризованного света для ориентации и навигации только у насекомых и ракообразных. Так, навозный жук *Scarabaeus zambesianus* использует очень слабо поляризованный свет от луны для построения ровной траектории катящегося навозного шарика (Dacke et al., 2003), а морские блохи *Talitrus saltator* – саму луну для нахождения кратчайшего пути от воды к суше (Papi, 1960). Упоминания об использовании луны в качестве ориентира у птиц встречаются лишь в самых ранних работах по изучению ориентации и навигации (Matthews, 1963), когда методологический аппарат разделения магнитного компаса и других компасных систем был еще не разработан. Более того, эксперименты по изучению ориентации и навигации птиц, наоборот, не проводятся в лунные ночи, в связи с описанным Эмленом явлением фототаксиса у ночных мигрантов, т.е. птица прыгает в более освещенный сектор клетки, а не туда, куда ее побуждало бы ночное миграционное беспокойство (Emlen, 1967 со ссылкой на эксперименты 1964 года). Наш опыт также подтверждает существование фототаксиса, который в разной степени развит у разных видов ночных мигрантов.

Для одного вида жуков из рода скарабеи – *Scarabaeus satyrus* – известна ориентация по Млечному пути (Dacke et al., 2013). Относительно него скарабеи катят навозные шарики по прямой траектории в разные стороны от навозной кучи, чтобы избежать конкуренции. Для птиц использование Млечного пути не доказано.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сегодняшний день принято считать ориентационную систему мигрирующих птиц избыточной (Чернецов, 2016; Chernetsov, 2017). Одних только компасных систем у птиц три – солнечная, звездная и магнитная.

Некоторыми исследователями солнечный компас, вместе со звездным, противопоставляется магнитному компасу (Wiltschko, Wiltschko, 2015). Действительно, магнитный компас является врожденным и пригодным для круглосуточного использования (Mouritsen, 2013), в то время как ориентации по солнцу и звездам птицы должны учиться в онтогенезе, наблюдая вращение небесных светил и некоторым образом обрабатывая эту информацию (Emlen, 1970; Wiltschko et al., 1981). Для успешной работы солнечного и звездного компасов необходим лишь зрительный анализатор, а для магнитного компаса нужна отдельная магниторецепторная сенсорная система (Кишкинёв, Чернецов, 2014). Несмотря на все это, правомерность такого объединения солнечного и звездного компасов в единую небесную компасную систему не подтверждена и не опровергнута. Существенным аргументом против этого слияния служит тот факт, что солнечный компас зависит от чувства времени птицы, а звездный независим от него и может успешно использоваться, да-

же если внутренние часы рассинхронизированы с внешним фотопериодом (Pakhomov et al., 2017).

Понятен все более возрастающий интерес к теме использования птицами магнитного поля Земли – помимо того, что у человека не выражена сама возможность к магниторецепции, у нас до сих пор нет четкого понимания механизма работы рецептора птиц для компасной магнитной информации и не описан рецептор для магнитной карты как таковой (Mouritsen, 2013; 2018). Однако на сегодняшний день все еще ожидает своего исследователя ряд фундаментальных вопросов об устройстве астрономических компасных систем птиц. Так как все работы по ориентации птиц по звездам проводились в Северном полушарии, наличие и механизмы работы звездного компаса в Южном полушарии не описаны. Есть еще множество белых пятен в наших знаниях об онтогенезе звездного компаса птиц; отсутствие навигации по звездам до конца не доказано. Вероятно, для понимания когнитивных механизмов, лежащих в основе восприятия птицами информации от небесных светил, нам потребуется более глубокое понимание устройства всего мозга птицы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.Л. Мухину, Н.В. Анашиной, А.В. Грабовскому и анонимному рецензенту, чьи замечания помогли улучшить рукопись.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (18-04-00265 и 20-34-90002) и участии Зоологического института РАН (госзадание АААА-А19-119021190073-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дольник В.Р., 1973. Астрономическая ориентация птиц // Ориентация и территориальные связи популяций птиц. Рига: Зинатне. С. 14–61.

Дольник В.Р., 1975. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 398 с.

Кац Е.Б., Михельсон Х.А., 1978. Влияние изменения направления звездного и магнитного меридианов на ориентацию зарянок в круглых клетках в планетарии // Ориентация птиц. Рига: Зинатне. С. 180–193.

Кишкинёв Д.А., Чернецов Н.С., 2014. Магниторецепторные системы у птиц: обзор современных исследований // Журнал общей биологии. Т. 75. № 2. С. 104–123.

Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. Л. 233 с. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 230).

Чернецов Н.С., 2016. Ориентация и навигация мигрирующих птиц // Зоологический журнал. Т. 95. № 2. С. 128–146.

Able K.P., 1989. Skylight polarization patterns and the orientation of migratory birds // Journal of Experimental Biology. V. 141. P. 241–256.

Able K.P., Able M.A., 1990. Ontogeny of migratory orientation in the Savannah sparrow, *Passerculus sandwichensis*: Calibration of the magnetic compass // Animal Behaviour. V. 39. № 5. P. 905–913.

Able K.P., Cherry J.D., 1986. Mechanisms of dusk orientation in white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*): clock-shift experiments // Journal of Comparative Physiology. V. 159. P. 107–113

Albus H., Vansteensel M.J., Michel S., Block G.D., Meijer J.H., 2005. A GABAergic mechanism is necessary for coupling dissociable ventral and dorsal regional oscillators within the circadian clock // Current Biology. V. 15. P. 886–893.

Alert B., Michalik A., Helduser S., Mouritsen H., Gunturkun O., 2015. Perceptual strategies of pigeons to detect a rotational center – a hint for star compass learning? // PLoS ONE. V. 10. № 3. P. e0119919.

Bianco G., Ilieva M., Veiback C., Ofj K., Gadomska A., Hendeby G., Felsberg M., Gustafsson F., Åkesson S., 2016. Emlen funnel experiments revisited: methods update for studying compass orientation in songbirds // Ecology and Evolution. V. 6. № 19. P. 6930–6942.

Bingman V.P., 1983. Importance of Earth's magnetism for the sunset orientation of migratory naïve savannah sparrows // Monitoro Zoologico Italiano. V. 17. P. 395–400.

Bingman V.P., 1984. Night sky orientation of migratory pied flycatchers raised in different magnetic fields // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 15. P. 77–80.

Bingman V.P., Gagliardo A., 2006. Of birds and men: convergent evolution in hippocampal lateralization and spatial cognition // Cortex. V. 42. P. 99–100

Bingman V.P., Wiltschko W., 1988. Orientation of dunnocks (*Prunella modularis*) at sunset // Ethology. V. 77. P. 1–9.

Brines M.L., Gould J.L., 1982. Skylight polarization patterns and animal orientation // Journal of Experimental Biology. V. 96. P. 69–91.

Budzynski C.A., Dyer F.C., Bingman V.P., 2000. Partial experience with the arc of the sun is sufficient for all-day sun compass orientation in homing pigeons, *Columba livia* // Journal of Experimental Biology. V. 203. P. 2341–2348.

Cassone V.M., Westneat D.F., 2012. The bird of time: cognition and the avian biological clock // Frontiers in Molecular Neuroscience. V. 5. P. 32.

Chernetsov N., 2017. Compass systems // Journal of Comparative Physiology. V. 203. P. 447–453.

Chernetsov N., Kishkinev D., Kosarev V., Bolshakov C.V., 2011. Not all songbirds calibrate their magnetic compass from twilight cues: a telemetry study // Journal of Experimental Biology. V. 214. № 15. P. 2540–2543.

Cochran W.W., Mouritsen H., Wikelski M., 2004. Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues // Science. V. 304. № 5669. P. 405–408.

Dacke M., Baird E., Byrne M., Scholtz CH., Warrant E.J., 2013. Dung beetles use the Milky Way for orientation // Current Biology. V. 23. P. 298–300.

Dacke M., Nordström P, Scholtz C.H., 2003. Twilight orientation to polarised light in the crepuscular dung beetle *Scarabaeus zambesianus* // Journal of Experimental Biology. V. 206. P. 1535–1543.

Duff S.J., Brownlie L.A., Sherry D.F., Sangster M., 1998. Sun compass and landmark orientation by black-capped chickadees (*Parus atricapillus*) // Journal of Experimental Biology. V. 24. P. 243–253.

Emlen S.T., 1967. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part I: Evidence of use of celestial cues // Auk. V. 84. № 3. P. 309–341.

Emlen S.T., 1967a. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part II: Mechanism of celestial orientation // Auk. V. 84. № 4. P. 463–489.

Emlen S.T., 1970. Celestial rotation: its importance in the development of migratory orientation // Science. V. 170. № 3963. P. 1198–1201.

Emlen S.T., 1975. The stellar-orientation system of a migratory bird // Scientific American. V. 233. P. 102–111.

Emlen S.T., Emlen J.T., 1966. A technique for recording migratory orientation in captive birds // Auk. V. 84. P. 300–342.

Foster J.J., Smolka J., Nilsson D-E., Dacke M., 2018. How animals follow the stars // Proceedings of the Royal Society B. V. 285. P. 20172322.

Frisch K., 1967. The Dance Language and Orientation of Bees. Cambridge, Harvard University Press.566 p.

Frost B.J., 2010. A taxonomy of different forms of visual motion detection and their underlying neural mechanisms // Brain Behavior and Evolution. V. 75. P. 218–35.

Gagliardo A., 2013. Forty years of olfactory navigation in birds // Journal of Experimental Biology. V. 216. № 12. P. 2165–2171.

Guilford T., Taylor GK., 2014. The sun compass revisited // Animal Behaviour. V. 97. P. 135–143.

Keeton W.T., 1979. Avian orientation and navigation: a brief overview // British Birds. V. 72. P. 451–470.

Kishkinev D., Chernetsov N., Mouritsen H., 2010. A double-clock or jetlag mechanism is unlikely to be involved in detection of east–west displacements in a long-distance avian migrant // Auk. V. 127. № 4. P. 773–780.

Kramer G., 1950. Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren // Naturwissenschaften. № 37. S. 377–378.

Kramer G., 1952. Experiments on bird orientation // Ibis. V. 94. P. 265–285.

Kramer G., 1957. Experiments in bird orientation and their interpretation // Ibis. V. 99. № 2. P. 196–227.

Kramer G., 1961. Long-distance orientation // Biology and Comparative Physiology of Birds. New York, London: Academic Press. P. 341–371.

Kreithen M.L., Keeton W.T., 1974. Detection of polarized light by the homing pigeon, *Columba livia* // Journal of Comparative Physiology. V. 89. P. 83–92

Liu X., Chernetsov N., 2012. Avian orientation: multi-cue integration and calibration of compass systems // Chinese Birds. V. 3. № 1. P. 1–8.

Matthews G.V.T., 1951. The experimental investigation of navigation in homing pigeons // Journal of Experimental Biology. V. 28. № 4. P. 508–536.

Matthews G.V.T., 1951a. The sensory basis of bird navigation // Journal of Institute of Navigation. V. 4. P. 260–75.

Matthews G.V.T., 1953. Sun navigation in homing pigeons // Journal of Experimental Biology. V. 30. № 2. P. 243–267.

Matthews G.V.T., 1963. The astronomical basis of "nonsense" orientation // Proceedings of XIIIth International Ornithological Congress. Ithaca, N.Y. P. 415–429.

McDonald D.L., 1972. Some aspects of the use of visual cues in directional training of homing pigeons // Animal orientation and navigation. Galler S.R., Schmidt-Koenig K., Jacobs G.J., Belleville R.E. (eds). NASA Technical Report SP-262. P. 293–304.

Merkel F.W., Fromme H.G., 1958. Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) // Naturwissenschaften. Bd. 45 S. 499–500.

Michalik A., Alert B., Engels S., Lefeldt N., Mouritsen H., 2014. Star compass learning: how long does it take? // Journal of Ornithology. V. 155. № 1. P. 225–234.

Moore F.R., 1982. Sunset and the orientation of a nocturnal bird migrant: a mirror experiment // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 10. P. 153–155.

Moore F.R., 1985. Integration of environmental stimuli in the migratory orientation of the Savannah sparrow, *Passerculus sandwichensis* // Animal Behaviour. V. 33. № 2. P. 654–663.

Mouritsen H., 1998. Redstarts, *Phoenicurus phoenicurus*, can orient in a true-zero magnetic field // Animal Behaviour. V. 55. P. 1311–1324

Mouritsen H., 2013. The magnetic senses // Neurosciences – from molecule to behavior. A university textbook. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 427–443.

Mouritsen H., 2018. Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals // Nature. V. 558. № 7708. P. 50–59.

Mouritsen H., Heyers D., Güntürkün O., 2016. The neural basis of long-distance navigation in birds // Annual Review of Physiology. V. 78. P. 133–154.

Mouritsen H., Larsen O.N., 2001. Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass // Journal of Experimental Biology. V. 204. № 22. P. 3855–3865.

Muheim R., Phillips J.B., Akesson S., 2006. Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds // Science. V. 313. № 5788. P. 837–839.

Papi F., 1960. Orientation by night: the moon // Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. V. 25. P. 475–480.

Pakhomov A., Anashina A., Chernetsov N., 2017. Further evidence of a time-independent stellar compass in a night-migrating songbird // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 71. P. 48.

Pakhomov A., Chernetsov N., 2020. A hierarchy of compass systems in migratory birds // Biological Communications. V. 65. № 3. P. 262–276.

Pecchia T., Gagliardo A, Vallortigara G., 2011. Stable panoramic views facilitate snap-shot like memories for spatial reorientation in homing pigeons // PLoS ONE. V. 6. № 7. P. e22657.

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. 46. № 1. P. 1–37.

Piggins H.D., Loudon A., 2005. Circadian biology: clocks within clocks // Current Biology. V. 15. № 12. P. 455–457.

Prinz K., Wiltschko W., 1992. Migratory orientation of pied flycatchers: interaction of stellar and magnetic information during ontogeny // Animal Behaviour. V. 44. P. 539–545.

Sauer F., 1957. Die Sternenorientierung nächtlich ziehender Grasmucken (*Sylvia atricapilla, borin* und *curruca*) // Zeitschrift für Tierpsychologie. Bd. 14. H. 1. S. 29–70.

Sauer E.G.F., Sauer E.M., 1960. Star navigation of nocturnal migrating birds. The 1958 planetarium experiments // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. V. 25. P. 463–473.

Schmidt-Koenig K., 1958. Experimentelle Einflußname auf die 24-Stunden-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens // Zeitschrift für Tierpsychologie. Bd. 15. H. 3. S. 301–331.

Schmidt-Koenig K., 1990. The sun compass // Experientia. V. 46. № 4. P. 336–342.

Viehmann W., 1982. Interrelation of magnetic compass, star orientation, and the sun in the orientation of Blackcaps and Robins // Avian Navigation. P. 59–67. Proc. Life Science. Berlin, Heidelberg. New York: Springer Verlag.

Wallraff H.G., 1960. Does celestial navigation exist in animals? // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. V. 25. P. 451–461.

Weindler P., Baumetz M., Wiltschko W., 1997. The direction of celestial rotation influences the development of stellar orientation in young garden warblers (*Sylvia borin*) // Journal of Experimental Biology. V. 200. P. 2107–2113.

Weindler P., Beck W., Liepa V., Wiltschko W., 1995. Development of migratory orientation in pied flycatchers in different magnetic inclinations // Animal Behaviour. V. 49. P. 227–234.

Wiltschko W., Balda R.P., 1989. Sun compass orientation in seed-caching scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) // Journal of Comparative Physiology A. V. 164. P. 717–721.

Wiltschko W., Daum P., Fergenbauer-Kimmel A., Wiltschko R., 1987. The development of the star compass in garden warblers, *Sylvia borin* // Ethology. V. 74. P. 285–292.

Wiltschko W., Merkel F.W., 1966. Orientierung zugunruhiger Rotkehlchen im statischen Magnetfeld // Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft. P. 362–367.

Wiltschko R., Nohr D., Wiltschko W., 1981. Pigeons with a deficient sun compass use the magnetic compass // Science. V. 214. P. 343–345.

Wiltschko W., Wiltschko R., 1972. Magnetic compass of European Robins // Science. V. 176. № 4030. P. 62–64.

Wiltschko R., Wiltschko W., 1980. The process of learning sun compass orientation in young homing pigeons // Naturwissenschaften. V. 67. P. 512–514.

Wiltschko R., Wiltschko W., 2015. Avian navigation: a combination of innate and learned mechanisms // Advances in the Study of Behavior. V. 47. P. 229–310.

Wiltschko R., Munro U., Ford H., Wiltschko W., 2008. Response to the comments by R. Muheim, S. Akesson, and J.B. Phillips to our paper "Contradictory results on the role of polarized light in compass calibration in migratory songbirds" // Journal of Ornithology. V. 149. № 4. P. 663–664.

Wiltschko R., Walker M., Wiltschko W., 2000. Sun-compass orientation in homing pigeons: compensation for different rates of change in azimuth? // Journal of Experimental Biology. V. 203. P. 889–894.

Wiltschko W., Wiltschko R., Keeton W.T., 1976. Effects of a "permanent" clock-shift on the orientation of young homing pigeons // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 1. P. 229–243.

Wiltschko W., Wiltschko R., Keeton W.T., 1984. The effect of a "permanent" clock-shift on the orientation of experienced homing pigeons in experiments in Ithaca, New York. Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 15. P. 263–272.

Wolf-Oberhollenzer F., Kirschfeld K., 1994. Motion sensitivity in the nucleus of the basal optic root of the pigeon // Journal of Neurophysiology. V. 71. P. 1559–1573.

CELESTIAL ORIENTATION IN BIRDS

A. D. Zolotareva[1, *], N. S. Chernetsov[1, 2, **]

[1]*Rybachiy Biological Station, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Rybachiy 238535, Kaliningrad Region, Russia*

[2]*St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia*

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

***e-mail: nikita.chernetsov@gmail.com*

Migratory birds need different compass systems for successfully migrating in their season-specific and species-specific directions. The first compass systems to be revealed were the sun and the star compasses, but after the discovery of a magnetic compass, emphasis has very much shifted towards that latter system. The sun compass and the star compass sometimes are lumped under the umbrella of a celestial system, which is opposed to the magnetic compass; however, this viewpoint remains debatable. To use the sun compass, the birds are to be able to compensate for the uneven sun movement during the day, i.e. to use their inner clocks. Because of this unevenness, as well as both seasonal and regional unevenness of the sun movement, that migrating birds are believed not to use a sun compass during their large-scale movements. The birds also might use the polarized light pattern of the sun from the sunrise and the sunset to calibrate other compass systems. Unlike a sun compass, an avian star compass is time-independent. Neither a sun nor a star compass is innate; they both need to be learned. Birds are assumed to learn the form of the sun arch during the first weeks of their life and the rotation of the stellar sky around the Polaris before their first migration. The usage of the moon as a celestial compass cue is unlikely.

Keywords: birds, migration, orientation, star compass, sun compass, polarized light

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 3, с. 344–360

УДК [591.16:599.735.3(571.511)]:574.91

РЕАЛИЗОВАННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ТАЙМЫРСКИХ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ (*RANGIFER TARANDUS*) ПЯСИНСКИХ МИГРАЦИОННЫХ ПОТОКОВ В РЕПРОДУКТИВНОМ ЦИКЛЕ 2006–2007 гг.

© 2021 г. А. М. Шапкин[a], *, Н. С. Суханова[b], **

[a]*Научно-исследовательский институт сельского хозяйства и экологии Арктики – филиал Красноярского научного центра СО РАН, Норильск, 663302 Россия*

[b]*ФГБНУ "Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова", Киров, 610035 Россия*

**e-mail: anatoliy-shapkin@rambler.ru*

***e-mail: nat55209@yandex.ru*

Поступила в редакцию 06.06.2019 г.
После доработки 14.05.2020 г.
Принята к публикации 16.05.2020 г.

Представлены результаты размножения локальных миграционных потоков диких северных оленей в среднем течении р. Пясина на границе Западного и Центрального Таймыра (71°30′–71°43′ с.ш.) в постнатальный период 2007 г. Результаты сравнительного анализа размножения в двух различных потоках показали, что меньшая плодовитость выявлена среди оленей пуропясинской ветви. В их "маточных" стадах зафиксировано снижение воспроизводства: на 100 взрослых самок приходилось 47 телят. У второй локальной ветви – тарейско-пясинских диких оленей – этот показатель составил 64 теленка на 100 половозрелых самок. Тем не менее в обоих исследованных потоках (n = 546), с разными значениями яловости в разных возрастных группах, в размножении участвовали животные всех репродуктивных возрастов от двух до 16 лет. Однако максимальный репродуктивный вклад принадлежал наиболее многочисленному высокопродуктивному поколению 7-летних самок.

Ключевые слова: Rangifer tarandus, миграционные потоки, таймырская популяция, самка, плодовитость, яловость, репродуктивный цикл

DOI: 10.31857/S0044513421030107

В локальных группировках природной популяции, как и для разных ландшафтных зон ее популяционного ареала, существуют количественные различия в воспроизводстве в течение годового жизненного цикла (Наумов, 1975). Тем самым устойчивость населения популяции, баланс ее численности будут складываться из тактики сезонного размножения всех репродуктивных групп пространственно обособленных и самостоятельных миграционных потоков разного ранга с различным уровнем пополнения в репродуктивные циклы. У оленьих основным показателем воспроизводства и одним из оценочных критериев стабильности популяции служит доля сеголеток в стадах (Филонов, 1993).

У таймырских тундровых диких северных оленей (*Rangifer tarandus* (L. 1756)), совершающих значительные сезонные миграции в жизненном пространстве тундровых и таежных биогеоценозов Средней Сибири, темпы воспроизводства исходно связаны с емкостью неоднородных местообитаний, с разными сроками достижения половой зрелости животными и их выживаемостью в условиях многомерных факторов среды. На конечные показатели воспроизводства популяции ежегодно влияют и промышленные масштабы легального и браконьерского изъятия (Михайлов и др., 2008; Шапкин, Забелин, 2016). В Канаде, между рекой Макензи и заливом Гудзона, самые катастрофические изменения численности у части популяций карибу, когда рождаемость в стадах не покрывала годовую убыль животных, зафиксированы в 40–50-е годы предыдущего столетия при массовой истребительной охоте местных жителей на мигрировавших на зимние пастбища или на "родовые" участки весной карибу (Clarke, 1940; Banfield, 1954, 1957; Kelsall, 1957, 1960).

При достижении же предельной численности в популяциях оленей нередко под влиянием тех или иных экологических факторов включаются популяционные механизмы саморегуляции численности (Северцов, 1941; Лэк, 1957; Филонов, 1993; Данилкин, 1999). Так, стадо Porcupine (PCH), использующее пастбища континентальной Канады и обширную область на северо-востоке п-ова Аляска (Fancy et al., 1989; Fancy,Whitten, 1991; Whitten et al., 1992; Whitten, 1995), достигло самых высоких значений численности за всю историю на-

блюдений к 1989 г: в этом стаде было учтено 179 тыс. карибу. В июле 1998 г. данное стадо оценено уже в 129 тыс., т.е. стадо РСН уменьшалось ежегодно на 3–4%; к 3 июля 2001 г. в стаде насчитывалось 123052 карибу и с 1998 по 2001 г. поголовье стада сокращалось на 1.5% в год, причем первоначальное снижение стада карибу Porcupine в 1991–1993 гг. исследователи связывают в первую очередь с падением уровня плодовитости взрослых самок и низкой выживаемостью телят (Stephenson, 2005).

Ослабление темпов размножения некоторых стад карибу связывают и с минимальной численностью и невыраженной агрегацией животных: у лесных карибу стада Pen Island, использующих местообитания южного побережья залива Гудзон и к северу от его берегов, летом 2008 и 2009 г. при переписи стада насчитали 3529 и 3304 особей; соотношение потомства в этом стаде после отела составило соответственно 30.4 и 20.7 телят на 100 взрослых особей (Abraham et al., 2012). По сравнению с данными, полученными при аэровизуальном обследовании в 1994 г., тогда в этом же районе обнаружили 10798 карибу (Thompson, Abraham, 1994), численность стада Pen Island за 15–16-летний перерыв между учетами снизилась в 3.06 и в 3.27 раза. По многочисленным наблюдениям за динамикой населения локальных стад карибу на Американском Севере, порог устойчивости стада близок к выживаемости к концу зимы 12–15% телят (Bergerud, 1996). Вместе с тем на особенности воспроизводства малочисленных субпопуляций бореальных карибу влияет и пространственное размещение с повышенной внутривидовой и межвидовой конкуренцией за одни и те же источники питания, как у канадского стада Red Wine в Лабрадоре: пищевые ресурсы территории одновременно используют большое стадо Rivier George, другие мигрирующие тундровые карибу и другие виды копытных. Подобная симпатрия, с точки зрения Schaefer et al. (2001) и Schmelzer et al. (2004), увеличивает интенсивный приток хищников, как и риск, стать добычей охотников (цит. по: Festa-Bianchet et al., 2011, с. 426).

Между тем результаты анализа накопленных материалов спутникового слежения за миграциями животных из 25 локальных популяций карибу континентальной Канады демонстрируют тесную линейную связь между темпами воспроизводства стад и степенью нарушения среды в границах обитания животных. Эта связь свидетельствует о критических изменениях биотопов экосистемы, когда репродуктивное ядро этих популяций карибу может оказаться неспособным к восстановлению прежней численности (Sorensen et al., 2008; Environment Canada 2009) (цит. по: Festa-Bianchet et al., 2011, с. 425). Другим ключевым фактором, негативно влияющим на современное состояние многих популяций карибу, обитающих как в северных, так и в горных районах Канады, считаются колебания погоды с нынешним темпом и трендом климатических изменений, которые, безусловно, могут затронуть и показатели пополнения стад, и показатели выживания всех возрастных групп животных (Festa-Bianchet et al., 2011). Например, размер островной арктической популяции карибу Peary за период между 1980 и 2001 г. уменьшился примерно на 72% (COSEWIC, 2004) (цит. по: Festa-Bianchet et al., 2011; с. 428).

Таким образом, в настоящее время во многих частях циркумполярного ареала данного вида наблюдаются глобальные и синхронные сокращения численности многих локальных стад карибу и северных оленей (Vors, Boyce, 2009) (цит. по: Abraham et al., 2012; с. 270). На севере Средней Сибири в стадах таймырских тундровых диких северных оленей в отдельные репродуктивные циклы, с крайне неблагоприятными условиями существования, какая-то часть половозрелых самок каждого репродуктивного возраста не участвует в размножении (Мичурин, 1964; Колпащиков, Павлов, 2001; Шапкин, 2012). Одновременно другая часть взрослых самок теряет приплод в постнатальный период, и далее их априори относят к не размножавшимся особям (Шапкин, 2016).

По нашим наблюдениям в период 1998–2006 гг. количество яловых самок от 2+ до 15 лет и старше в весенних миграционных потоках диких северных оленей Западного Таймыра варьировало от 12.5 (10-летние) до 40.0% в возрастной группе старше 2-х лет. К августу–сентябрю средние показатели яловости среди всех репродуктивных поколений животных из-за потери потомства достигали 26.0–63.06% (Шапкин, 2016). При этом в популяциях оленей уменьшение рождаемости наряду с большой гибелью молодняка может кардинально замедлить темпы роста популяции, хотя, по мнению Лэка (1957), увеличение смертности, вероятно, имеет гораздо большее значение, чем снижение плодовитости. Вместе с тем ежегодно меняющиеся темпы размножения в миграционных ветвях популяции, различный уровень выживаемости телят в различных потоках и в разных частях ареала в отдельные репродуктивные циклы кардинально изменяют конечные показатели воспроизводства в популяционных группировках таймырских тундровых диких оленей, что отражается и на общем текущем пополнении таймырской популяции. Так, при последнем летнем обследовании миграционных потоков таймырской популяции Бондарем и Колпащиковым (2018) в стадах западнотаймырских ветвей доля телят сеголетков равнялась 27.9%; среди восточнотаймырских диких оленей текущий приплод определен в 12.8%, в верхнетаймырской группировке пополнение составило 19.0%, и в это же самое время у арктических диких северных оленей

шренковской ветви в северной области популяционного ареала доля телят была на уровне 20.5%.

Таким образом, с точки зрения рационального использования охотничьих ресурсов таймырской популяции долговременный мониторинг реализованной плодовитости различных миграционных ветвей и репродуктивных групп таймырских диких оленей может способствовать более объективной оценке успеха размножения миграционных потоков в конкретном репродуктивном цикле. Безусловно, это будет повышать точность стратегических прогнозов величины годичного прироста стада, как и оценку демографической жизнестойкости интенсивно эксплуатируемых группировок этой природной промысловой популяции.

Цель настоящего исследования – изучение возрастной плодовитости диких оленей различных пясинских миграционных потоков и определение величины реального пополнения этой части таймырской популяции в репродуктивном цикле 2006–2007 гг. при существующей промысловой нагрузке на поголовье этих миграционных потоков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район и объект исследования. Полевые исследования проводились с 04.08. по 20.10.2007 г. в полосе переходных пастбищ южной субарктической тундры среднего течения р. Пясина (Матвеева, 1998) на промысловых точках “Хатыстах” и “Яким” ООО “Пясино” (71°43′913″ с.ш.; 90°01′339″ в.д.). Сбор материала совпал с активной сезонной миграцией стад диких северных оленей с летних пастбищ арктических и типичных тундр Западного Таймыра на переходные пастбища Центрального Таймыра. При благоприятных погодных условиях (отсутствие тумана и хорошая видимость) на локальном участке популяционного ареала таймырского тундрового дикого оленя отслеживались дневные пространственные перемещения животных и общее количество телят в двух различных миграционных ветвях таймырской популяции: сначала тарейско-пясинской ветви (04.08–02.09), затем в стадах пуропясинского потока (31.08–19.10) (рис. 1).

Согласно многолетним наблюдениям (Шапкин, 2004, 2009, 2017) в среднем течении р. Пясина мигрируют два потока таймырской популяции. Эти два потока диких оленей приходят разными миграционными путями и в разные календарные сроки. В конце июля, в августе, даже в начале сентября откочевывают с северных летних пастбищ арктических и типичных тундр на юг полуострова, параллельно р. Пясина на этом ее участке тарейско-пясинские тундровые олени. Однако в конце августа, в первой декаде сентября или иногда позже, в зависимости от абиотических и биотических условий, их сменяют стада пуропясинских тундровых оленей, которые подкочевывают к этому прибрежному участку долины р. Пясина с запада, от расположенных невдалеке Пуринских озер.

Дикие северные олени из этих разных миграционных потоков (ветвей) таймырской популяции фенотипически отличаются друг от друга (Шапкин, 2017). Принадлежность их к разным локальным потокам без труда визуально распознается по фенотипу голов животных. У тарейско-пясинских диких оленей основным маркером служит “горбинка” в области носовой кости черепа: местные промысловики так и называют этих животных “горбоносыми”, фенотипическое отличие пуропясинских же оленей – сужающаяся, более короткая морда. В границах значительных пространств, где миграционные ветви видовой популяции длительно существуют в различающихся сложных условиях разнородных биоценозов, животные подвергаются формирующему воздействию разных абиотических и биотических факторов, что и приводит к закреплению в популяции различных морфологических признаков и фенотипов (Гиляров, 1954). С другой стороны, присутствие и усиление подобной фенотипической изменчивости в пределах видовой популяции может происходить только при условии, если ниша данного вида обладает высокой межфенотипической компонентой (Джиллер, 1988). Очевидно, экологические условия существования таймырских тундровых диких оленей, зональная разнородность их местообитаний только способствуют сохранению в пространстве и во времени всех выработанных этой природной популяцией локальных фенотипов оленей.

Методы и материалы исследования. Наблюдения и сбор первичного материала по репродуктивным способностям самок дикого северного оленя осуществлялись по общепринятым методикам зоологических исследований (Новиков, 1953; Gunn, Nixon, 2007–2008).

Окончательную дифференциацию по половым признакам в период осенней миграции и массового промысла диких оленей на водных переправах (август–октябрь) осуществляли на промысловых комплексах “Хатыстах” и “Яким” в процессе осмотра добытых промысловиками партий животных. Среди попавших в промысловые выборки особей выявляли в первую очередь самок с признаками лактации и яловых самок; также учитывали общее количество телят-сеголетков в некоторых “маточных” стадах и их долю в промысловой добыче. Всего в указанные выше календарные сроки было обследовано 1193 диких северных оленя, из них самок в возрасте от года и старше – 546 особи, разнополых телят-сеголетков – 174 особи (101 самец, 73 самки). Фактическую плодовитость животных устанавливали по

Рис. 1. Карта-схема района полевых исследований в среднем течении р. Пясина с направлениями сезонной миграции диких северных оленей пясинских миграционных потоков таймырской популяции в августе–октябре 2007 г.; *1* – направление миграционного пути тарейско-пясинской ветви таймырских диких северных оленей; *2* –направление миграционной откочевки стад пуропясинской ветви таймырских диких северных оленей; *3*, *4* – промысловые точки “Хатыстах”, “Яким”.

выборочным данным из общего количества лактирующих и яловых самок. Первых метили продольным разрезом вдоль ушной раковины от кончика уха, вторых – удалением половины левого уха. У всех помеченных оленей брали резцы, которые составляли индивидуальные промысловые выборки с определенными номерами: с календарным сроком добычи и выявленными признаками – лактирующие и яловые. Причем в период с 31.08. по 02.09., когда через район "Хатыстаха" и "Якима" совместно мигрировали и переплывали р. Пясина стада двух разных локальных ветвей тундровых диких оленей, пробы самок тарейской и пуропясинской миграционных ветвей не перемешивали, а брали раздельно. Выборки на этом этапе сборов сопровождали дополнительной этикеткой – "тарейские" или "пуринские". Установленному числу лактирующих самок, в целом, соответствовала и расчетная доля телят.

Для расчета средней плодовитости по возрастным когортам (реализованная плодовитость) в репродуктивном сезоне 2006–2007 гг. мы воспользовались методикой Коли (таблица плодовитости самок: гл. 7, табл. 7.5) (Коли, 1979). К этим расчетам привлечены данные о 524 самках старше двух лет. При выявлении средней возрастной реализованной плодовитости (после отела) по собранным материалам промысловых проб количественное соотношение телят-самцов и телят-самок для всех возрастных групп половозрелых самок условно принято 1 : 1 (Мичурин, 1964).

Ошибки полученных значений возрастной рождаемости по этим материалам (средняя фактическая плодовитость самок) рассчитаны по формуле (1) стандартного отклонения доли "успехов" для величины n опытов в биномиальном распределении:

$$D_{(\text{доли})} = pq/n, \quad (1)$$

где p – вероятность успеха (шанс, что самка принесет в потомстве самку), $q = 1 - p$, n – размер выборки. Отсюда ошибка (среднее квадратическое отклонение) равна корню из дисперсии: $\sigma = \sqrt{D}$ (Балинова, 2004).

Репродуктивный вклад (самки) для каждого возрастного класса найден по формуле (2):

$$m_v = \sum f_x m_x, \quad (2)$$

где f_x – численность возрастного класса, m_x – число самок, рожденных каждой самкой в возрастном интервале x. В нашем исследовании это индивидуальный возраст каждой конкретной самки из возрастной группы 2+, 3+ 4+ и т.д. Самки же от 12 лет и старше, из-за малочисленности, объединены в одну группу животных предельного возраста.

Среднее значение плодовитости для половозрелых самок разного возраста в репродуктивном цикле 2006–2007 гг. для этой части таймырской популяции вычислено по взвешенному среднему по формуле (3), предложенной Коли (1979):

$$\bar{m}_w = \frac{n_2 + n_3 + \ldots n_{16}}{N_2 + N_3 + \ldots N_{16}}, \quad (3)$$

где n_i – число новорожденных самок в потомстве для i-й возрастной группы, N_i – количество самок i-й возрастной группы.

Возраст животных определяли по слоистым структурам резцов (Клевезаль, Клейненберг, 1967; Klevezal, 1996) сформировавшихся слоев цемента резца I_1, предварительно декальцинированных 5% раствором азотной кислоты. Срезы резцов самок получали на замораживающем микротоме модели Х МЗ-1 Харьковского завода точного медицинского приборостроения ''ТОЧМЕДПРИБОР'', 1971 г. выпуска. Для подсчета годовых колец диких северных оленей образцы окрашивались гематоксилином Эрлиха. Годовые слои видны в цементе на окрашенных срезах резцов; число слоев в I_1 равно возрасту животного в годах.

У всех попавших в промысловые выборки телят (n = 174) определяли пол (вторичное соотношение полов) (Большаков, Кубанцев, 1984). В расчетах плодовитость лактирующих и яловых самок (животных без потомства) приняты в сумме за 100%. Показатель воспроизводства (количество телят на 100 взрослых важенок) в исследуемый репродуктивный сезон 2006–2007 гг. в районе среднего течения р. Пясина рассчитывали по соотношению всех самок репродуктивного возраста и лактирующих особей. Таким же методом рассчитана и величина пополнения в миграционных потоках (ветвях) тарейско-пясинских и пуропясинских диких северных оленей таймырской популяции.

Кроме того, в период с 08.08. по 02.10., в соответствии с поставленными целями исследования, выборочно определяли количественные различия в изменчивости живой массы лактирующих и яловых половозрелых самок. Этой операции подвергли 19 особей в возрасте от двух до 13 лет. Взвешивание производили на динамометре общего назначения ДПУ-2-2 (производитель ООО "ТОЧПРИБОР-КБ", г. Иваново).

Регулярные наземные визуальные наблюдения за миграционными перемещениями, дневной пастьбой на пойменной террасе и переправами оленьих стад через р. Пясина выполняли в светлое время суток в 6-километровой учетной полосе левобережных ивняковых лайд речной поймы с использованием 20-кратного призменного бинокля "Юкон". Всего осуществлено 216 наблюдений. Их объем составил 71 ч 20 мин. Было просчитано 6030 животных. Определить половую группу удалось у 670 самцов, 1369 самок и 437 телят. У 3554 особей из-за предельного рас-

стояния установить половую принадлежность не удалось. Дополнительно, с целью уточнения конкретной численности мигрирующих диких оленей, на протяжении всего периода сезонной миграции стад животных, проводились ежедневные опросы промысловиков, которые дежурили в дневное время на наблюдательных постах на правом берегу р. Пясина.

Статистический анализ выборочных данных. Из стандартных методов математической статистики при обработке выборочных данных – по живой массе разновозрастных яловых ($n = 7$), лактирующих ($n = 12$) и объединенной группы самок ($n = 19$) – предпочтение было отдано показателям амплитуды изменчивости (lim), средней арифметической (M) со статистической ошибкой средней арифметической (m), квадратическому отклонению (σ), коэффициенту вариации (C), корреляционной связи (r) и корреляционному отношению (η_2), регрессивному анализу (построение линии регрессии) (Плохинский, 1970; Zar, 2010).

Достоверность различий между двумя выборками из пясинских потоков таймырских тундровых диких оленей (численность взрослых самок и численность лактирующих самок) исследована с применением статистического критерия λ (лямбда) Колмогорова, Смирнова (Песенко, 1982). Различия считались статистически значимыми при уровне значимости $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сроки сезонной миграции и численность диких северных оленей в среднем течении р. Пясина. Проведенные наблюдения в 2007 г. показали, что сезонная миграция тарейско-пясинской ветви оленей таймырской популяции продолжалась с 31.07 по 02.09.2007. Активный миграционный ход смешанных стад диких оленей (самцы, самки, телята) тарейской ветви в среднем течении р. Пясина, с кратковременными перерывами 3, 4, 13, 14 августа, отмечался в течение 29 дней. После 2 сентября миграция стад и групп тарейско-пясинских оленей не наблюдалась. 31 августа в тарейско-пясинский поток диких оленей влились животные пуропясинской ветви таймырской популяции. Перемещения этой ветви оленей через данную территорию прибрежных тундр наблюдались практически весь сентябрь, кроме 20 сентября, когда возник однодневный перерыв в миграционном ходе животных. Последние мигрирующие дикие олени – две группы и четыре небольших табуна – отмечены в районе наблюдений 13, 18 и 19 октября при общем количестве 128 голов.

По прямым наблюдениям и данным регулярных опросов промысловиков, сезонная миграция двух потоков диких оленей в среднем течении р. Пясина (промысловые точки “Хатыстах” и “Яким”) заняла 67 дней; 15 дней миграционные перемещения животных в районе исследований не регистрировались. В летний период с фенологическими явлениями осени (31.07–31.08) миграция оленей отмечалась 28 дней. В сентябре ход сохранялся 29 дней с однодневной паузой в миграции 20 сентября. Особенно продолжительные паузы в сезонной миграции вида отмечены в октябрьский период наблюдений: в две первые декады зарегистрировано 10 дней с полным отсутствием животных в контролируемой полосе учета.

За весь период прямых визуальных наблюдений через локальный участок кустарниковой поймы р. Пясина в полосе учета в светлое время суток откочевали 6030 диких северных оленей или 139 стад со средним показателем стадности 31.9 голов (Шапкин, 2009). По причине большой удаленности части стад и групп диких оленей от стационарных точек наблюдений точно установить пол удалось лишь у 2476 животных: 670 самцов, 1369 самок и 437 телят. Еще около 2 тысяч диких северных оленей, по опросам дежуривших в дневные часы промысловиков, проследовали вне зоны визуального мониторинга, преодолев речную пойму юго-западнее, в 10–12 км выше промысловой точки “Хатыстах” по течению.

По данным прошлых многолетних наблюдений за сезонными миграциями вида в среднем течении р. Пясина в 2002, 2004–2006 гг. (Шапкин, 2004, 2009; Шапкин, Арсентьева, 2006) численность мигрирующих оленей летом-осенью 2007 г. через эту территорию популяционного ареала несколько снизилась. Следует, впрочем, указать, что количество оленей, составляющих тот или иной миграционный поток, может резко меняться в различные годы (Баскин, 1976). Но визуальный мониторинг мигрирующих стад, с ежедневными опросами дежуривших на наблюдательных постах промысловиков (31.07–19.10.2007 г.), позволяют оценить количественные показатели состоявшейся осенней миграции вида в этом районе популяционного ареала примерно в 11–16 тысяч диких северных оленей.

Промысловая нагрузка на пясинские миграционные потоки диких северных оленей в среднем течении р. Пясина в летне-осенние сроки охотничье-промыслового сезона 2007 г. (промысловые точки “Хатыстах”, “Яким”) составила по нашей экспертной оценке 7.5–10.9%: промысловики добыли за весь период сезонной миграции 1193 диких оленей.

Реализованное размножение в пясинских потоках диких северных оленей таймырской популяции. Из исследованных 524 самок старше двух лет, добытых за период летне-осенней миграции на водных переправах через р. Пясина, с признаками лактации выявлено 321 животное из 15 репродуктивных поколений (табл. 1). Продолжительность репродуктивной жизни в исследуемых потоках,

Таблица 1. Фактическая плодовитость самок (n = 546) диких северных оленей пясинских миграционных потоков таймырской популяции (август–октябрь 2007 г.)

Возраст, лет x	Численность выборки, особей f_x	Число кормящих самок B_x	Число новорожденных самок ($m_x \pm \sigma$) на одну самку ($B/2f_x$)	Яловость в возрастных группах, %	Репродуктивный вклад возрастной группы (телята-самки) $(fm_x)m_y$
0+	321	–	–	–	160.51
1+	22	–	–	–	–
2+	25	6	0.120 ± 0.065	76.0	3
3+	49	8	0.082 ± 0.039	83.7	4.02
4+	65	33	0.254 ± 0.054	49.2	16.5
5+	69	39	0.283 ± 0.054	43.5	19.53
6+	70	41	0.293 ± 0.055	41.4	20.51
7+	72	52	0.361 ± 0.057	27.8	25.9
8+	57	46	0.404 ± 0.065	19.3	23.03
9+	42	33	0.393 ± 0.075	21.4	16.51
10+	26	22	0.423 ± 0.097	15.4	11
11+	19	13	0.342 ± 0.109	31.6	6.5
12+	14	14	0.5 ± 0.134	–	7
13–16+	16	14	0.438 ± 0.124	12.5	7.01

по нашим данным, составляет16 лет (одна кормящая самка). Самый предельный возраст осмотренных взрослых самок из собранных за летне-осенний промысловый сезон проб – 18 лет (одна яловая особь). По общему количеству лактирующих и половозрелых самок, не имеющих или потерявших в течение постнатального периода телят, значение яловости среди поголовья взрослых самок объединенных пясинских миграционных потоков в репродуктивном сезоне 2006–2007 гг. составило 38.7%, размер приплода – 23.9%, или 61 теленок на 100 взрослых самок. Это достаточно высокий численный показатель репродуктивного успеха в этой части таймырской популяции. Более того, расчетное взвешенное среднее значение плодовитости (Коли, 1979) для этих объединенных локальных популяционных потоков в репродуктивном цикле 2006–2007 гг. оказалось равным 0.306 самки на одну взрослую самку.

Интенсивность воспроизводства, а именно 76% пополнения объединенных пясинских потоков диких оленей обеспечило репродуктивное ядро молодых самок от 4–5 лет и средневозрастные поколения самок от 6 до 9 лет. Половозрелые самки старших и предельных возрастов 10–16-лет (n = 75) принесли 19.6% пополнения данных потоков. Индивидуальный вклад молодых 2–3-летних самок (n = 31) в реализованном воспроизводстве пясинских миграционных потоков составил по нашим выборочным эмпирическим данным 4.4% пополнения. С другой стороны, выживаемость телят у оленьих на протяжении первого года жизни во многом зависит от конкретного возраста самки (Филонов, 1993), отсюда, совершенно очевидно, что и потери новорожденных у молодых самок будут выше, чем у особей старшего возраста.

Результаты размножения диких северных оленей тарейско-пясинской ветви. Фактическую плодовитость в стадах тарейско-пясинской ветви диких оленей в августовский период мониторинга обеспечили по собранным выборочным материалам 14 репродуктивных поколений самок от 2-х до 15 лет. Крайние значения плодовитости среди половозрелых групп животных определены в пределах 0.086–0.475 самки на одну взрослую самку (табл. 2). При оценке продуктивности этой локальной ветви таймырских диких оленей яловость в их стадах зафиксирована при исследовании на уровне 36.3%, или на 100 взрослых самок приходилось в данный период годового жизненного цикла 64 теленка. Вместе с тем показатели яловости в возрастных группах колебались от 5% у 12–15-летних особей и до 82.6% среди молодых 3-летних самок. Наиболее результативными по репродуктивному вкладу в тарейско-пясинском потоке признаны средневозрастные важенки от 5 до 9 лет: они принесли примерно 69.2% нулевого поколения.

Самыми же многочисленными репродуктивными поколениями в группах и стадах тарейско-пясинского потока оленей оказались по выборочным материалам самки 5–7-лет (n = 164). Существенным оказался и репродуктивный вклад этих трех поколений в пополнение стада – 43.6% телят. Кроме того, к 7-летнему возрасту животные достигают практически удвоения показателей размножения по такому признаку как репродуктивный вклад, но с этого возраста начинается и убывание численности самок этой репродуктивной группы. Тем не менее заметное снижение

Таблица 2. Фактическая плодовитость самок (n = 397) тарейско-пясинской миграционной ветви диких северных оленей таймырской популяции в августе 2007 г.

Возраст, лет x	Численность выборки, особей f_x	Число кормящих самок B_x	Число новорожденных самок ($m_x \pm \sigma$) на одну самку ($B/2f_x$)	Яловость в возрастных группах, %	Репродуктивный вклад возрастной группы (телята-самки) (fm_x)m_v
0+	253	–	–	–	126.54
1+	19	–	–	–	–
2+	14*	3**	0.107 ± 0.083	78.6	1.50
3+	29*	5**	0.086 ± 0.052	82.6	2.49
4+	43*	22**	0.256 ± 0.067	48.8	11.01
5+	53*	35**	0.330 ± 0.065	33.9	17.5
6+	57*	36**	0.316 ± 0.062	36.8	18.01
7+	54*	41**	0.380 ± 0.066	24.1	20.5
8+	42*	36**	0.429 ± 0.076	14.3	18.02
9+	32*	27**	0.422 ± 0.087	15.6	13.5
10+	21*	18**	0.429 ± 0.108	14.3	9.01
11+	13*	11**	0.423 ± 0.137	15.4	5.5
12–15+	20*	19**	0.475 ± 0.112	5.0	9.5

* λ = 1.17 (d_{max} = 1.36 при p = 0.95); ** λ = 0.96 (d_{max} = 1.36 при p = 0.95).

яловости со стабильным повышением показателей плодовитости выявлено среди самок старших и предельных репродуктивных поколений 8–15 лет: 0.422–0.475 самки, рожденных на одну взрослую самку данных групп. Рассчитанное взвешенное среднее значение плодовитости (Коли, 1979) в тарейско-пясинской миграционной ветви определено на уровне 0.335 самки, рожденной на одну половозрелую самку.

Результаты размножения диких северных оленей пуропясинской ветви таймырской популяции. В “маточных” стадах пуропясинских оленей амплитуда колебаний реализованной плодовитости среди половозрелых самок составила 0.075–0.450 самки, рожденной на одну взрослую самку. В воспроизводстве участвовали животные 15 возрастных поколений от 2-х до 16 лет, но норма размножения составила 53.4%: 46.6% самок репродукционного возраста оказались по наблюдениям без потомства. Таким образом, на 100 взрослых самок на данный момент времени годового жизненного цикла (31.08–19.10 2007) отмечено только 47 телят. В некоторых возрастных группах яловыми оказались от 61.5 до 85.0% поголовья взрослых самок. У 4-летних половина животных не имела потомства. Лишь среди 8-, 10-летних и немолодых самок 12–16 лет величина возрастной плодовитости оценена на уровне 0.333–0.450 самки, рожденных на одну самку этих возрастных групп (табл. 3). Взвешенное же среднее значение плодовитости (Коли, 1979) в репродуктивном цикле 2006–2007 гг. в постнатальный период (сентябрь–октябрь) для самок диких оленей пуропясинского потока оказалось на уровне 0.233 самки, рожденной на одну взрослую самку, т.е. в 1.44 раза ниже, чем в соседнем тарейско-пясинском потоке.

Возможно, прошлогодний летне-осенний нагул животных на летних и переходных пастбищах перед репродуктивным циклом, лимитирующие условия с ограничением пищи на зимних пастбищах, растянутая весенняя миграция, а главным образом, условия отела с низкой выживаемостью новорожденных, по всей вероятности, сказались на уровне пополнения пуропясинской ветви диких оленей. По данным спутниковой локации аляскинских карибу, в первые дни после отела самка с теленком в среднем за день преодолевает расстояние лишь в 2.5 ± 0.69 км (Lynn, Jonn, 2003). Совершенно очевидно, что в данный период существования новорожденное неокрепшее потомство диких оленей наиболее уязвимо перед всеми видами-потребителями.

Однако результаты статистической проверки достоверности различий между двумя распределениями (распределения разного объема), по признаку общей численности выборок половозрелых самок тарейско-пясинского и пуропясинского потоков таймырской популяции на данный момент наблюдений (август–октябрь 2007 г.) и по результативному признаку плодовитость (учтены только лактирующие самки) с использованием статистического критерия λ (лямбда) Колмогорова, Смирнова (Песенко, 1982), показали достоверность расхождения между распределением численности самок (λ = 1.17) и распреде-

Таблица 3. Фактическая плодовитость самок (n = 149) пуропясинской миграционной ветви диких северных оленей таймырской популяции (сентябрь–октябрь 2007 г.)

Возраст, лет x	Численность выборки, особей f_x	Число кормящих самок B_x	Число новорожденных самок ($m_x \pm \sigma$) на одну самку ($B/2f_x$)	Яловость в возрастных группах, %	Репродуктивный вклад возрастной группы (телята-самки) $(fm_x)m_v$
0+	68	–	–	–	34.0
1+	3	–	–	–	–
2+	11*	3**	0.136 ± 0.103	72.7	1.50
3+	20*	3**	0.075 ± 0.059	85.0	1.50
4+	22*	11**	0.250 ± 0.092	50.0	5.5
5+	16*	4**	0.125 ± 0.083	75.0	2.0
6+	13*	5**	0.192 ± 0.109	61.5	2.5
7+	18*	11**	0.306 ± 0.108	38.9	5.51
8+	15*	10**	0.333 ± 0.122	33.3	4.99
9+	10*	6**	0.300 ± 0.145	40.0	3.0
10+	5*	4**	0.400 ± 0.219	20.0	2.0
11+	6*	2**	0.167 ± 0.152	66.7	1.0
12–16+	10*	9**	0.450 ± 0.157	10.0	4.5

* λ = 1.17 (d_{max} = 1.36 при p = 0.95); ** λ = 0.96 (d_{max} = 1.36 при p = 0.95).

Таблица 4. Сезонные изменения живой массы самок диких северных оленей пясинских миграционных потоков в летне-осенний период (08.08–02.10.2007 г.) в зависимости от возраста

Группа самок	n	Возраст, лет	Масса (lim), кг	$M \pm m$	C, %	σ	r	η_2
Яловые	7	2–9	58–108	82.9 ± 6.3	20.2	16.73	0.91*	0.95
Лактирующие	12	4–13	81–111	97.2 ± 2.48	8.82	8.57	0.05	0.89
Всего	19	2–13	58–111	91.9 ± 3.7	14.94	13.73	0.68*	0.87

* $p < 0.01$.

лением между численностью кормящих самок (λ = 0.96). Найденные величины лямбды (λ) оказались ниже постоянного стандартного значения для первого порога вероятности (1.36 при p = 0.95), что не отвергает нулевую гипотезу. Следовательно, расхождения между сопоставляемыми распределениями (общая численность половозрелых самок и численность только лактирующих самок в обоих миграционных потоках) носят, скорее всего, случайный характер. Таким образом, наше предположение о выявленной эмпирической разнице в реализованной плодовитости двух различных пясинских миграционных потоков таймырской популяции в среднем течении р. Пясина остается в данном случае недоказанным.

Результаты оценки живой массы самок диких северных оленей в летне-осенний миграционный период. Живая масса самок, в зависимости от их возраста и физиологического состояния, в тех варьирующих условиях существования изменялась в пределах от 58 до 111 кг (табл. 4). Наибольшими возрастными различиями в живой массе в период с 08.08 по 02.10.2007 г. характеризовались яловые самки в возрасте от двух до девяти лет: коэффициент вариации признака в этой группе оказался самым значительным – 20.2%. Также у этих самок выявлена и сильная корреляционная связь между живой массой и возрастом (r = 0.91, p < 0.01). Уравнение регрессии, линейная зависимость между двумя изменчивыми величинами y и x при увеличении живой массы с увеличением возраста характеризовалась у яловых самок цифрами: $y = 53.29 + 6.27x$.

У взрослых 4–13-летних самок с признаками лактации в рассматриваемый летне-осенний нагульный период величина живой массы изменялась меньше всего (C = 8.2%) Отсюда, с одной стороны, следует, что пищевые потребности данной группы животных еще качественно и количественно обеспечивались сохраняющейся пастбищной растительностью. Но, с другой стороны, разброс между минимальным и максимальным значением живой массы тела в 30 кг убеждает, что физиологическое состояние этих выборочно обследованных разновозрастных самок было разное. Более того, математическое выражение урав-

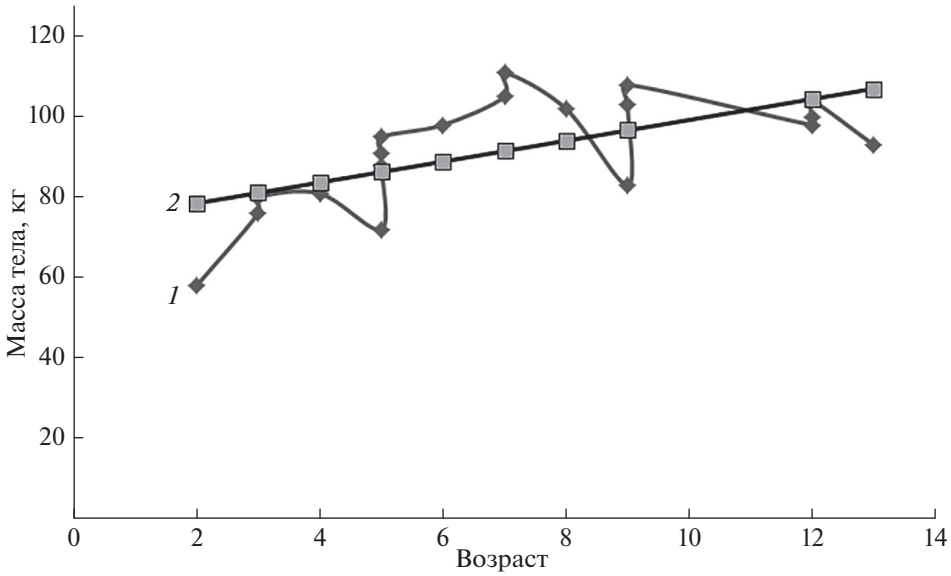

Рис. 2. Весовые изменения живой массы тела самок диких северных оленей ($n = 19$) в летне-осенний период существования в зависимости от возраста: *1* – эмпирическая линия регрессии, *2* – теоретическая линия регрессии.

нения регрессии этой группы: $y = 90.65 + 0.75x$, т.е. зависимость одной величины при изменении другой переменной очень незначительная. Масса кормящей самки увеличивается с возрастом лишь на 0.75 кг (правда, для тех же 10-летних самок прибавка может составить 7.5 кг). В целом же этому факту есть практическое объяснение: эти животные в период лактации постоянно расходовали часть веществ и энергии на выкармливание родившегося потомства, поэтому увеличение их живой массы ожидаемо не могло быть существенным.

Для объединенной группы молодых и взрослых самок (яловые, лактирующие) линия регрессии (рис. 2) устранила некоторую часть суммарного разброса y (Бейли, 1962), т.е. величины живой массы животных, а математическое выражение уравнения регрессии показала оценочные коэффициенты линейной зависимости между данными признаками на уровне: $y = 73.36 + 2.59x$. Таким образом, по выполненным исследованиям количественных показателей живой массы выборочной группы разновозрастных самок можно признать, что для особей каждого возрастного интервала будет существовать свой оптимальный вес, который будет создавать животным в конкретных природных условиях возможность благополучного размножения и выращивания потомства (Филонов, 1993).

ОБСУЖДЕНИЕ

По данным исследований репродуктивных циклов 2001–2006 гг. (Шапкин, 2016), максимальные реализованные воспроизводственные показатели в миграционных ветвях таймырской популяции на Западном Таймыре были характерны для самок высокого репродуктивного статуса в возрасте 7–9-лет (lim: 0.360–0.368 самки такого статуса на одну половозрелую самку). По данным 2006–2007 гг. в обоих пясинских потоках наиболее высокая возрастная плодовитость выявлена среди немолодых самок в возрасте от 12 до 16 лет ($n = 30$, или 5.73% общей выборки) из немногочисленных возрастных групп. В этих размножавшихся группах величина плодовитости варьировала от 0.422 до 0.475 самки на одну особь данной генерации. Следовательно, большая часть самок предельных возрастных групп принесла потомство. Подобные максимальные показатели изучаемого признака у средневозрастных самок, находящихся в возрасте оптимальной плодовитости, в репродуктивный период 2006–2007 гг. не выявлены.

Особый интерес представляет в этой связи для исследования и численная характеристика плодовитости 2-летних самок с определением конкретной доли этой группы в ежегодном размножении. Данная младшая группа молодых самок теоретически является самой многочисленной и в возрастной структуре, и в сравнении с каждым последующим взрослым поколением таймырских диких оленей. По сути же дела группа самок этого возраста вносит минимальный вклад в пополнение популяции. Здесь важно, прежде всего, что какая-то часть молодняка таймырских оленей в разных природных условиях действительно может достигать половозрелости на второй год жизни, в возрасте 16–17 месяцев и в возрасте двух лет может принести первое потомство. Вместе с тем в популяциях оленьих такое раннее наступление половой зрелости, конечно же, далеко не общее

стабильное явление (Мичурин, 1964; Филонов, 1993; Данилкин, 1999; Сафронов и др., 1999; Колпащиков, Павлов, 2001; Шапкин, 2012, 2016). Напротив, для большей части 1.5-годовалых особей подобная ранняя физиологическая зрелость достаточно нетипична. Кроме того, в возрасте 13–24 месяцев, как отмечалось выше, воспроизводительные способности важенок обычно ниже, чем у самок старших возрастных групп (Юргенсон, 1966).

При этом изначальная плодовитость впервые размножающихся животных невелика (Лэк, 1957). У следующей младшей репродуктивной группы 3-летних самок тарейско-пясинского миграционного потока (n = 29), впервые приступивших к размножению в два года, реализованная продуктивность оказалась все-таки несколько выше, чем у рожавшего 2-летнего поколения. Хотя доля выявленных яловых особей в репродуктивной группе 3-летних самок была даже выше – 82.6%.

Среди самок диких оленей тарейско-пясинской ветви оптимальным возрастом участия в размножении можно считать 3.5 года. Вероятно, именно в этом возрасте большинство самок, составляющих таймырскую популяцию, становятся, наконец, половозрелыми, при этом завершается набор необходимой живой массы тела с приемлемой упитанностью. Не набранный вес задерживает, прежде всего, наступление половой зрелости животного (Scogland, Wildl, 1986). С этой точки зрения, обследованная группа 4-летних самок тарейско-пясинского потока (n = 43) подтверждает возросшие индивидуальные воспроизводительные способности этих животных. А в сравнении с плодовитостью младших репродуктивных поколений 2–3-летних особей, продуктивность этой группы возросла в 2.8 раза. Процент яловых самок в ней сократился. Таким образом, в репродуктивный период 2006–2007 гг. возрастная группа 4-летних самок по результатам воспроизводства заняла, по нашей эмпирической оценке, промежуточное демографическое положение.

Удвоение величины фактической плодовитости в тарейско-пясинском потоке продемонстрировала возрастная группа 7-летних самок (0.380 самки на одну особь). Однако в самых немногочисленных возрастных группах (10–15 лет) обследованного миграционного потока преобладали размножающиеся самки с максимальной характеристикой плодовитости, которые с учетом других половозрелых самок остальных возрастных генераций и обеспечили тарейско-пясинскому потоку в природной обстановке репродуктивного цикла 2006–2007 гг. успешное воспроизводство и компенсацию потерь за прошедший годовой жизненный цикл.

В стадах пуропясинской ветви диких оленей наименьшая плодовитость (0.075 самки на одну самку репродуктивного класса) выявлена среди 3-летних особей, что довольно близко по показателям изучаемого признака к 3-летней группе соседнего тарейско-пясинского потока диких оленей. Следовательно, данные возрастные группы молодых самок в двух обследованных потоках оказались в репродуктивном цикле 2006–2007 гг. с близкими значениями яловости как вероятно имели и меньшее число выживших потомков к летне-осеннему сроку постнатального периода. Расхождения по изучаемому признаку составили всего 2.4%. Отчасти это опять же подтверждает, что самки таймырских диких северных оленей достигают половой зрелости в самом разном возрасте: отдельные особи – на второй год жизни или в 16–17 месяцев (их доля 27.2% по нашим приблизительным расчетам). Другие вступают в первое размножение на третьем году жизни (в 27–28 месяцев), остальная неравноценная часть может участвовать в репродукции на четвертом году жизни или в 40 месяцев.

Воспроизводственные возможности пуринского миграционного потока поддерживались средневозрастными и старшими возрастными классами 4, 7, 8–10-летних животных, как и классами немолодых важенок 12–16 лет (см. табл. 3). Тем не менее доля яловых особей в каждой из этих перечисленных воспроизводственных групп была достаточно существенна. Без телят в них находилось от 33.3 до 75% половозрелых самок, лишь у 10-летнего поколения и самок предельных возрастов параметры размножения были очень высокими. Впрочем, при обсуждении крайне важно указать на текущие потери размножавшихся самок. Какая-то часть новорожденного потомства, как и какая-то часть половозрелых самок, подвергались элиминации на всем протяжении сезонной миграции. Причем эти события в течение сезонной миграции происходили в данном районе популяционного ареала с большей или меньшей регулярностью. Так, 22 сентября 2007 г. в середине дня выше промысловой точки “Хатыстах” с ходу забежало в воду и начало переплывать р. Пясина с левого на правый берег стадо из 55 диких северных оленей. Всех заплывших животных промысловики добыли. Впоследствии мы установили, что это “маточное” стадо состояло из 16 лактирующих важенок с 14 телятами (8 самцов, 6 самок) и из 19 разновозрастных яловых самок от 2-х до 11-лет. Однако две взрослые самки из этих выявленных 16 особей с признаками лактации были к этому дню уже без потомства. С этим же “маточным” поголовьем двигалась к реке и вместе с самками ее переплывала группа из 5 самцов старше 2-, 3-, 4-х (2 особи) и 5 лет.

2 октября 2007 г. при следовании в направлении участка речной переправы с непродолжи-

тельными задержками на пастьбу на левобережной ивняковой пойме на протяжении двух часов наблюдалась до захода в воду одна комолая 7-летняя самка с тремя телятами. Эту группу животных все это время сопровождал и 6-летний самец. Все животные были добыты. Судя по всему, двое из добытых разнополых телят (самец и самка) еще ранее потеряли матерей, после чего, очевидно, присоединились к встреченной 7-летней самке. При наблюдении 19 октября за смешанным оленьим стадом из 34 животных были отмечены в отдалении от этого стада двое телят без самок. Они держались вместе, сохраняя определенное расстояние и визуальный контакт с перемещавшимся впереди них стадом.

Вообще интенсивное поисково-охотничье освоение хищниками данного района популяционного ареала вида неоднократно подтверждались и прямыми визуальными наблюдениями. Так, 8 сентября 2007 г. напротив второго наблюдательного поста на противоположном левом берегу р. Пясина отмечена медведица (*Ursus arctos* (L. 1758)) с двумя медвежатами. Звери с 13 до 19 ч не покидали прибрежный участок кустарниковой тундры, настойчиво исследуя его в поисках растительной и животной пищи. На следующий день, 9 сентября близ промысловой точки “Яким” в овраге на подъеме на крутой береговой яр обнаружен незадолго до этого убитый бурым медведем молодой 2-летний самец дикого северного оленя. Не исключено, что перемещения именно этого же некрупного медведя наблюдались в тундре возле “Якима” и 18 сентября. Кроме того, в окрестностях р. Сахыр-Юрях (правый приток р. Пясина) на снегоходном маршруте 30 сентября 2007 г. бригадиром Н.А. Демьяненко (личное сообщение) встречены три матерых волка (*Canis lupus* (L. 1758)). Хищников повторно видели в том же самом районе и 4 октября, а 16 октября свежий одиночный проходной волчий след зарегистрирован на учетном маршруте, на правом берегу р. Пясина между промысловой точкой “Хатыстах” и первым отстрельным постом.

Таким образом, все виды “местных” и кочующих хищников периодически оказывали давление на отдельные половозрастные группы мигрирующих в среднем течении р. Пясина диких северных оленей. Мы не исключаем, что только биотопической избирательностью хищников-потребителей на этом пространственном миграционном участке популяционного ареала можно объяснить наблюдаемое порой явное нежелание оленьих стад в отдельные временные отрезки спускаться на пясинские ивняковые лайды. Это пастбищное пространство, изрезанное озерами, расчлененное распадками и ивняком с многолетними тропами к традиционным участкам речных переправ, вдруг переставало использоваться оленями. Животные предпочитали частично кормиться в сентябре по склонам и открытым вершинам возвышающейся гряды, опоясывающей с запада данный участок пясинской долины, но только не выпасаться на закустаренных лайдах речной поймы с очень ограниченным обзором.

Другим абиотическим фактором среды, сильно ограничивающим проникновение мигрирующих оленей на восточный правый берег, а значит и влияющим на оценку фактических показателей реализованного размножения в пуропясинском потоке, являлось продолжающееся остывание воды в р. Пясина. Из учтенных в полосе наблюдений в светлое время суток в сентябре 2007 г. 1657 диких северных оленей реку на этом “хатыстахском” участке решилось переплыть в дневные часы лишь 249 животных, или 15.03% от визуально учтенного поголовья. С наступлением предзимья и началом образования льда на водоемах в первой половине октября, число преодолевших р. Пясина диких оленей сократилось уже до 165 особей, т.е. 4.5% от наблюдаемых за этот период в окрестностях “Хатыстаха” и “Якима” 1697 диких оленей в стадах и группах, и 2 тыс. голов в скоплениях. Девять мигрировавших оленьих стад в наблюдаемый период доходили до реки, но затем разворачивались и возвращались в тундру.

С другой стороны, выполненная эмпирическая оценка реализованного размножения в пуропясинском миграционном потоке на основании материалов промысловой выборки вряд ли будет критически отличаться от реальной величины размножения в стадах диких оленей исследованного в сентябре–октябре 2007 г. миграционного потока.

Вместе с тем демографическая оценка репродуктивного цикла 2006–2007 гг. по объединенным выборочным данным (тарейско-пясинский и пуропясинский потоки, $n = 546$ особей) характеризует размножение как достаточно успешное (см. табл. 1). Численность родившегося потомства через два-четыре месяца после отела в постнатальный период (август–октябрь 2007 г.) оценена в 61 теленка на 100 самок репродуктивного возраста от двух лет и старше. Эмпирическое пополнение этой локальной части популяции составило по собранным материалам 23.9%. У 38.7% взрослых самок пясинских миграционных потоков (среднее течение р. Пясина) приплод по проведенным исследованиям отсутствовал. Так, по исследованиям Зырянова и Винокурова (1990), спустя месяц после отела потомство остается только у 70% самок таймырских оленей. Под воздействием факторов среды в первый месяц жизни элиминируются все слабые и не имеющие шансы выжить особи.

Минимальные показатели продуктивности оказались у младшего поколения 2-летних самок

с ранним половым созреванием в возрасте 15–16 месяцев. Максимальные значения яловости в репродуктивном цикле 2006–2007 гг., как и пониженная плодовитость, выявлены в пясинских миграционных потоках среди поколения молодых трехлетних самок (см. табл. 1), т.е. вступивших в первое размножение в возрасте старше 2-х лет (27–28.5 месяцев).

Реальное повышение воспроизводительных способностей животных наступает с 3.5-летнего возраста, когда большая часть самок достигает половой зрелости. Количество прохолоставших среди следующей половозрелой группы 4-летних самок заметно снижается, что свидетельствует о возросшем морфофизиологическом качестве животных. У самок карибу канадского стада Peary шансы на успешное размножение в естественных условиях арктической среды значительно возрастают при живой массе животных от 57 кг и выше (Thomas, 1982). Так, на островах арктической Канады в марте–апреле 1974–1977 гг. доля беременных самок составляла меньше 8% среди особей с массой менее 53 кг, 75% у тех, кто обладал массой тела свыше 57 кг, а среди самок с массой 67 кг 100% были беременными.

По нашим же наблюдениям, минимальная оптимальная масса беременной 3-летней самки таймырского дикого северного оленя, зимовавшей в апреле 2004 г. на юге Западного Таймыра в Хараелахских горах (северо-запад плато Путорана), равнялась 57 кг. Максимальной для данной группы 3-летних беременных животных была масса 86 кг; средняя же масса беременных самок 3-летнего возраста (n = 11) оказалась 74.1 ± 2.6 кг (Шапкин, Арсентьева, 2006). Но максимальной живой массой обладала 8-летняя беременная важенка, весившая на тот весенний период 95 кг. Средняя же живая масса беременных самок таймырских диких северных оленей (n = 60) в весенних миграционных потоках в апреле–мае 2004 и 2006 гг. составила 77.18 ± 1.65 кг (Шапкин, 2012).

С другой стороны, длительное зимнее недоедание затрагивает в первую очередь репродуктивные способности животных. У молодых полуторагодовалых самок, переживших зимний дефицит кормов, задерживаются сроки наступления половой зрелости, а у особей средневозрастных и старших групп недоедание отражается на продуктивности (Филонов, 1993). При этом даже в летний период для всех растительноядных млекопитающих в реальной природной обстановке характерны напряженные трофические связи со средой: обилие высокопитательных кормов в местообитаниях отмечается лишь в периоды вегетации и плодоношения (Абатуров, Холодова, 1989). Не требует особого пояснения, что в арктических и субарктических биоценозах такие благоприятные периоды для потребления полноценных кормов дикими северными оленями по времени очень непродолжительны. Поэтому при любых сезонных миграционных перемещениях, с учетом положительного градиента температур, животные всегда нацелены на активнейший поиск и освоение пастбищных участков с максимально полноценной растительностью (Баскин, 2007).

Как у самок, так и у самцов оленей в августе–сентябре происходит активное наращивание мышечной ткани, и весовые показатели животных растут (Баскин, 1970). Кроме того, в миграционных потоках таймырской популяции идет популяционный процесс подготовки вида к приближающемуся следующему репродуктивному циклу. Тем не менее, в зависимости от состояния среды обитания, прежде всего количества и качества корма, воспроизводство в популяциях оленьих может приспособительно меняться, что проявляется в замедлении скорости роста численности и падении уровня плодовитости (Филонов, 1993).

Анализируя результаты фактического размножения в пясинских миграционных потоках в репродуктивном цикле 2006–2007 гг. на основании объединенных выборочных данных, полученных для 15 возрастных репродуктивных поколений самок (см. табл. 1), хорошо видно, что увеличение возрастной плодовитости и продуктивности наступает с 4-летней группы. В последующих группах взрослых самок, ежегодно участвующих в воспроизводстве, реальный вклад в поддержание численности данной локальной части таймырской популяции только возрастает, как и репродуктивный статус самих животных, достигая к 8-летнему возрасту довольно значительных средних значений плодовитости (0.404 самки на самку). Впрочем, именно с данного 8-летнего возраста в рассматриваемых миграционных потоках у животных начинается неуклонное снижение общей продуктивности группы, поскольку общее сокращение числа особей (индивидуальная смертность) уже доминирует над пополнением поголовья этих репродуктивных поколений и их долей в возрастном распределении миграционных потоков.

Собранные в среднем течении р. Пясина материалы наглядно демонстрируют: общие показатели продуктивности среди животных 9-летнего поколения, с их конечным вкладом в пополнение пясинских миграционных потоков, сравнялись с итоговыми показателями продуктивности 4-летних особей (см. табл. 1). Хотя средняя возрастная плодовитость 9-летних самок осталась достаточно высокой – 0.393 самки на одну 9-летнюю самку против 0.254 на одну 4-летнюю самку. Однако их вклад в текущее пополнение поддерживался лишь весомым репродуктивным потенциалом равноценных 9-летних самок, но уже не самой

численностью 9-летнего возрастного поколения в возрастной структуре стад исследуемых потоков.

Между тем репродуктивный цикл любого вида завершается с окончанием лактации, когда новорожденное потомство полностью переходит на самостоятельное питание. У многих самок таймырских диких северных оленей, по нашим многолетним наблюдениям, процесс лактации занимает и большую часть ноября, хотя в данные сроки годового жизненного цикла протекает уже брачный период следующего репродуктивного сезона. Так, 17 ноября некоторые самцы диких северных оленей, участвовавшие в гоне, уже сбрасывают рога (личное сообщение охотпользователя С. Железнякова). В среднем течении р. Пясина, район промысловых точек “Хатыстах” и “Яким”, первые признаки приближающегося очередного цикла размножения визуально зафиксированы 21 и 26 сентября 2007 г. Поведение присутствующих взрослых быков в стадах и группах изменилось: самцы стали преследовать некоторых взрослых самок. 28 сентября взрослый самец, шедший с группой из 6 самок, совершил единичную попытку покрыть самку, но та мгновенно отскочила от него. Первый брачный “гарем” из 18 диких северных оленей (самки с телятами) во главе с самцом-доминантом с мощными рогами отмечен 18 октября 2007 г. 19 октября в “маточном” стаде самок и телят ($n = 31$) наблюдались сразу три взрослых самца. Таким образом, с конца второй декады октября в пясинских миграционных потоках диких северных оленей наступил следующий репродуктивный цикл 2007–2008 гг.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, экологическую нишу южных субарктических тундр долины р. Пясина в среднем ее течении пространственно и трофически используют в разные отрезки времени годового жизненного цикла два различных миграционных потока диких северных оленей таймырской популяции. Разделение и освоение ниши этими локальными пясинскими потоками выражается в том, что в конце июля и в августе через этот локальный участок популяционного ареала мигрирует ветвь (поток) тарейско-пясинских оленей тарейской группировки, далее в конце августа, в сентябре и первой половине октября ее сменяют стада пуропясинских оленей (Шапкин, 2009, 2012, 2017). Общая продолжительность сезонной миграции вида и сроки использования данного локального участка популяционного ареала в среднем течении р. Пясина (полоса южных субарктических тундр) составили по выполненным наблюдениям 67 дней. У тарейско-пясинской ветви диких оленей миграционные перемещения заняли 29 дней, у пуропясинских оленей сезонная откочевка с запада на восток (см. рис. 1) на этой географической широте длилась 40 дней. Причем 31 августа, 1, 2 сентября стада оленей этих двух различных потоков мигрировали через данные прибрежные пастбища поймы р. Пясина одновременно. Всего же через эту территорию популяционного ареала, за весь период визуальных наблюдений (05.08–20.10.2007) и по регулярным опросам промысловиков, откочевали в тундры Центрального Таймыра около 11–16 тыс. диких северных оленей.

В исследованных миграционных потоках оленей в размножении участвовали 15 репродуктивных поколений от 2-х до 16 лет (1 особь). Тем не менее основная репродуктивная активность пришлась на высокопродуктивных самок 4–9-летних поколений. Их реализованный уровень пополнения пясинских потоков оценен по выборочным материалам ($n = 375$ особей) в 76%. Немолодые самки 10–16 лет ($n = 75$ особей) обеспечили в количественном соотношении 19.6% пополнения потоков. Молодые 2–3-летние половозрелые самки ($n = 31$ особь) принесли 4.4% телят. Таким образом, процент самок в младших поколениях, не участвующих в размножении, всегда выше, чем в последующих репродуктивных группах, что, в конце концов, отражается на фактической продуктивности этих поколений (Юргенсон, 1966).

Неодинаковая роль в размножении половозрелых самок диких северных оленей в той или иной степени объясняется неодинаковым физиологическим развитием животных и неблагоприятными условиями существования, что естественно затягивает наступление периода половой зрелости у большей части самок. По данным всех предыдущих исследований, только небольшая часть самок таймырских диких северных оленей достигает половой зрелости на втором году жизни (Мичурин, 1964; Соколов, 1999; Колпащиков, Павлов, 2001; Шапкин, 2012, 2016). Однако основная масса самок становится половозрелыми лишь на третьем году жизни, проходя жесткий природный отбор на возможность участвовать в воспроизводстве в последующих циклах размножения. В общем, для осуществления успешного воспроизводства в репродуктивный период годового жизненного цикла животное должно накопить достаточно питательных веществ и энергии и одновременно должно обладать оптимальным весом. По двум таким признакам как живая масса и возраст самки прослеживается положительная связь ($r = 0.68$, $\eta_2 = 0.87$, $p < 0.01$), вытекающая из развития организма животного ($n = 19$ особей) в летне-осенний пастбищный период. Наклон линии регрессии или коэффициент регрессии для объединенных групп лактирующих и яловых самок показал среднее возрастание y (живой массы самки) при увеличении x (возраст самки) на коэффициент пропорциональности (b) 2.59 ($y = 73.36 + 2.59x$).

В целом, результаты репродуктивного цикла 2006–2007 гг. в данной локальной части таймыр-

ской популяции, в пределах объединенных двух пясинских миграционных потоков диких северных оленей можно признать как относительно успешные: на 100 взрослых самок приходилось 61 теленок (n = 546 самок). Среднее взвешенное значение плодовитости (Коли, 1979) определено на уровне 0.306 самки на одну взрослую самку этих объединенных потоков. Однако по отдельности у тарейско-пясинских оленей на 100 половозрелых самок в августе было 64 теленка, у пуропясинских оленей в сентябре–октябре на 100 самок выявлено 47 телят. Вместе с тем по другим не менее важным демографическим переменным, таким как валовая рождаемость, чистая скорость роста (R_0), продолжительность генерации, среднее время генерации (T_0), удельная скорость роста (r) (Коли, 1979; Пианка, 1981), рассчитанным по сглаженным многолетним промысловым выборкам самок из этих потоков (Смирнов, 1983; Дьяконов, 1987), репродуктивный цикл в пясинских миграционных потоках характеризуется соответственно валовой рождаемостью – 5.312, $R_0 > 1.06$, продолжительностью генерации – 7.06, T_0 – 6.7 и удельной скоростью роста r – 0.008 (Шапкин и др., 2018).

Таким образом, сохраняющееся число половозрелых самок в репродуктивных возрастных группах данных миграционных потоков (среднее течение р. Пясина), как и их репродуктивный потенциал, обеспечили на разных стадиях годового цикла 2006–2007 гг., при существующем промысловом изъятии диких северных оленей из пясинских миграционных потоков на уровне 7.5–10.9%, текущее пополнение этой локальной части таймырской популяции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Пользуясь представленным случаем, приносим дань уважения памяти бригадира промысловых точек “Хатыстах” и “Яким” ООО “Пясино” Н.А. Демьяненко, который активно содействовал на вверенных ему точках выполнению сборов первичных научных материалов. Одновременно выражаем глубокую признательность Я.И Кокореву, В.А. Соловьеву, В.В. Гончарову за помощь в организации гистологической обработки промысловых выборок таймырских диких северных оленей (n = 1193 особи), собранных в период летне-осенних полевых работ 04.08.–20.10.2007 г. в среднем течении р. Пясина. Выражаем благодарность и Н.Ф. Арсентьевой за ряд ценных консультаций при определении возраста отдельных животных. Авторы благодарят за оформление иллюстрационного материала к данной работе Р.Г. Иванову.

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания НИИСХ и ЭА ФКНЦ СО РАН “Основы создания системы рационального природопользования для социально-экономического развития АПК Арктической зоны”. Номер проекта в ИСГЗ ФАНО 0356-2019-0033, Рег. № НИОКТР АААА-А19-119011590035-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров Б.Д., Холодова М.В., 1989. Изменчивость и оптимизация уровня потребления питательных веществ и энергии у растительноядных млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 68. № 1. С. 111–123.

Балинова В.С., 2004. Статистика в вопросах и ответах: Учебное пособие. М.: Издательство Проспект. 344 с.

Баскин Л.М., 1970. Северный олень. Экология и поведение. М.: Наука. С. 152.

Баскин Л.М., 1976. Поведение копытных животных. М.: Наука. 295 с.

Баскин Л.М., 2007. Популяции диких и одичавших северных оленей Сибири и Дальнего Востока // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. Т. 112. Вып. 4. С. 3–9.

Бейли Н., 1962. Статистические методы в биологии. Пер. с англ. М.: Изд-во иностранной литературы. 260 с.

Большаков В.Н., Кубанцев Б.С., 1984. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука. 233 с.

Бондарь М.Г., Колпащиков Л.А., 2018. Оценка численности и летнее размещение таймырской популяции диких северных оленей в 2017 г. // Научные труды Федерального государственного бюджетного учреждения ‘‘Объединенная дирекция заповедников Таймыра’’. Выпуск 2. Норильск: изд-во ‘‘Апекс’’. С. 29–45.

Гиляров М.С., 1954. Вид, популяция и биоценоз // Зоологический журнал. Т. 33. № 4. С. 769–778.

Данилкин А.А., 1999. Оленьи. Млекопитающие России и сопредельных регионов // Род Северные олени. М.: Геос. С. 301–364.

Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. Пер. с англ. М.: Мир. 184 с.

Дьяконов В.П., 1987. Справочник по алгоритмам и программам на языке бейсик для персональных ЭВМ. М.: Наука. 240 с.

Зырянов В.А., Винокуров Ю.И., 1990. Сравнительная эколого-морфологическая характеристика новорожденных диких и домашних северных оленей Таймыра // Ресурсы, экология и рациональное использование диких северных оленей в СССР. Новосибирск. С. 74-84.

Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука.144 с

Коли Г., 1979. Анализ популяций позвоночных. Пер. с англ. М.: Мир. 362 с.

*Колпащиков Л.А., Павлов Б.М.,*2001. Плодовитость самок диких северных оленей Таймыра // Научное обеспечение рационального природопользования Енисейского Севера. Новосибирск: ООО “Ревик-К”. С. 55–64.

Лэк Д., 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. Пер. с англ. М.: Изд-во иностранной литературы. 404 с.

Матвеева Н.В., 1998. Зональность в растительном покрове Арктики: Тр. Ботанического института им. Комарова. Вып. 21. СПб. 220 с.

Михайлов В.В., Колпащиков Л.А., Шапкин А.М., 2008. Проблемы контроля и управления популяцией диких северных оленей в современных социальных экономических условиях на севере Средней Сиби-

ри // Биологические ресурсы Крайнего Севера: современное состояние и перспективы использования. СПб.: ГУАП. С. 23–35.

Мичурин Л.Н., 1964. Дикий северный олень Таймырского полуострова и рациональное использование его запасов. Дис. ... канд. биол. наук. Норильск. 227 с.

Наумов Н.П., 1975. Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц) // Зоологический журнал. Т. 54. № 6. С. 832–847.

Новиков Г.А., 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Советская наука. 502 с.

*Песенко Ю.А.,*1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.

Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. Пер. с англ. М.: Мир. 400 с.

Плохинский Н.А., 1970. Биометрия. М.: Издательство Московского Университета. 368 с.

Сафронов В.М., Решетников И.С., Ахременко А.К., 1999. Северный олень Якутии. Новосибирск: Наука. 224 с.

Северцов С.А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.-Л.: изд-во АН СССР. 316 с.

Смирнов В.С., 1983. Принципы анализа возрастной структуры популяций по выборочным данным // Экология. № 1. С. 69–76.

Соколов А.А., 1999. Ретроспективная оценка по костным остаткам состояния популяций северных оленей (*Rangifer tarandus* L., 1758) из районов с разным уровнем радиационного загрязнения. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М. 27 с.

Филонов К.П., 1993. Оценка состояния популяции оленьих. М.: Наука. 272 с.

Шапкин А.М., 2004. Миграции, поведение и структура стад диких северных оленей в среднем течении р. Пясина осенью 2002г. // Актуальные проблемы природопользования на Крайнем Севере. Новосибирск. С. 46–53.

Шапкин А.М., 2009. Осенние миграции, миграционные потоки диких северных оленей и их пространственная структура в среднем течении реки Пясина // Биологические ресурсы Крайнего Севера: изучение и использование. СПб.: ГУАП. С. 156–165.

Шапкин А.М., 2012. Мониторинг основных группировок дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) в экосистеме Западного Таймыра. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет. 23 с.

Шапкин А.М., 2016. Анализ плодовитости самок таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) // Зоологический журнал. Т. 95. № 12. С. 1475–1486

Шапкин А.М., 2017. О фенотипической изменчивости таймырских тундровых диких северных оленей (*Rangifer tarandus*) // Генетика и разведение животных. № 1. С. 22–30.

Шапкин А.М., Арсентьева Н.Ф., 2006. Плодовитость самок диких северных оленей на Западном Таймыре // Биологические ресурсы Крайнего Севера: современное состояние и проблемы использования. Новосибирск. С. 77–88.

Шапкин А.М., Забелин М.М., 2016. Новые знания об угрозе существования таймырской популяции диких северных оленей. Система сохранения таймырской популяции диких северных оленей // Руководство. Норильск. 103 с.

Шапкин А.М., Арсентьева Н.Ф., Суханова Н.С., 2018. О показателях воспроизводства диких северных оленей в первом десятилетии XXI века на Таймыре // ТеррАрктика-2018: Биологические ресурсы и рациональное природопользование. Материалы IV Международной научно-практической конференции. Норильск. С. 112–115.

Юргенсон П.Б., 1966. Возрастная структура популяций и динамика плодовитости охотничьих животных // Зоологический журнал. Т. 45. № 2. С. 161–171.

Abraham K.F., Pond B.A., Tully S.M., Trim V., Hedman D., Chenier C., Racey G.D., 2012. Recent changes in summer distribution of migratory caribou on the southern Hudson Bay coast // Rangifer Specical Issue № 20. P. 269–276.

Banfield A.W., 1954. Preliminary investigation of the barren-ground caribou // Can. Wildl. Serv. 79 p.

Banfield A.W., 1957. The plight of the barren-ground caribou // J. Fauna Preservat. Soc. V. 4. Issue 1. P. 5–20.

Bergerud A.T., 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? // Rangifer Specical Issue № 9. P. 95–116.

Clarke C.H., 1940. A biological investigation of the Thelon Game Sanctura // Nat. Mus. Can. Bull. 96. (Biol. Ser. № 25). 135 p.

COSEWIC, 2004. COSEWIC assessment and update status report on the Peary caribou *Rangifer tarandus pearyi* and the barren-ground caribou *Rangifer tarandus groenlandicus* (Dolphin and Union population) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada (COSEWIC), Ottawa, Ont.

Environment Canada, 2009. Scientific review for the identification of critical habitat for woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), boreal population, in Canada. Environment Canada, Ottawa, Ont.

Fancy S.G., Pank L.F., Whitten K.R., Regelin W.L., 1989. Seasonal movements of caribou in Artic Alaska as determined by satellite // Canadian Journal of Zoology. V. 67. P. 644–650.

Fancy S.G., Whitten K.R., 1991. Selection of calving sites by Porcupine Herd caribou // Canadian Journal of Zoology. V. 69. P. 1736–1743.

Festa-Bianchet M., Ray J.C., Boutin S., Côte S.D., Gunn A., 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future // Canadian Journal of Zoology. V. 89. P. 419–434. https://doi.org/10.1139/Z11-025

Gunn A., Nixon W., 2007-2008. Rangifer Health & Body Condition Monitoring. Manual // Circum Arctic *Rangifer* Monitoring and Assessment (CARMA) Network. IPY-API International Polar Year Annee polaire internationale. 30 p.

Kelsall J.P., 1957. Continued barren-ground caribou studies // Can. Wildl. Serv., Wildl. Mgmt. Bull. Ser. I. № 12. 148 p.

Kelsall J.P., 1960. Cooperative studies of barren-ground caribou 1957-58 // Can. Wildl. Serv., Wildl. Mgmt. Bull. Ser. I. № 15. 14 p.

Klevezal G.A., 1996. Recording structures of mammals: determination of age and reconstruction of life history. Rotterdam/Brookfield, A.A. Balkema, Rotterdam. 274 p.

Lynn E. Noel, Jonn G. George, 2003. Caribou distribution during calving in the northeast National Petroleum he serve-Alaska, June 1998 to 2000 // Rangifer, Special Jussue № 14. P. 283–291.

Schaefer J.A., Veitch A.M., Harrington F.H., Brown W.K., Theberge J.B., Luttich S.N., 2001. Fuzzy structure and spatial dynamics of a declining woodland caribou population // Oecologia (Berl V. 126 (4). P. 507-514. https://doi.org/10.1007/s004420000555

Schmelzer I., Brazil J., Chubbs T., French S., Hearn B., Jeffery R., LeDrew L., Martin H., McNeill A., Nina R., Otto R., Phillips F., Mitchell G., Simon N., and Yetman G., 2004. Recovery strategy for three woodland caribou herds (*Rangifer tarandus caribou;* boreal population) in Labrador. Department of Environment and Conservation, Government of Newfoundland and Labrador, Corner Brook.

Scogland T., Wildl J., 1986. Density dependent food limitation and maximal production in wild reindeer herds // Manage. V. 50. (№ 2). P. 314–319.

Sorensen T., McLoughlin P.D., Hervieux D., Dzus E., Holan J., Wynes B., Boutin S., 2008. Determining sustainable levels of cumulative effects for boreal caribou // J. Wildl. Manage. V. 72. № 4. P. 900–905. https://doi.org/10.2193/2007-079

Stephenson R.O., 2005. Porcupine caribou herd management report // Caribou management report of survey and inventory activities 1 July 2002-30 June 2004. Alaska Department of Fish and Game. Project 3.0. Juneau. P. 219–234.

Thomas D.C., 1982. The relationship between fertility and bat reserves of Peary caribou // Canadian Journal of Zoology IV. LX. P. 597–602.

Thompson J.E., Abraham K.F., 1994. Range, Seasonal Distribution and Population Dynamics of the Pen Island Caribou Herd of Southern Hudson Bay // Ontario Ministry of Natural Resources, Final Technical Report, Moosonee, Ontario. 94 p.

Vors L.S., Boyce M.S., 2009. Global declines of caribou and reindeer // Global Change Biology 15 (11). P. 1365–2486.

Whitten K.R., Garner G.W., Mauer F.J., Harris R.B., 1992. Productivity and early calf survival in the Porcupine caribou herd // J. Wildl. Manage 56. P. 201–212.

Whitten K.R., 1995. Antler loss and udder distention in relation to parturition in caribou // J. Wildl. Manage 59. P. 273–277.

Zar J.H., 2010. Biostatistical analysis. Northern Illinois University, New Jersey. 944 p.

IMPLEMENTED REPRODUCTION OF THE TAIMYR WILD NORTHERN DEER (*RANGIFER TARANDUS*) IN THE PYASINA MIGRATORY FLOWS IN THE 2006–2007 REPRODUCTION CYCLE

A. M. Shapkin[1, *], N. S. Sukhanova[2, **]

[1]*Research Institute of Arctic Agriculture and Ecology, and Department of the Federal Krasnoyarsk Research Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Norilsk, 663302 Russia*

[2]*Professor Zhitkov Federal Russian Research Institute of Game Management and Farming, Kirov, 610035 Russia*

**e-mail: anatoliy-shapkin@rambler.ru*

***e-mail: nat55209@yandex.ru*

The results of studying the implemented reproduction of local migratory flows of the Taimyr wild reindeer population in the middle course of Pyasina River, at the border between the western and central parts of Taimyr Peninula (71°30′–71°43′ N), Siberia, are presented in the postnatal period of 2007. Reproduction studied in two different migratory flows showed a lower fecundity in the Puropyasina branch of the reindeer population, with 47 calves per 100 adult females recorded. In the second, Tareya-Pyasina local branch, the reproduction rates were estimated to have amounted to 64 calves per 100 adult females. In both migratory flows studied (n = 546), with various values of barreness in age groups, animals of all reproductive ages participated in breeding, ranging from 2 to 15 years. Based on the sampling volume (n = 72), the maximum reproduction contribution belonged to 7-year old females, the most numerous and fecund in both flows (lim: 0.450–0.475). Nevertheless, the highest values of age fecundity were recorded in 16-year old females (n = 14): 0.5 female per female of that age group, as well as in females of the oldest ages of 13–16 years (n = 16): 0.438 female per female of those age cohorts. However, because of their already low numbers (2.67 and 3.05% of the sample, respectively), their combined reproduction contribution to maintaining the productivity of the Pyasina flows yielded to the contribution by 7-year old females, which was estimated to have amounted to 13.74%. The greatest percentage of barren females was recorded among the youngest reproductive groups of 2 or 3 years old, being 76.0% and 83.7%, respectively. Fecundity was revealed to increase in wild Taimyr reindeers to a 4-year old age: 0.254 female per female of that age group, with barrness amounting to 49.2%. With each next year of age, the fecundity values grew to reach 0.404 female per 8-year old female. But then those fecundity parameters decreased: 0.393 or 0.342 female per 9- or 11-year old female, respectively. A gradual drop was likewise observed in the productivity of older reproductive groups due to their natural death or commercial elimination. During the 2006–2007 reproduction cycle, the fecundity value of adult wild reindeer females of the combined Pyasina migratory flows was estimated to have amounted to 38.7%, and the offspring value to 23.9%, or 61 calves per 100 mature females, The estimated weighted value of fecundity for these migratory reindeer flows averaged 0.306 female per adult female.

Keywords: Rangifer tarandus, migratory flows, Taimyr population, female, fecundity, barrenness, reprodyctive cycle