СОДЕРЖАНИЕ

Том 101, номер 6, 2022

Видовой состав и встречаемость свободноживущих плоских червей (Plathelminthes) в пресноводной фауне Среднего Поволжья
Р. П. Токинова, С. В. Бердник 603

Amboroppia bayartogtokhi gen. n., sp. n. (Acari, Oribatida, Oppiidae, Arcoppiinae) from Bolivia
S. G. Ermilov, J. Starý 616

Годичный цикл жизни муравейника *Formica* s. str. (Hymenoptera, Formicidae)
А. А. Захаров, Р. А. Захаров 623

Верхнеплейстоценовая авифауна из пещеры Аджи-Коба в горном Крыму
А. Н. Цвелых 641

Гнездовая экспансия большой белой цапли (*Casmerodius albus*, Ciconiiformes, Ardeidae) на Северо-Западе России
С. А. Коузов, В. М. Храбрый, С. В. Лукьянов, А. В. Кравчук, Ю. Ю. Смирнов, Е. В. Абакумов 655

Особенности вокализации и поведения пустынной славки (*Sylvia nana*, Sylviidae, Aves) в связи с ее положением в роде *Sylvia*
А. С. Опаев, А. В. Матюхин 679

Находка тура (*Bos primigenius* Bojanus 1825) в позднем голоцене Азии
П. А. Косинцев, А. З. Бейсенов, Д. О. Гимранов 687

Ископаемый волк (*Canis* sp.) из среднего течения реки Индигирка, верхний плейстоцен Якутии
В. В. Плотников, А. В. Протопопов, Наоки Сузуки, Люве Дален 693

Случаи охоты соболя (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) на кабаргу (*Moschus moschiferus*, Cetartiodactyla, Moschidae) в Якутии
А. В. Аргунов, Д. И. Тирский 703

Питание соболя (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) в разные сезоны года в Большехехцирском заповеднике (Хабаровский край)
К. Н. Ткаченко 709

Хроника и информация

VIII съезд Герпетологического общества имени А.М. Никольского при РАН “Современные герпетологические исследования Евразии” 3–9 октября 2021 г.
Е. А. Дунаев, И. В. Доронин 718

Contents

Volume 101, No 6, 2022

Species Composition and Occurrence of Free-Living Flatworms (Plathelminthes) in the Freshwater Fauna of the Middle Volga Region
R. P. Tokinova, S. V. Berdnik 603

Amboroppia bayartogtokhi gen. n., sp. n. (Acari, Oribatida, Oppiidae, Arcoppiinae) from Bolivia
S. G. Ermilov, J. Starý 616

The Annual Life Cycle of a Red Wood Ant Socium (Hymenoptera, Formicidae)
A. A. Zakharov, R. A. Zakharov 623

Upper Pleistocene Avifauna from Adzhi-Koba Cave in Mountainous Crimea
A. N. Tsvelykh 641

Breeding expansion of the Great White heron (*Casmerodius albus*, Ciconiiformes, Ardeidae) in the Northwest of Russia
S. A. Kouzov, V. M. Khrabry, S. V. Lukyanov, A. V. Kravchuk, Yu. Yu. Smirnov, E. V. Abakumov 655

Taxonomic Position of the Asian Desert Warbler (*Sylvia nana*, Sylviidae, Aves) Based on Its Vocalizations and Social Behavior
A. S. Opaev, A. S. Matyukhin 679

Finding the Aurochs (*Bos primigenius* Bojanus 1825) in the Late Holocene of Asia
P. A. Kosintsev, A. Z. Beisenov, D. O. Gimranov 687

Fossil Wolf (*Canis* sp.) from the Middle Reaches of the Indigirka River, Late Pleistocene of Yakutia
Valerii V. Plotnikov, Albert V. Protopopov, Naoki Suzuki, Love Dalen 693

Cases of Sable (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) Hunting on Musk Deer (*Moschus moschiferus*, Cetartiodactyla, Moschidae) in Yakutia
A. V. Argunov, D. I. Tirsky 703

The Sable's Diet (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) in Different Seasons of the Year in the Bol'shekhekhtsirsky Nature Reserve, Khabarovsky Krai
K. N. Tkachenko 709

Chronicle and Information

VIII Congress of the A.M. Nikolsky Herpetological Society of the Russian Academy of Sciences "Current Herpetological Research in Eurasia" 3–9 October 2021
E. A. Dunaev, I. V. Doronin 718

EDN: HNJBKM
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 603–615

УДК 574.5:595.123(470.343+41)

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ВСТРЕЧАЕМОСТЬ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ (PLATHELMINTHES) В ПРЕСНОВОДНОЙ ФАУНЕ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2022 г. Р. П. Токинова[a], *, С. В. Бердник[a]

[a] *Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, Казань, 420087 Россия*

**e-mail: r.tokin@rambler.ru*

Поступила в редакцию 24.03.2021 г.
После доработки 20.07.2021 г.
Принята к публикации 25.07.2021 г.

В результате обобщения собственного материала и анализа литературных данных в пресноводной фауне Среднего Поволжья (на территории республик Татарстан и Марий Эл) установлено присутствие 84 видов и 34 родов свободноживущих плоских червей (Plathelminthes: Catenulida, Rhabditophora). Таксономическая ревизия позволила упорядочить номенклатуру и синонимику выявленных видов, исключить “сомнительные” виды (*Mesostoma gonocephalum*, *Mesostoma viridatum*). Восемь видов (*Myostenostomum vanderlandi*, *Stenostomum constrictum*, *Stenostomum heebuktense*, *Macrostomum longituba*, *Koinocystis lacustris*, *Pontaralia beklemichevi*, *Microdalyellia tennesseensis* и *Phaenocora variodentata*) впервые отмечены в фауне России. Морфологические признаки еще двух лимнотифлопланид *Gieysztoria* sp. 1 и Typhloplanidae gen. sp. 1 не подходят под описание известных для России видов и нуждаются в дальнейших исследованиях. В дополнительном фактическом подтверждении нуждаются шесть видов микротурбеллярий (*Stenostomum ignavum*, *Dalyellia scoparia*, *Castrada chlorea* и др.), находки которых были отмечены в регионе более 100 лет назад. Анализ полученных данных позволил охарактеризовать зоогеографическую структуру и встречаемость ресничных червей в водных объектах Среднего Поволжья.

Ключевые слова: биологическое разнообразие, таксономия, турбеллярии, Татарстан, Марий Эл

DOI: 10.31857/S0044513422040122

Свободноживущие плоские черви являются обычными представителями бентосных и фитофильных сообществ беспозвоночных животных в пресноводных биоценозах, однако зачастую оказываются вне поля зрения исследователей в связи с микроскопически малыми размерами и скрытым образом жизни. В современной классификации Plathelminthes выделяют две монофилетические клады, принимаемые в ранге подтипов, Catenulida Graff 1905 и Rhabditophora Ehlers 1985. Вместе с тем прежнее название Turbellaria, просуществовавшее более 150 лет и теперь утратившее свое таксономическое значение, продолжает использоваться, прочно укрепившись в общественном научном сознании.

Наиболее ранние сведения по ресничным червям Среднего Поволжья приводятся Забусовым (1895), отметившим для водоемов г. Казани и ее окрестностей (Татарстан) 23 вида (без учета форм, определенных до рода). Следующий представитель этой группы *Phaenocora polycirra* был обнаружен в 1932 и 1934 гг. сотрудниками Татарской рыбохозяйственной станции на затопленной пойме в устье р. Свияги и на берегу Волги ниже г. Тетюши (Забусова, 1935). В 1938–1939 гг. при проведении гидробиологических исследований в солоноватом карстовом озере Большое Голубое (окрестности г. Казани) обнаружены триклады *Ijimia tenuis*, *Planaria polychroa* и *Dendrocoelum lacteum*, представляющие одну из наиболее обычных групп в донной фауне озера (Курбангалиева, Кашеварова, 1946). Целенаправленные фауно-таксономические исследования этой группы проведены во второй половине 20 века на этом и на других озерах г. Казани и Волжско-Камского заповедника; в Марий Эл исследования были продолжены на озерах Марийского Полесья и бассейна р. Илеть (Дыганова, 1980; Дыганова, Порфирьева, 1983, 1988). В итоге список триклад в регионе пополнился еще двумя видами – *Planaria torva* и *Bdellocephala punctata*. Указания на находки в окрестностях г. Казани *Mesostoma platygastricum* и *Bothromesostoma essenii* содержатся в статье с исследованием строения нервной системы этих прямокишечных микротурбеллярий (Го-

лубев, Малютина, 1991). Таким образом, в Среднем Поволжье, к началу наших исследований, сведения по турбелляриям имелись для территории двух республик, Татарстан (РТ) и Марий Эл (РМЭ); в общей сложности в фауне этого региона были выявлены 31 вид и 15 родов. Попытки обобщения данных по ресничным червям Средней Волги и ее бассейна предпринимались и ранее. В приложении к монографии "Волга и ее жизнь" приведен список турбеллярий из 72 видов и подвидов, на тот момент известных для фауны Волжского бассейна (Гагарин, 1978). При этом оценить число видов для исследуемой нами территории, опираясь на этот список, сложно, так как он не конкретизирован ссылками на местонахождения видов и источники данных. Эти сведения, впрочем, мы находим в "Каталоге Turbellaria пресных вод СССР", опубликованном вслед за монографией (Гагарин, Коргина, 1982). Из общего числа турбеллярий, включенных в его перечень, 18 видов отмечаются и для территории РТ. Наконец, в сравнительно недавнем обзоре по турбелляриям бассейна Волги (Коргина, 2005) из 116 установленных видов 22 вида отмечены для нашего региона. Как можно видеть, в обоих случаях списки для Среднего Поволжья оказываются не полными и нуждаются в уточнении. Кроме того, названия и таксономический статус некоторых видов, приводимые в литературе (особенно ранней), требуют детального пересмотра с учетом современных взглядов на таксономию и номенклатуру этой группы.

В последнее десятилетие авторами получены новые данные по ресничным червям в ряде водных объектов, расположенных на территории РТ и РМЭ (Tokinova et al., 2011; Токинова, Бердник, 2013, 2016; Токинова и др., 2016; Tokinova, Berdnik, 2017; Бердник, Токинова, 2020 и др.), что позволило существенно расширить представление о видовом разнообразии этой группы. Целью настоящего сообщения является обобщение и систематизация всех имеющихся сведений по составу и встречаемости свободноживущих плоских червей в фауне Среднего Поволжья (в пределах РТ и РМЭ) на основе собственных материалов и с учетом литературных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория Среднего Поволжья расположена в восточной части Русской равнины, в пределах лесной и лесостепной зон. Гидрографическим стержнем речной сети являются реки Волга и Кама, образующие в месте слияния Волжское и Камское ответвления Куйбышевского водохранилища, одного из крупнейших в мире по площади водного зеркала (Розенберг, 2009). К крупным притокам Волги относятся реки Илеть, Большая и Малая Кокшага (РМЭ), Свияга и Казанка (РТ), к притокам Камы – Вятка, Мёша, Зай и др. (РТ). Территория характеризуется развитием широкой сети больших и малых озер, стариц, водно-болотных угодий, временно пересыхающих водоемов и др. Исследования населения турбеллярий в разнотипных водных объектах Татарстана и Марий Эл проводились в ходе экологических экспедиций в 2009–2021 гг. (http://hydrobiolab.ipen-anrt.ru/expeditions). Для сборов использовались как традиционные подходы к отбору проб макрозообентоса и зоопланктона, так и специальные методы поиска и сбора фитофильной и мейобентической фауны (Руководство по методам..., 1983; Мокиевский и др., 2015). Также широко оказывалась помощь со стороны коллег, которые в ходе служебных или туристических поездок выезжали на водоемы в различные районы РТ и РМЭ и привозили образцы гидробиологических проб для изучения. В итоге исследованиями были охвачены водоемы и водотоки Среднего Поволжья, расположенные на территории городов Казань и Набережные Челны, девяти муниципальных районов Татарстана (Зеленодольский, Высокогорский, Лаишевский, Мамадышский, Кукморский, Балтасинский Арский, Альметьевский, Лениногорский) и двух районов Марий Эл (Волжский и Медведевский); в общей сложности 64 водных объекта (и участка – для протяженных объектов) (рис. 1).

Первичный разбор отобранных проб осуществлен без их предварительной фиксации в камеральных условиях с использованием стереоскопического микроскопа, при увеличении ×8–16. Объем собранного материала составил более 190 проб, содержащих около 3220 экз. турбеллярий.

Определение таксономической принадлежности обнаруженных червей проведено по прижизненным особенностям их морфологии. Диагностически значимые детали строения стилетных структур копулятивного аппарата у ряда таксонов изучены при увеличении до ×1000 (микроскоп ЛОМО Микмед–5) на тотальных препаратах, изготовленных на основе жидкости Фора-Берлезе (Рогозин, 1994). Для таксономической идентификации использованы определительные ключи Лютера (Luther, 1955, 1960), Евдонина (Евдонин, 1977), Рогозина (1994), Янга (Young, 2001) и др. Большая часть из обнаруженных в сборах экземпляров (95%) определена до уровня вида. Для обеспечения верифицируемости таксономических идентификаций материал сохранен в форме микрофотографий, видеозаписей (фиксация на электронные носители при помощи камеры ToupTek UCMOS05100KPA C-mount) и коллекции тотальных препаратов, которые хранятся в Институте проблем экологии и недропользования АН РТ (Казань).

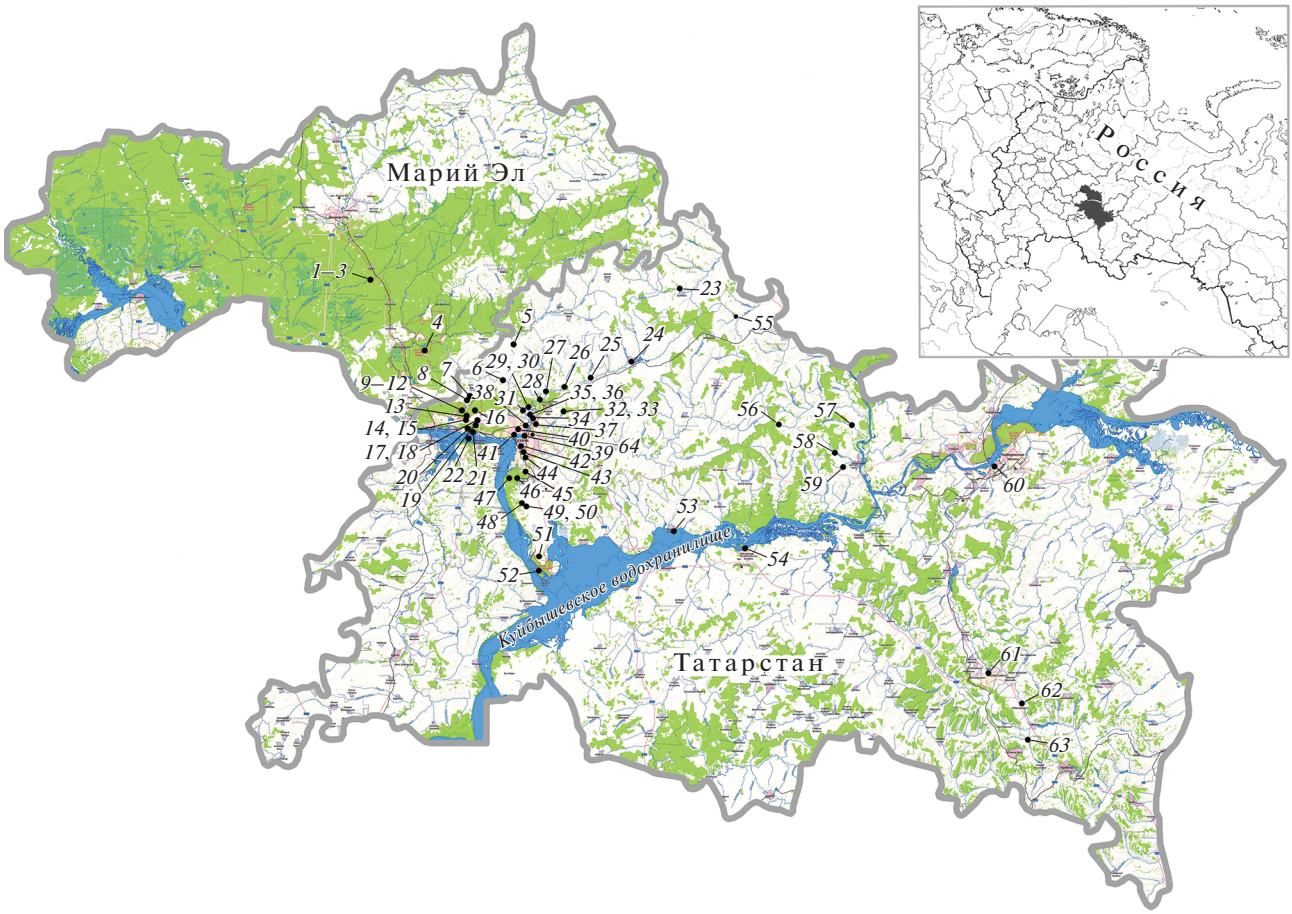


Рис. 1. Карта Республики Татарстан и Республики Марий Эл с указанием месторасположения исследованных авторами водных объектов: *1* – р. Малый Кундыш; *2* – старица р. Малый Кундыш; *3* – болотный ручей в басс. р. Малый Кундыш; *4* – оз. Конан-Ер; *5* – оз. Мочальное; *6* – оз. Юртушинское; *7* – оз. Шатуниха; *8* – р. Сумка и оз. Белобезводное; *9* – оз. Раифское; *10–12* – лужи на берегу оз. Раифское; *13* – озерцо в кв. № 80 Раифского лесничества; *14–15* – лужи у пос. Красницкий; *16* – оз. Линево; *17* – озеро в пос. Новая Тура; *18* – озеро к северу от пос. Новая Тура; *19* – озеро в пос. Ореховка; *20* – лужа вблизи ж/д платформы 774 км; *21–22* – Займищенский затон и оз. Дубовое мелководно-островной зоны Куйбышевского водохранилища; *23* – оз. Кара-Куль, Балтасинский р-н; *24* – родниковый ручей, г. Арск; *25* – р. Казанка у с. Сосмаги; *26* – старица р. Казанки у дер. Старые Бирюли; *27* – р. Казанка у н.п. Чернышевка; *28* – р. Казанка у пос. Дачное; *29–30* – оз. Проточное и Малое Голубые; *31* – оз. Большое Голубое; *32–33* – озеро и лужи в Пановском лесу; *34* – водоем у ж/д платформы 804 км; *35* – старица р. Казанки у пос. Бол. Дербышки; *36* – р. Киндерка у пос. Бол. Дербышки; *37* – оз. Комсомольское; *38* – р. Казанка, у ж/д моста; *39* – р. Казанка, устьевая область; *40* – водоем в Парке Победы; *41* – оз. Харовое; *42* – оз. Нижний Кабан; *43* – оз. Средний Кабан и лужи на его берегу; *44* – оз. Верхний Кабан (*37–44*, все г. Казань); *45–46* – временные лужи вдоль трассы Казань–пос. Боровое Матюшино; *47* – временная лужа у пос. Боровое Матюшино; *48* – оз. Архиерейское; *49–50* – оз. Черное у пос. Русское Никольское и к северу от него; *51* – оз. Моховое; *52* – протока Узкая; *53* – акватория водохранилища у пос. Рыбная Слобода; *54* –акватория водохранилища вблизи г. Чистополя; *55* – р. Бурец; *56* – р. Шия; *57* – р. Кумазанка; *58* – р. Ошма; *59* – р. Сипса; *60* – р. Мелекеска, г. Набережные Челны; *61* – пруд на притоке р. Бигашки, г. Альметьевск; *62* – р. Степной Зай у с. Тайсуганово; *63* – р. Степной Зай у с. Воздвиженка; *64* – р. Нокса.

Литературные сведения по турбелляриям обобщены за весь период фаунистических и гидробиологических исследований водных объектов РТ и РМЭ, начиная с работ Забусова (1894, 1895). Все указания на находки видов в исследуемом регионе проанализированы с позиций современных представлений о номенклатуре турбеллярий и их географическом распространении.

Классификация таксонов, номенклатура и синонимика видов, используемых в данной работе, приведены в соответствие с таксономическими сводками ведущих специалистов по этой группе (Larsson, Willems, 2010; Artois et al., 2013; Atherton, Jondelius, 2019; Tyler et al., 2006–2021; и др.). Сведения об ареалах видов заимствованы из опубликованных сводок (Artois et al., 2013).

Для характеристики видов, выявленных в исследуемом регионе Среднего Поволжья, использованы показатели встречаемости и относительного обилия, широко используемые в гидро-

биологических и фаунистических исследованиях (Песенко, 1982; Руководство по методам ..., 1983). Частота встречаемости вида определена как процентное отношение числа водных объектов, в которых вид обнаружен, к общему числу исследованных объектов. По величине этого показателя виды ранжированы на 5 групп, от единично до часто встречающихся. Для дифференциации видов по относительному обилию использована 3-балльная система оценки, в основу которой положена доля особей (%) вида из сообществ однотипных водных объектов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований в материале, собранном авторами в 2009–2021 гг., идентифицировано 76 видов ресничных червей (табл. 1). Восемь из них впервые отмечены в фауне России, это *Myostenostomum vanderlandi*, *Stenostomum constrictum*, *Macrostomum longituba*, *Koinocystis lacustris* и *Pontaralia beklemichevi* (Tokinova et al., 2011; Tokinova, Berdnik, 2017; Бердник, Токинова, 2020a), а также недавно обнаруженные *Stenostomum heebuktense* (24.08.2020 г., бассейн р. Кундыш, в ручье, вытекающем из болота), *Microdalyellia tennesseensis* (06.10.2021 г., Монастырская протока – оз. Средний Кабан, на глубине 1 м) и *Phaenocora variodentata* (01.07.2021 г., р. Нокса, в дночерпательных сборах). Представляют интерес и находки двух прямокишечных рабдитофор *Gieysztoria* sp. 1 и Typhloplanidae gen. sp. 1 (2015–2016 гг., пересыхающее озерцо в Дербышкинском лесу г. Казани), морфологические признаки которых не подходят под описания видов, известных для территории России. Особое внимание также привлекло обнаружение в Волжско-Камском заповеднике (оз. Шатуниха) катенулиды *M. vanderlandi*, ранее известной лишь по находкам из Южной Америки (Tokinova, Berdnik, 2017).

Из 31 вида турбеллярий, ранее указываемых для Среднего Поволжья по литературным источникам, нашими находками подтверждено присутствие 21 вида. Среди оставшихся в дополнительных исследованиях нуждаются виды, находки которых относятся к периоду более чем столетней давности. Так, ревизии требуют две формы, обнаруженные в 1893–1894 гг. в оз. Средний Кабан, мелких водоемах г. Казани и ее окрестностей и идентифицированные Забусовым как *Mesostoma gonocephalum* W. Silliman и *Mesostoma viridatum* M. Sch. (Забусов, 1895).

Присутствие *Strongylostoma gonocephalum* (Silliman 1884) (bas. *M. gonocephalum*) в исследуемом регионе является довольно сомнительным. К настоящему времени для вида, описанного Силлиманом в 1884 г. по материалу из канала Эри (США), достоверных находок в Европе не отмечено. Лютер (Luther, 1904) указывал на близкое сходство, если не идентичность, *M. gonocephalum* и *Strongylostoma radiata*. Графф (Graff, 1911, 1913), основываясь на изучении особей этого вида, обнаруженных в водоеме Рочестера (США), признает *S. gonocephalum* за валидный вид и приводит в качестве его диагностических признаков строение желточников, соединенных друг с другом в виде сети, и присутствие на переднем конце тела двух фронтальных ямок (“Grübchen flecken”). В описании особей *M. gonocephalum* из Казани не упомянуты ни особенности в строении желточников, ни наличие “Grübchen flecken”. Вероятно, речь здесь шла о *S. radiata*. Для взрослых особей этого вида характерны черный цвет глазного пигмента (в проходящем свете) и буроватая окраска тела, на которые указывает Забусов. Под названием *Castrada radiata* (млад. син. *S. radiata*) этот вид также указывается Забусовым, только относит он к этому виду формы с красными глазами и непигментированным телом, что характерно для более молодых особей этого вида.

Название *M. viridatum* Schultze 1851, под которым Забусов подразумевает тифлопланид с зоохлореллами, в настоящее время сведено в синонимы к *Typhloplana viridata* (Abildgaard 1789). Однако, как отмечается Лютером (Luther, 1963), к старым находкам *T. viridata* следует относиться с осторожностью и критикой. В XIX и начале XX века многие авторы к этому виду относили всех зеленых тифлопланид без изучения строения копулятивных органов. Трудностям с правильной идентификацией *T. viridata* поспособствовало и описание его мужского совокупительного органа, приведенное Граффом в своей монографии (Graff, 1882) со ссылкой на рисунок этого органа в работе Аллеза (Hallez, 1879; Pl. I, Fig. 6). На рисунке изображен пенис тифлопланиды в вывернутом состоянии, покрытый восемью кольцами хитиновых зубцов, по два кольца рядом; в семенном пузыре находится сперма, сгруппированная в четыре кластера. Аналогичное строение пениса *T. viridata* приводится и в отечественных публикациях (Забусов, 1900; и др.), авторы которых при этом цитируют Граффа. Между тем, по данным Лютера (Luther, 1963), у действительной *T. viridata* копулятивный орган в дистальной части пронизан тонким кутикулярным эякуляторным каналом, не несущим шипов. К какому же тогда виду может относиться форма копулятивного органа, изображенная в работе Аллеза? У тифлопланид, мужской совокупительный орган которых представлен циррусом с шипами (*Phaenocora*, *Opistomum*), шипы не образуют правильных колец. При этом сходное с изображением Аллеза строение имеется у *Castrada hofmanni*, копулятивная бурса которой содержит 1–4 бобовидных сперматофора, а ее стебель усажен мелкими шипиками, расположенными в несколько рядов (Luther, 1904; Taf. IV, Fig. 12). В результате этой путаницы в не-

Таблица 1. Свободноживущие плоские черви в фауне Среднего Поволжья (в пределах Татарстана и Марий Эл): видовой состав, встречаемость и относительное обилие

Названия таксонов	Год первого обнаружения в регионе и источник данных	Встречаемость в регионе	Относительное обилие видов в водных объектах разного типа							
			озера и их протоки	солоноватые карстовые озера (РТ)	Куйбышевское вдхр. (вкл. затоны, протоки)	временные водоемы и лужи	реки	пруды и старицы	болотные озерки и ручьи	число экз. всего
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Catenulida										
Catenula lemnae Dugés 1832	2014[A]	Ред				•				9
Myostenostomum bulbocaudatum Luther 1960	2013[A]	Един	•							2
Myostenostomum vanderlandi Rogozin 1992	2013[A]	Един	•							1
Rhynchoscolex simplex Leidy 1851 syn. *Stenostomum coluber* Leidig 1854	1893[1], 2013[A]	Изред	• •			•				17
Stenostomum anatirostrum Marcus 1945	2015[A]	Един				•				6
Stenostomum constrictum Luther 1960	2015[A]	Един*	•							1
Stenostomum grabbskogense Luther 1960	2013[A]	Изред	•			•	• •			9
Stenostomum heebuktense Larsson et Willems 2010	2020[A]	Един*							•	1
Stenostomum ignavum Vejdovsky 1880	1893[1]	–								0
Stenostomum leucops (Dugés 1828)	1893[1], 2009[A]	Част**	• • •	• •	• • •	• •	• • •	• •	• • •	306
Stenostomum unicolor Schmidt 1848 sensu stricto	2009[A]	Част**	• •	• •	• •	• •	• •		• •	79
Rhabditophora										
Macrostomorpha (надотряд): Microstomidae										
Microstomum giganteum Hallez 1878	2021[A]	Един	•							2
Microstomum lineare (Müller 1774)	1893[1], 2010[A]	Част**	• • •	•	• • •	•	• •		• •	240
Macrostomorpha (надотряд): Macrostomidae										
Macrostomum distinguendum Papi 1951 *Macrostomum hystrix* Örsted 1843 sensu Zabusow, 1895	1893[1], 2015[A]	Изред				• •	• •			41
Macrostomum finnlandense Ferguson 1940 *Macrostomum viride* Beneden 1870 sensu Zabusow, 1895	1893[1], 2013[A]	Ред	•							1
Macrostomum longituba Papi 1953	2016[A]	Един			•					1
Macrostomum lutheri Beklemischev 1927	2013[A]	Един	• •							38

Таблица 1. Продолжение

Названия таксонов	Год первого обнаружения в регионе и источник данных	Встречаемость в регионе	Относительное обилие видов в водных объектах разного типа							
			озера и их протоки	солоноватые карстовые озера (РТ)	Куйбышевское вдхр. (вкл. затоны, протоки)	временные водоемы и лужи	реки	пруды и старицы	болотные озерки и ручьи	число экз. всего
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Macrostomum sp. cf. *orthostylum* Braun 1885	2014[A]	Един		•						1
Macrostomum rostratum Papi 1951	2009[A]	Обыч	•	•	• • •	• •	• •			35
Macrostomum stepposus Rogozin 2012	2013[A]	Ред	•				•			2
Prorhynchida (отряд)										
Geocentrophora baltica (Kennel 1883)	2015[A]	Един				•				2
Geocentrophora sphyrocephala de Man 1876	2015[A]	Ред				•				6
Prorhynchus stagnalis Schultze 1851	2014[A]	Ред**				•	•			3
Prolecithophora (отряд)										
Plagiostomum lemani (Forel et Du Plessis 1874)	2014[A]	Изред		• •			• •	•		25
Tricladida (отряд)										
Bdellocephala punctata (Pallas 1774)	Ранее 1980[2], 2016[A]	Един						•		2
Dendrocoelum lacteum (Müller 1774)	1938–1939[3], 2014[A]	Един		• •						251
Planaria torva (Müller 1774)	Ранее 1980[2], 2014[A]	Един		• •						161
Polycelis tenuis Ijima 1884 syn. *Ijimia tenuis* (Ijima 1884)	1938–1939[3], 2009[A]	Изред**	• •	• • •				• • •		806
Schmidtea lugubris (Schmidt 1861) syn. *Dugesia lugubris* (Schmidt 1861) *Planaria polychroa* Schmidt 1861 sensu Kurbangalieva, Kashevarova, 1946	1938–1939[3], 2021[A]	Ред	•							2
Rhabdocoela (отряд)										
Kalyptorhynchia (подотряд)										
Gyratrix hermaphroditus Ehrenberg 1831 sensu lato syn. *Gyrator hermaphroditus* Ehrenberg 1835	1893[1], 2009[A]	Част**	• •	• • •	• •	• • •	• • •	• • •	• •	414
Opisthocystis goettei (Bresslau 1906)	2015[A]	Един					• •			5

Таблица 1. Продолжение

Названия таксонов	Год первого обнаружения в регионе и источник данных	Встречаемость в регионе	Относительное обилие видов в водных объектах разного типа							
			озера и их протоки	солоноватые карстовые озера (РТ)	Куйбышевское вдхр. (вкл. затоны, протоки)	временные водоемы и лужи	реки	пруды и старицы	болотные озерки и ручьи	число экз. всего
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Koinocystis lacustris Meixner 1926	2010[A]	Един	•							2
Pontaralia beklemichevi Mack-Fira 1968	2009[A]	Ред	• •							9
Dalytyphloplanida (подотряд)										
Neodalyellida										
Provortex sphagnorum (Sekera 1912)	2015[A]	Един					•			1
Neotyphloplanida: Limnotyphloplanida										
Dalyelliidae										
Castrella truncata (Abildgaard, 1789) syn. *Vortex truncatus* Ehrenberg 1831	1893[1], 2013[A]	Обыч**	• •	• •	•	• •	• •			47
Dalyellia penicilla (Braun 1885)	2015[A]	Един				• •				9
Dalyellia scoparia (Schmidt 1858) bas. *Vortex scoparius* Schmidt 1858	1893[1]	–								0
Dalyellia viridis (Shaw 1791) syn. *Vortex viridis* Schultze 1851	1894[1]	–								0
Gieysztoria cuspidata (Schmidt 1861)	2009[A]	Ред	• •	•			•			18
Gieysztoria expedita (Hofsten 1907)	2013[A]	Изред	•			•				9
Gieysztoria rubra (Fuhrmann 1894)	2015[A]	Ред				•				8
Gieysztoria sibirica (Plotnikow 1905)	2015[A]	Един				•				4
Gieysztoria virgulifera (Plotnikow 1906)	2015[A]	Един*	•							4
Gieysztoria sp. 1	2015[A]	Един				•				1
Microdalyellia armigera (Schmidt 1861)	2014[A]	Ред	•	•						2
Microdalyellia brevimana (Beklemischev 1921)	2009[A]	Ред	•				• •			16
Microdalyellia fairchildi (Graff 1911)	2021[A]	Един	•							2
Microdalyellia fusca (Fuhrmann 1894)	2009[A]	Ред	•	• •			•			18

Таблица 1. Продолжение

Названия таксонов	Год первого обнаружения в регионе и источник данных	Встречаемость в регионе	Относительное обилие видов в водных объектах разного типа							
			озера и их протоки	солоноватые карстовые озера (РТ)	Куйбышевское вдхр. (вкл. затоны, протоки)	временные водоемы и лужи	реки	пруды и старицы	болотные озерки и ручьи	число экз. всего
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Microdalyellia kupelwieseri (Meixner 1915)	2014[A]	Ред		• •		•				14
Microdalyellia nanella (Beklemischev 1921)	2013[A]	Изред	•			• •				48
Microdalyellia picta (Schmidt 1848) bas. *Vortex pictus* Schmidt 1848	1893[1], 2013[A]	Обыч	•			• •				44
Microdalyellia tennesseensis (Ruebush et Hayes 1939)	2021[A]	Един	•							11
Sergia sergia (Beklemischev 1918)	2015[A]	Ред*	•					•		3
Typhloplanidae										
Bothromesostoma essenii Braun 1885	Ранее 1991[4], 2015[A]	Изред**	•				• • •			36
Bothromesostoma personatum (Schmidt 1848)	1893[1], 2015[A]	Обыч**	•		• •	• • •				128
Castrada (*Castrada*) *armata* (Fuhrmann 1894)	2015[A]	Ред*	•					• •		4
Castrada (*Castrada*) *chlorea* Braun 1885	1894[1]	–								0
Castrada (*Castrada*) *hofmanni* Braun 1885 *Mesostoma viridatum* Schultze 1851 sensu Zabusow, 1895	1893[1], 2015[A]	Изред**	• • •	•						70
Castrada (*Castrada*) *lanceola* (Braun 1885) bas. *Mesostoma lanceola* Braun 1885	1894[1]	–								0
Castrada (*Castrada*) *luteola* Hofsten 1907	2014[A]	Един		•						3
Castrada (Castrada) perspicua (Fuhrmann 1894)	2021[A]	Един				•				4
Dochmiotrema limicola Hofsten 1907	2017[A]	Един	•							2
Mesostoma craci Schmidt 1858	1893[1], 2016[A]	Изред				• •				26
Mesostoma ehrenbergii (Focke 1836)	1894[1], 2016[A]	Ред				• •				13
Mesostoma lingua (Abildgaard 1789) syn. *Mesostoma cyathus* Schmidt 1858	1893[1], 2015[A]	Изред	• •			• •				57
Mesostoma productum (Schmidt 1848)	1893[1]	–								0
Mesostoma punctatum Braun 1885	2015[A]	Ред				•				3
Mesostoma platygastricum Hofsten 1924	Ранее 1991[4]	–								0

Таблица 1. Окончание

Названия таксонов	Год первого обнаружения в регионе и источник данных	Встречаемость в регионе	Относительное обилие видов в водных объектах разного типа							
			озера и их протоки	солоноватые карстовые озера (РТ)	Куйбышевское вдхр. (вкл. затоны, протоки)	временные водоемы и лужи	реки	пруды и старицы	болотные озерки и ручьи	число экз. всего
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Olisthanella obtusa (Schultze 1851)	2013[A]	Изред**	•			• •		•		12
Olisthanella palmeni Nasonov 1917	2015[A]	Ред**	•							7
Olisthanella truncula (Schmidt 1858)	2014[A]	Изред	•			• •				20
Opistomum arsenii Nasonov 1917	2015[A]	Един*	•							1
Opistomum immigrans Ax 1956	2014[A]	Един	•							1
Phaenocora polycirra Beklemischev 1929	1932, 1934[5]	–								0
Phaenocora rufodorsata (Sekera 1903)	2014[A]	Един		•						1
Phaenocora typhlops (Vejdovsky 1880)	2013[A]	Изред	• •				•			10
Phaenocora unipunctata (Örsted 1843)	2011[A]	Обыч	• •			• •	• •			26
Phaenocora variodentata Meixner 1915	2021[A]	Ред					•			4
Rhynchomesostoma rostrata (Müller 1774) syn. *Mesostoma rostratum* Ehrenberg 1836	1893[1], 2014[A]	Ред**				• •			•	26
Strongylostoma cirratum Beklemischev 1921	2015[A]	Един			•					1
Strongylostoma radiata (Müller 1774) syn. *Castrada radiata* Graff 1882 *Mesostoma gonocephalum* Silliman 1884 sensu Zabusow, 1895	1893[1], 2013[A]	Обыч**	•	•		•	•	•		11
Strongylostoma simplex Meixner 1915	2014[A]	Изред**				•				15
Typhloplanidae gen. sp. 1	2016[A]	Един				•				1
Typhloplanella opaca Nasonov 1923	2015[A]	Един	•							1
Число исследованных водных объектов	–	–	21	3	5	12	16	4	3	–

Примечания. syn. – синоним, bas. – базионим, прочерк – нет данных.
* – виды, присутствовавшие в сборах только из РМЭ, ** – виды, присутствовавшие в сборах из РМЭ и РТ.
Источник данных: [1] Забусов, 1895; [2] Дыганова, 1980; Дыганова, Порфирьева, 1983, 1988; [3] Курбангалиева, Кашеварова, 1946; [4] Голубев, Малютина, 1991; [5] Забусова, 1935; [A] данные авторов.
Частота встречаемости: Един – виды с единственно известным локалитетом, Ред – редко встречающиеся (3–5%), Изред – изредка (6–10%), Обыч – обычно (11–20%) и Част – часто встречающиеся (30–50%).
Относительное обилие: • – в малом количестве, • • – в умеренном, • • • – в значительном количестве.

которых случаях за *T. viridata* могли принимать другие виды зеленых тифлопланид, таких как *C. hofmanni*, как это произошло, по нашему мнению, с особями из водоемов г. Казани.

Шесть видов, упоминаемых Забусовым для водоемов Казани, обнаружены не были. Для трех из них (*Stenostomum ignavum*, *Dalyellia scoparia*, *Castrada chlorea*) это указание, датируемое концом XIX века, до сих пор остается единственным для территории Волжского бассейна.

Отметим, что в итоговый список видов не включен *Tetracelis marmorosa* (Müller 1774), ранее указываемый нами для оз. Средний Кабан (Токинова, Бердник, 2013). Сначала за эту тифлопланиду нами была принята ювенильная особь *Plagiostomum lemani*, обнаруженная в единственном экземпляре и ошибочно идентифицированная из-за внешнего сходства этих видов (присутствие четырех глазков и мраморный рисунок дорсальных покровов тела). В последующих исследованиях, в 2018 и 2019 гг., находки в р. Казанке половозрелых особей с полностью сформированным копулятивным аппаратом позволили нам уверенно идентифицировать эту форму как *P. lemani*.

Таким образом, на основе обобщения собственного материала и критически переработанных литературных данных подготовлен таксономический список катенулид и рабдитофор, обнаруженных в пресноводной фауне на территории Республики Татарстан и Республики Марий Эл (табл. 1). Список включает в общей сложности 84 вида и 34 рода: в РТ выявлено 78 видов, в РМЭ – 20 видов. По богатству видов основные таксономические группы (ранга семейства и выше) расположены следующим образом: Limnotyphloplanida (50 видов), Catenulida (11), Macrostomidae (7), Tricladida (5), Prorhynchida (3); наименьшим числом видов представлены, как правило, преимущественно морские таксоны – Kalyptorhynchia (4), Microstomidae (2), Prolecithophora и Neodalyellida (по одному виду).

Господствующей среди ресничных червей пресных вод является Limnotyphloplanida, пресноводная по происхождению группа, насчитывающая в пресных водах Палеарктики не менее 331 вида (Schockaert et al., 2008; Van Steenkiste et al., 2013). В фауне Среднего Поволжья ее видовое богатство формируется за счет родов *Microdalyellia* (8), *Gieysztoria*, *Mesostoma* и *Castrada* (по шесть видов), *Phaenocora* (5) и др. В действительности разнообразие этой группы может быть еще выше. Значительное число особей лимнотифлопланид (более 100 экз.) в собранном материале не удалось идентифицировать до вида, так как они были представлены ювенильными особями, без сформированного копулятивного аппарата (признаки которого являются диагностически значимыми).

Планарии (Tricladida, Continenticola), наряду с лимнотифлопланидами, также относятся к наиболее многочисленной в Палеарктике группе ресничных червей (Schockaert et al., 2008). На европейском континенте их высокое разнообразие приурочено, в основном, к древним озерам и горным системам альпийской складчатости (Порфирьева, Дыганова, 1987). На обширных равнинных территориях их богатство невелико; в Среднем Поволжье встречается 5 наиболее обычных европейских видов (Дыганова, 1980; Дыганова, Порфирьева, 1983, 1988). Все они присутствовали и в наших сборах. Наиболее часто и в обилии встречающийся вид *Polycelis tenuis* – обитатель озер и стариц восточной части Предкамья. Относительно другого вида – *Polycelis nigra* (Müller 1774) – данных о его присутствии в Среднем Поволжье нет (Порфирьева, Дыганова, 1987). К редким представителям планарий следует отнести *Bdellocephala punctata*, которая нами отмечена однажды в старице р. Казанки у д. Старые Бирюли (май–июнь 2016 г.). Единственное известное местообитание другой планарии – *Dendrocoelum lacteum* – система Голубых озер (2014–2017 гг.), где вид постоянно отмечается начиная с 1930-х годов (Курбангалиева, Кашеварова, 1946; Дыганова, 1980; Дыганова, Порфирьева, 1988; Уникальные экосистемы ..., 2001). Оба этих редких вида внесены в Красную книгу РТ (2016) и нуждаются в охране своих местообитаний.

В зоогеографической структуре населения ресничных червей Среднего Поволжья 46 видов (или 55%) имеют палеарктическое распространение. Еще 9 видов (11%) имеют голарктическое распространение. Оставшаяся треть видов (33%) выходит за пределы Голарктики, встречаясь в трех и более зоогеографических областях. Из них космополитное или близкое к таковому распространение имеют 3 вида микротурбеллярий (*Prorhynchus stagnalis*, *Gyratrix hermaphroditus* и *Mesostoma ehrenbergii*) (Artois et al., 2013).

По географическому распространению в водных объектах Среднего Поволжья выделяется группа из четырех наиболее часто встречающихся видов: *Stenostomum leucops* (51%), *Gyratrix hermaphroditus* (43%), *Stenostomum unicolor* (33%) и *Microstomum lineare* (30%). Все они относятся к эврибионтным формам, обитающим почти во всех исследованных типах водных объектов: озерах, реках и их старицах, временно пересыхающих водоемах и лужах, болотах и в Куйбышевском водохранилище. Наиболее многочисленную группу из 32 видов составляют формы, обнаруженные лишь в одном из водных объектов.

Наиболее предпочтительной зоной обитания в водоемах для ресничных червей (*S. leucops*, *M. lineare*, *G. hermaphroditus*) является зона фитали, образуемая различными сообществами высших

водных растений, водных мхов или макроводорослей. Встречаются турбеллярии (*Pontaralia beklemichevi*, *Macrostomum longituba*) в обрастании подводных субстратов, в том числе с дрейссеной, на нижней стороне камней (планарии), на поверхности мягких грунтов. В озерах обычно населяют литоральную зону в спокойных зарастающих макрофитами местах. В вертикальном распределении способны опускаться на глубину до 15 м (*Phaenocora rufodorsata*, оз. Большое Голубое).

Микротурбеллярии, благодаря своей способности непродолжительное время находиться в толще воды, могут встречаться и в зоопланктоне. В планктоне открытой акватории крупных водоемов их обнаружить сложно; возможные биотопы – в толще воды в зоне фитали или у берега, в мелководных водоемах и лужах. Плотность червей при этом может достигать около 580 экз./м^3 (Dalyelliidae spp., *G. hermaphroditus*, *Rhynchomesostoma rostrata*, весенний водоем в лесу у пос. Боровое Матюшино).

Представители отряда Prorhynchida выделяются широким спектром местообитаний, встречаясь как в пресных водах, так и в лесных почвах (Беклемишев, 1949; Steinbock, 1927; Luther, 1960; Adl et al., 2006). В Среднем Поволжье мы находили *Geocentrophora baltica* и *Geocentrophora sphyrocephala* в лесных весенних лужах, до 0.5 м глубиной, с прошлогодним лиственным опадом при температуре воды 0.9–2.8°С (Волжско-Камский заповедник).

Таким образом, в результате проведенных исследований был подготовлен список свободноживущих плоских червей, встречающихся на территории Среднего Поволжья; таксономическая ревизия позволила упорядочить современную номенклатуру и синонимику видов, исключить “сомнительные” виды. В дальнейшем исследовании нуждаются 8 видов, признаки двух из которых, *Gieysztoria* sp. 1 и Typhloplanidae gen. sp. 1, не подходят под описание известных для России видов; находки шести других были отмечены в регионе более 100 лет назад и требуют дополнительного фактического подтверждения. Систематизация имеющихся материалов позволила охарактеризовать зоогеографическую структуру населения, встречаемость и относительное обилие ресничных червей в водных объектах исследуемой территории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи выражают благодарность своим коллегам, Л.Е. Буторовой, Д.С. Любарскому, Т.А. Гордиенко, И.И. Зиганшину и А.Р. Валетдинову за помощь, оказанную при сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В.Н., 1949. Ресничные черви (Turbellaria) // Жизнь пресных вод СССР. Т. 2. Под ред. В.И. Жадина. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 10–34.

Бердник С.В., Токинова Р.П., 2020. Новые для фауны Волжского бассейна виды макростоморфных и прямокишечных ресничных червей (Platyhelminthes: Rhabditophora) // Российский журнал прикладной экологии. № 2. С. 3–8.

Бердник С.В., Токинова Р.П., 2020a. Первое обнаружение микротурбеллярии *Macrostomum longituba* Papi, 1953 (Platyhelminthes: Rhabditophora) в пресноводной фауне России // Зоологический журнал. Т. 99. № 12. С. 1434–1436.

Гагарин В.Г., 1978. Состав флоры и фауны Волги. Класс Ресничные черви // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние. С. 322.

Гагарин В.Г., Коргина Е.М., 1982. Каталог Turbellaria пресных вод СССР // ИБВВ АН СССР. Борок. Деп. в ВИНИТИ. № 4265-82. 57 с.

Голубев А.И., Малютина Л.В., 1991. Тонкое строение мозга прямокишечных турбеллярий // Вопросы эволюционной морфологии. Нервная система турбеллярий. Казань: Изд-во Казан. ун-та. С. 47–56.

Дыганова Р.Я., 1980. Планарии окрестностей Казани // Тез. докл. конф. молодых ученых. Казань. С. 90–93.

Дыганова Р.Я., Порфирьева Н.А., 1983. К вопросу о распространении планарии в водоемах Заволжья // Тез. докл. 3-й Поволжской конф. “Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов”. Казань: Издво КГУ. С. 171–174.

Дыганова Р.Я., Порфирьева Н.А., 1988. Сведения по видовому составу, систематике и распространению планарий (Tricladida, Paludicola) Поволжья // Экология, охрана и воспроизводство животных Среднего Поволжья. Казань. С. 26–32.

Евдонин Л.А., 1977. Хоботковые ресничные черви Kalyptorhynchia фауны СССР и сопредельных стран. В серии: Фауна СССР. Новая серия. № 115. Л.: Наука. 400 с.

Забусов И.П., 1894. Microstomidae O. Schm. окрестностей г. Казани // Труды Казанского общества естествоиспытателей. Т. 27. Вып. 5. С. 1–36.

Забусов И.П., 1895. Очерк фауны прямокишечных турбеллярий окрестностей г. Казани // Прилож. к протоколу засед. Общества естествоиспытателей при Казан. ун-те. № 151. С. 1–15.

Забусов И.П., 1900. Наблюдения над ресничными червями (Turbellaria) Соловецких островов // Труды Общества естествоиспытателей при Имп. Казан. ун-те. Т. 34. Вып. 4. С. 1–208.

Забусова З.И., 1935. Нахождение *Phaenocora polycirra* Bek. в Татарской республике // Учен. Зап. Казан. гос. ун-та. Т. 95. № 8. С. 7–9.

Коргина Е.М., 2005. История изучения и современное состояние фауны турбеллярий бассейна Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Дом печати. С. 151–164.

Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы), 2016. Глав. ред. Назиров А.А. Изд. 3-е. Казань: Идел-Пресс. 760 с.

Курбангалиева Х.М., Кашеварова О.В., 1946. Гидробиологическая характеристика Голубого озера // Учен. зап. Казан. ун-та. Т. 106. Кн. 3. С. 71–91.

Мокиевский В.О., Колбасова Г.Д., Пятаева С.В., Цетлин А.Б., 2015. Мейобентос. Методическое пособие по полевой практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 199 с.

Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.

Порфирьева Н.А., Дыганова Р.Я., 1987. Планарии Европейской части СССР. Морфология, систематика, распространение. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 190 с.

Рогозин А.Г., 1994. Класс Ресничные черви (Turbellaria) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные. Под ред. С.Я. Цалолихина. С.-Пб.: Наука, ЗИН РАН. С. 18–50.

Розенберг Г.С., 2009. Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра. 477 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений, 1983. Под ред. Абакумова В.А. Л.: Гидрометеоиздат. 240 с.

Токинова Р.П., Бердник С.В., 2013. Ресничные черви (Plathelminthes, “Turbellaria”) озерной системы Кабан (г. Казань) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 155. Кн. 3. С. 195–207.

Токинова Р.П., Бердник С.В., 2016. Микротурбеллярии (Platyhelminthes: Catenulida, Rhabditophora) природного заказника “Голубые озера” (Среднее Поволжье) // Российский журнал прикладной экологии. № 3. С. 15–18.

Токинова Р.П., Бердник С.В., Гордиенко Т.А., 2016. Видовой состав микротурбеллярий (Plathelminthes: Catenulida, Rhabditophora) водоемов Волжско-Камского заповедника и его охранной зоны // Труды Волжско-Камского гос. природного биосферного заповедника. Казань. Вып. 7. С. 91–102.

Уникальные экосистемы солоноватоводных карстовых озер Среднего Поволжья, 2001. Под. ред. А.Ф. Алимова, Н.М. Мингазовой. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 256 с.

Adl S.M., Ruiz-Trillo I., Wilson M.L., 2006. Observations on a *Geocentrophora* sp. (Lecithoepitheliata) flatworm from forest soils in Nova Scotia // Journal Natural History. 40. P. 1381–1387.

Artois T., Schockaert E., Tyler S., 2013. World checklist of freshwater Turbellaria [World Wide Web electronic publication]. Available online at http://fada.biodiversity.be/group/show/3 [14.03.2021]

Atherton S., Jondelius U., 2019. A taxonomic review and revisions of Microstomidae (Platyhelminthes: Macrostomorpha) // PLoSONE. 14(4): e0212073.

Graff L., 1882. Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig. 442 p.

Graff L., 1911. Acoela, Rhabdocoela und Alloeocoela des Ostends der Vereinigten Staaten von America // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. Bd. 99. S. 1–108.

Graff L., 1913. Turbellaria II. Rhabdocoelida. Das Tierreich, Berlin. 484 p.

Hallez P., 1879. Contributions a l`histoire naturelle des Turbellaries // Travaux de l`institut zoologique de Lille et de la station maritime de Wimereux. F. 2. P. 1–213.

Larsson K., Willems W., 2010. Report on freshwater Catenulida (Platyhelminthes) from Sweden with the description of four new species // Zootaxa. V. 2396. P. 1–18.

Luther A., 1904. Die Eumesostominen // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. Bd. 77. S. 1–273.

Luther A., 1955. Die Dalyelliiden (Turbellaria Neorhabdocoela). Eine Monographie // Acta zoologica Fennica. V. 87. S. 1–337.

Luther A., 1960. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. I. Acoela, Catenulida, Macrostomida, Lecithoepitheliata, Prolecithophora, und Proseriata // Fauna Fennica. Bd. 7. S. 1–155.

Luther A., 1963. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. IV. Neorhabdocoela 2. Typhloplanoida: Typhloplanidae, Solenopharyngidae und Carcharodopharyngidae // Fauna Fennica. Bd. 16. S. 1–163.

Schockaert E.R., Hooge M., Sluys R., Schilling S., Tyler S., Artois T., 2008. Global diversity of free living flatworms (Platyhelminthes, “Turbellaria”) in freshwater // Hydrobiologia. 595. P. 41–48.

Steinbock O., 1927. Monographie der Prorhynchidae (Turbellaria) // Zeitschrift Morphol. Okol. Tiere. Bd. 8. S. 538–662.

Tokinova R.P., Berdnik S.V., 2017. Report on two rare microturbellaria *Myostenostomum* (Platyhelminthes: Catenulida) the Volga River Basin // Zoosystematica Rossica. Vol. 26 (2). P. 199–204.

Tokinova R.P., Berdnik S.V., Ratushnyak A.A., 2011. First record of *Pontaralia beklemichevi* Mack-Fira, 1968 (Platyhelminthes: Rhabdocoela: Kalyptorhynchia) from the Russian Federation // Zootaxa. No. 2973. P. 66–68.

Tyler S., Artois T., Schilling S., Hooge M., Bush L.F. (eds), 2006–2021. World List of turbellarian worms: Acoelomorpha, Catenulida, Rhabditophora [World Wide Web electronic publication]. Available online at http://www.marinespecies.org/turbellarians [Accessed 2021-01-21]

Young J.O., 2001. Keys to the freshwater microturbellarians of Britain and Ireland with notes on their ecology // Cumbria: Freshwater Biological Association. 142 p.

Van Steenkiste N., Tessens B., Willems W., Backeljau T., Jondelius U. et al., 2013. A comprehensive molecular phylogeny of Dalytyphloplanida (Platyhelminthes: Rhabdocoela) reveals multiple escapes from the marine environment and origins of symbiotic relationships // PLoS ONE. 8 (3): e59917.

SPECIES COMPOSITION AND OCCURRENCE OF FREE-LIVING FLATWORMS (PLATHELMINTHES) IN THE FRESHWATER FAUNA OF THE MIDDLE VOLGA REGION

R. P. Tokinova[1, *], S. V. Berdnik[1]

[1]*Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use, Tatarstan Academy of Sciences, 28, Daurskaya st., Kazan, 420087 Russia*

**e-mail: r.tokin@rambler.ru*

Eighty-four species and thirty-four genera of free-living flatworms (Plathelminthes: Catenulida, Rhabditophora) are revealed to presently occur in the freshwater fauna of the Middle Volga region (the Tatarstan and Mari El republics), based on our personal material and literature records. A taxonomic revision has allowed us to refine the nomenclature and synonymies of the all identified species, to get rid of "dubious" names (*Mesostoma gonocephalum*, *Mesostoma viridatum*). Eight species (*Myostenostomum vanderlandi*, *Stenostomum constrictum*, *Stenostomum heebuktense*, *Macrostomum longituba*, *Koinocystis lacustris*, *Pontaralia beklemichevi*, *Microdalyellia tennesseensis* и *Phaenocora variodentata*) recorded for the first time in the fauna of Russia. The morphological features of two limnotyphloplanids, *Gieysztoria* sp. 1 and Typhloplanidae gen. sp. 1, fail to fit into the characteristics of the species known to the fauna of Russia. Additional factual confirmation is needed for further six microturbellarian species recorded from the region more than 100 years ago. An analysis of the data obtained allows for the zoogeographic structure and occurrence of free-living flatworms in the water bodies of the Middle Volga region to be characterized.

Keywords: biological diversity, taxonomy, turbellarians, Tatarstan, Mari El

EDN: HFZJPS
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 616–622

УДК 595.4

AMBOROPPIA BAYARTOGTOKHI GEN. N., SP. N. (ACARI, ORIBATIDA, OPPIIDAE, ARCOPPIINAE) FROM BOLIVIA

© 2022 S. G. Ermilov[a], *, J. Starý[b], **

[a] *Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia*
[b] *Biology Centre of the Czech Academy of Sciences, Institute of Soil Biology, České Budějovice, CZ-37005 Czech Republic*
**e-mail: ermilovacari@yandex.ru*
***e-mail: jstary@upb.cas.cz*

Received April 30, 2021
Revised May 5, 2021
Accepted May 6, 2021

We propose a new oribatid mite genus, *Amboroppia* gen. n. (Oribatida, Oppiidae, Arcoppiinae), with *Amboroppia bayartogtokhi* sp. n. as type species. The genus is described based on adults from Bolivia. It can be distinguished from similar genera (*Mimoppia* Balogh 1983 and *Similoppia* Mahunka 1983) by the structure of the bothridial seta (spindle-shaped, narrowly elongate, dilated in mediodistal part, without cilia) atypical of Arcoppiinae, as well as by the position of the lamellar seta (before the translamella).

Keywords: oppiid mite, new genus, new species, taxonomy, morphology, Neotropical Region
DOI: 10.31857/S0044513422060046

The oribatid mite family Oppiidae (Acari, Oribatida, Oppioidea) comprises 1073 species (with 53 subspecies) distributed across 131 genera (Subías 2021). During our study of Bolivian oppiids, we found a new genus of the subfamily Arcoppiinae. Herein we describe and illustrate *Amboroppia* gen. n., with *A. bayartogtokhi* sp. n. as type species, based on adults.

In Bolivia, the family Oppiidae has been studied briefly: only a few species have been recorded (e.g. Hammer, 1958; Balogh, Mahunka, 1969; Ermilov, Niedbała, 2013).

MATERIALS AND METHODS

Specimens. The specimens of the new species were kindly provided by the Institute of Soil Biology, České Budějovice, Czech Republic. The type material is distributed among two institutions: the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany (SMNH); and the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia (TSUMZ).

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

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

Abbreviations and notations. Prodorsum: *ctc* = costular-transcostular complex; *con* = concavity; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial seta, respectively; *lpr* = lateral prodorsal ridge. Notogaster: *c*, *la*, *lm*, *lp*, *h*, *p* = notogastral setae; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = notogastral lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. Gnathosoma: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; ω = palp solenidion; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. Epimeral and lateral podosomal regions: *1a–c*, *2a*, *3a–c*, *4a–c* = epimeral setae; *PdI* = pedotectum I; *dis* = discidium. Anogenital region: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal seta, respectively; *iad* = adanal lyrifis-

sure; *po* = preanal organ. Legs: ω, φ, σ = leg solenidia; ε = leg famulus.

TAXONOMY

Family Oppiidae Sellnick 1937

Subfamily Arcoppiinae Balogh 1983

Genus ***Amboroppia*** Ermilov et Starý gen. n.

Type species *Amboroppia bayartogtokhi* Ermilov et Starý sp. n.

Generic diagnosis. Adult. *Size*. Length about 400. *Integument*. Prodorsum partially densely tuberculate. *Prodorsum*. Rostrum tripartite. Costula and transcostula forming arch-like ridge. Medioanterior part of prodorsum with longitudinally elongate concavity. Interbothridial and postbothridial tubercles absent. Interbothridial muscle sigillae present. Rostral, lamellar and interlamellar setae well developed, setiform; *le* located before translamella. Bothridial seta very long, spindle-form, narrowly elongate dilated in mediodistal part, without cilia. *Notogaster*. Without humeral tooth and crista. Ten pairs of setiform setae, *c* distinctly shorter than others, *la* inserted posterolaterally to *lm*. *Gnathosoma*. Subcapitulum diarthric. Adoral seta present. Palp setation: 0-2-1-3-8(+1ω); solenidion long, bacilliform, pressed to the tarsus surface. Chelicera chelate-dentate. *Epimeral and lateral podosomal regions*. Epimeral border IV present. Epimere III + IV longitudinally elongated. Epimeral setal formula: 3-1-3-3; setae setiform. Epimeral and ventrosejugal tubercles absent. Pedotectum I represented by small lamina. Discidium slightly developed. *Anogenital region*. With six pairs of genital, one pair of aggenital, two pairs of anal, and three pairs of setiform adanal setae. All adanal setae lateral to anal plate, distance between ad_3–ad_3 longer than *ag*–*ag* and ad_2–ad_2. Adanal lyrifissure parallel and close to anal aperture. *Legs*. Setae *l*'' and *v*' present on tarsus I, *l*'' present on tarsus II. Tarsus II with two solenidia. Juvenile instars. Unknown.

Differential diagnosis. Among Arcoppiinae, *Amboroppia* gen. n. is similar to the genera *Mimoppia* Balogh 1983 and *Similoppia* Mahunka 1983 from the Ethiopian and Neotropical regions (see Balogh, 1983; Mahunka, 1983; Subías, 2021). The three aforementioned genera are similar in having a tripartite rostrum, an arch-like costular-transcostular complex, and long dorsal notogastral setae. They are also similar in the absence of long apical branch(es) on the bothridial head. However, the new genus differs from *Mimoppia* and *Similoppia* in the atypical (for Arcoppiinae) morphology of bothridial seta (spindle-form, narrowly elongate, dilated in mediodistal part, without cilia versus pectinate in *Mimoppia* and globular or lanceolate in *Similoppia*). Also, in *Amboroppia*, the lamellar seta is located before translamella (versus behind translamella in *Mimoppia* and *Similoppia*). In addition, in *Similoppia*, adanal seta ad_1 is in postanal position (versus in lateral position in *Amboroppia*) and *Similoppia*'s epimere III + IV is comparatively short (versus longitudinally elongate in *Amboroppia*).

Etymology. The generic name refers to the Amboró National Park, near which the type material was collected + '*oppia*', a common suffix for generic names in Oppiidae.

Amboroppia bayartogtokhi Ermilov et Starý sp. n. (Figs 1–3)

Material. Holotype (♀) and two paratypes (2♀♀): Bolivia, Espejillos environs near Amboró National Park, 17°53′22″ S, 63°26′48″ W, 562 m a.s.l., sifting leaf litter in rain forest, 29.XI.2009 (collected by B. Greenway).

The holotype is deposited in the SMNH; two paratypes are deposited in the TSUMZ. All specimens are preserved in ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body size: 398–415 × 223–232. Prodorsum partially densely tuberculate. Tripartite rostrum with short median tooth and longer, connected forwards lateral parts. Costular-transcostular complex small, arch-like. Prodorsal setae long, setiform, barbed; *in* longest, *ex* shortest and thinnest. Bothridial seta very long, spindle-form, narrowly elongate dilated in mediodistal part, barbed. Notogastral setae setiform, barbed; *c* short, others long. Epimeral and anogenital setae setiform, barbed. Discidium rounded.

Description. *Measurements*. Body length: 398 (holotype), 398, 415 (paratypes); notogaster width: 223 (holotype), 223, 232 (paratypes).

Integument (Figs 1*a*, 1*c*; 3*a*, 3*c*). Body color light brown. Body surface microporose (visible only under high magnification in dissected specimens, ×1500). Dorsal and lateral (between bothridium and acetabula I–III) parts of prodorsum densely tuberculate (diameter of tubercles up to 4).

Prodorsum (Figs 1*a*, 1*c*; 3*a*, 3*c*). Rostrum tripartite; median tooth short, lateral parts long, connected forward tooth (illusory, median tooth sunken). Costulae and transcostula forming small arch-like ridge. Region between rostrum and costular-transcostular complex with elongate concavity; additional oval concavity located behind complex. Rostral (41–45), lamellar (41–45), interlamellar (57–61), and exobothridial (30–32) setae setiform, barbed; *ex* thinner than others. Bothridial seta (114–118) spindle-form, narrowly elongate dilated in mediodistal part, barbed. Interbothridial region with three pairs of muscle sigillae. Interlamellar

Fig. 1. *Amboroppia bayartogtokhi* sp. n., adult: *a* – dorsal view, *b* – ventral view (legs not shown), *c* – lateral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 100 μm.

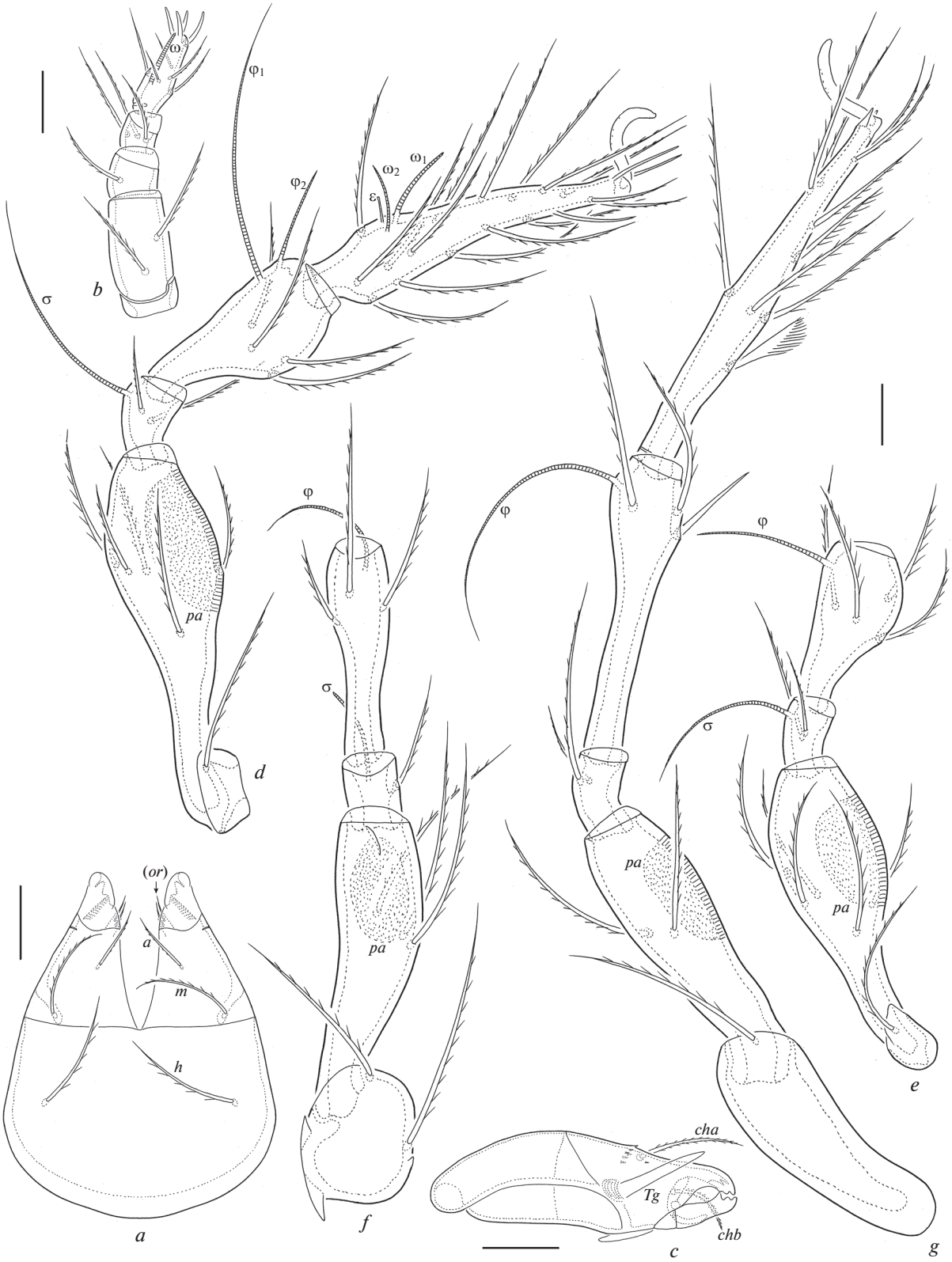


Fig. 2. *Amboroppia bayartogtokhi* sp. n., adult: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – palp, right, antiaxial view; *c* – chelicera, left, paraxial view; *d* – leg I, right, antiaxial view; *e* – leg II, without tarsus, right, antiaxial view, *f* – leg III, without tarsus, right, ventral view, *g* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar (μm): *a*, *c*–*g* – 20; *b* – 10.

Fig. 3. *Amboroppia bayartogtokhi* sp. n., adult, microscope images: *a* – dorsal view, *b* – ventral view, *c* – lateral view.

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Amboroppia bayartogtokhi* sp. n.

Leg	*Tr*	*Fe*	*Ge*	*Ti*	*Ta*
I	*v'*	*d*, (*l*), *bv"*, *v'*	(*l*), σ	(*l*), (*v*), φ_1, φ_2	(*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*), *l"*, *v'*, (*pl*), ε, ω_1, ω_2
II	*v'*	*d*, (*l*), *bv"*, *v'*	(*l*), σ	(*l*), (*v*), φ	(*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*), *l"*, ω_1, ω_2
III	*l'*, *v'*	*d*, *l'*, *ev'*	*l'*, σ	*l'*, (*v*), φ	(*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*)
IV	*v'*	*d*, *ev'*	*d*, *l'*	*l'*, (*v*), φ	*ft"*, (*tc*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*)

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

and postbothridial tubercles absent. Longitudinal row, comprising several muscle sigillae, present in front of the bothridium. Lateral prodorsal ridge strong, arch-like.

Notogaster (Figs 1*a*, 1*c*; 3*a*, 3*c*). Anterior border convex medially. Ten pairs of notogastral setae (*c*, 22–24; others 73–77) setiform, barbed. Opisthonotal gland opening and all notogastral lyrifissures distinct.

Gnathosoma (Figs 2*a*–2*c*). Subcapitulum longer than wide (86–94 × 61–65). Subcapitular setae *m* (28–32) and *h* (32–36) setiform, shortly ciliate; a (20–24) setiform, barbed. Adoral seta (8) setiform, thin, smooth. Palp (49–53) with typical setation: 0-2-1-3-8(+1ω). Postpalpal seta (4) spiniform, roughened. Chelicera (86–94) with two setiform, barbed setae (*cha*, 24–28; *chb*, 16–20).

Epimeral and lateral podosomal regions (Figs 1*b*, 1*c*; 3*b*, 3*c*). Epimeral border IV well developed, semi-oval. With typical epimeral setal formula: 3-1-3-3. All epimeral setae (*1a*, *2a*, *3a*, *4b*, 20–24; others 45–53) setiform, barbed; *1b* and *1c* located close to each other. Discidium rounded.

Anogenital region (Figs 1*b*, 1*c*; 3*b*, 3*c*). Genital (20–24), aggenital (45–53), adanal (45–53), and anal (24–32) setae setiform, barbed. Adanal lyrifissure distinct.

Legs (Figs 2*d*–2*g*; 3*c*). Claw of legs roughened on dorsal side. Trochanter III with two or three posterior teeth. All femora with large ventral porose area. Formulas of leg setation and solenidia: I (1-5-2-4-20) [1-2-2], II (1-5-2-4-16) [1-1-2], III (2-3-1-3-15) [1-1-0], IV (1-2-2-3-12) [0-1-0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1.

Etymology. The species name is dedicated to our friend and colleague, acarologist Prof. Dr. Badamdorj Bayartogtokh (National University of Mongolia, Ulaanbaatar, Mongolia), for his extensive contributions to our knowledge of the taxonomy and ontogeny of oribatid mites.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Drs U.Ya. Shtanchaeva and L.S. Subías (Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain) for consultations; Dr. B. Greenway (London, UK), a coleopterologist, for collecting soil samples in Bolivia; and Dr. D.V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing.

REFERENCES

Balogh J., 1983. A partial revision of the Oppiidae Grandjean, 1954 (Acari: Oribatei) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 29. № 1–3. P. 1–79.

Balogh J., Mahunka S., 1969. The scientific results of the Hungarian soil zoological expeditions to South America. 12. Acari: Oribatids from the materials of the second expedition. III // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 15. № 3–4. P. 255–275.

Ermilov S.G., Niedbała W., 2013. Contribution to the knowledge of the oribatid mite fauna of Bolivia, Zambia, Cambodia and Vietnam, with descriptions of two new species (Acari, Oribatida) // Spixiana. V. 36. № 1. P. 9–19.

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

Mahunka S., 1983. Oribatids from the Eastern Part of the Ethiopian Region (Acari) III // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 29. № 4. P. 397–440.

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

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

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

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

AMBOROPPIA BAYARTOGTOKHI GEN. N., SP. N. (ACARI, ORIBATIDA, OPPIIDAE, ARCOPPIINAE) ИЗ БОЛИВИИ

С. Г. Ермилов[1, *], Й. Стари[2, **]

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

[2]*Институт почвенной биологии, Ческе-Будеевице, CZ-37005 Чехия*

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

***e-mail: jstary@upb.cas.cz*

Предложен и описан новый род панцирных клещей *Amboroppia* gen. n. (Oribatida, Oppiidae, Arcoppiinae) с типовым видом *A. bayartogtokhi* sp. n., собранным в Боливии. От близких родов *Mimoppia* Balogh 1983 и *Similoppia* Mahunka 1983 отличается нетипичной морфологией трихоботрии (веретеновидная, с узко продолговатой медиодистальной частью, без ресничек) и расположением ламеллярной щетинки перед трансламеллой.

Ключевые слова: клещи-оппииды, новый род, новый вид, таксономия, морфология, Неотропическая область

EDN: RNDNFT
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 623–640

УДК 591.553.595

ГОДИЧНЫЙ ЦИКЛ ЖИЗНИ МУРАВЕЙНИКА *FORMICA* S. STR. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

© 2022 г. А. А. Захаров[a], Р. А. Захаров[a], *

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

**e-mail: rzakharov@inbox.ru*

Поступила в редакцию 24.12.2020 г.
После доработки 20.12.2021 г.
Принята к публикации 22.12.2021 г.

Предложена схема периодизации годичного цикла жизни социума рыжих лесных муравьев. Схема включает 4 основных и 4 переходных периода, границы которых согласуются с календарем природы европейской части России. Рассмотрена функциональная структура годичного цикла. Каждая из 5 форм деятельности социума – репродуктивная, обеспечения энергоресурсами, гнездовая, демографическая, социоструктурная – представляет собой циклический пул событий, которые в совокупности и образуют годичный цикл его жизни. Периоды облигатно сменяют друг друга, и в каждом предшествующем периоде формируются предпосылки и ресурсы для выполнения следующего. В годичном цикле происходит закономерная смена общих приоритетных задач, для выполнения которых необходимы участие больших масс муравьев и последовательная смена функций у рабочих особей. Эти функции меняются не только в соответствии с возрастным или кастовым полиэтизмом, но и подчиняются приоритетным задачам, что можно определить как сезонный полиэтизм. Показано наличие в семьях рыжих лесных муравьев сезонных функциональных групп рабочих, описаны пути их формирования на примере зимней структуры, состоящей из трех функциональных групп: свиты самок, хранителей запасов и мобильных рабочих. Обосновывается различная продолжительность интервалов формирования зимних и летних функциональных групп у рыжих лесных муравьев.

Ключевые слова: муравьи, группа Formica rufa, годичный цикл, периоды, формы деятельности, конвейер приоритетных задач, сезонный полиэтизм рабочих

DOI: 10.31857/S0044513422060137

Освоение муравьями средних и северных широт потребовало от них целого ряда физиологических и поведенческих адаптаций, необходимых для выживания и успешного существования в условиях с холодной зимой и длительным периодом неактивного существования (Heinze, 1993; Heinze, Hölldobler, 1994). Важнейшей спецификой жизни муравьев в условиях умеренного климата является жесткая регламентация годичного цикла, касающаяся всех сторон жизни муравейника. Принимая, что самосохранение – это первостепенная цель любой биосистемы (социума) с момента ее возникновения, полную реализацию свойственного данному виду годичного цикла активности (далее “годичный цикл”) можно считать основным способом достижения этой цели.

Муравьи постоянно заняты решением масштабных и трудоемких задач, от успешности выполнения которых зависят благополучие и само существование всего социума. Большинство таких задач находится в компетенции сферы обеспечения (Захаров, 1991, 2015). Эти задачи связаны с различными сторонами жизни семьи: а) сооружением и поддержанием жилища; б) сохранением и самоидентификацией социума; в) воспроизводством населения; д) обеспечением пищей и сохранением кормовых ресурсов, необходимых для жизни семьи; е) реструктуризацией поселения и расселением; ж) взаимодействием с другими муравейниками в рамках общего комплекса гнезд или многовидового сообщества муравьев.

Цель исследования – описание социума *Formica* s. str. как биосоциальной системы, жизнедеятельность которой претерпевает специфические изменения в годичном цикле. В соответствии с этим основные задачи статьи следующие:

а) Произвести структуризацию годичного цикла с выделением составляющих его постоянных и переходных периодов.

б) Дать описание годичного цикла жизни муравейника как набора взаимосвязанных форм деятельности семьи, которые в совокупности и обеспечивают сбалансированное существование и развитие муравьиной общины.

в) Охарактеризовать годичный цикл как конвейер приоритетных дел с описанием специфики форм деятельности и их взаимодействия в различные периоды.

г) Описать механизмы, обеспечивающие преемственность периодов в годичном цикле семьи модельной группы муравьев.

Актуальность такого исследования вытекает из обусловленных сезонным климатом закономерных цикличных изменений всего хода жизни муравейника в течение года. Вся его жизнь в условиях умеренного климата протекает в жестких сезонных рамках (Feller, 1989; Gösswald, 1989; Heinze, 1993), касающихся всех сторон жизни муравейника. Детальное исследование годичного цикла жизни и соответствующего фенологического контроля жизни муравейников позволят повысить надежность планирования и проведения полевых экспериментов, мониторинговых и инвентаризационных работ, а также биотехнических мероприятий по сохранению и переселению муравьев (Захаров, 2015).

Феномен годичной цикличности обсуждается в данной работе на примере представителей подрода *Formica* s. str., в основном это рыжие лесные муравьи группы Formica rufa: *F. aquilonia* Yarrow, *F. lugubris* Zett., *F. rufa* L., *F. polyctena* Förster., а также близкие к ним виды – луговой муравей *F. pratensis* Retz. и красноголовый муравей *F. truncorum* Fabr. Такой выбор определяется двумя моментами. Во-первых, муравьи делятся на две основные экологические группировки – зимующие с расплодом и без него, а *Formica* s. str. являются наиболее продвинутыми по уровню социальной организации представителями второй из этих групп. И во-вторых, именно *Formica* s. str. – основная модельная группа в многолетних мирмекологических исследованиях обоих соавторов.

Подходы и методы, использованные в описании жизнедеятельности отдельных муравейников и поселений, основаны на концепции годичного цикла активности социума муравьев (Stearns, 1992).

В работе использованы собственные (Захаров, 1991, 2015; Захаров, 2008; Захаров, Захаров, 2013, 2014, 2018; и др.) и литературные (Длусский, 1967, 2001; Kneitz, 1967, 1969; Feller, 1989; Rissing S.W., Pollock G.B., 1988; Сейма, 2008; Радченко, 2016; Дьяченко, 2017; и др.) данные по биологии муравьев *Formica*, а также информация о годичных циклах у этих и других муравьев (Heinze, 1993; Heinze, Hölldobler, 1994; Кипятков, Лопатина, 2007; и др.). Привлечены данные многолетнего мониторинга комплексов муравейников в мирмекологическом заказнике “Верхняя Клязьма” Московской обл. (40–45 лет) и в Заповеднике “Пинежский” Архангельской обл. (более 15 лет). Использованы предварительные результаты видеоконтроля фотоловушками, работающими в круглогодичном режиме с 2014 г. в заповеднике “Пинежский” (Захаров, Рыков, 2018). Кроме того, текущие сезонные наблюдения за группами муравейников проводились авторами в различных районах Подмосковья. Параметры и категории состояния отдельных муравейников и их комплексов, а также приемы их описания детально изложены в недавних работах (Захаров и др., 2013, 2015).

В годичном цикле природы Подмосковья выделены 14 периодов (Галахов, 1959), что согласуется с периодизацией, принятой для лесной и лесостепной зон европейской части России. Границы сезонов и фенологических периодов приняты в соответствии с таковыми, установленными на основании метеорологических, зоофенологических, фитоценологических и ландшафтно-физиономических границ (Шульц, 1981; Соловьев, 2005). Минимум ключевых событий, означающих начало или завершение определенных периодов годичного цикла муравейника, можно учесть при периодических внешних осмотрах муравейников, их дорог и кормовых участков (Захаров, 2015; Захаров, Захаров, 2018). Важно, что существенная детализация событийного ряда возможна без значимых вторжений в сами гнезда.

СТРУКТУРА ГОДИЧНОГО ЦИКЛА ЖИЗНИ МУРАВЬЕВ

Годичный цикл имеет четкую структуру, т.е. в течение одного года в жизни муравейника сменяют друг друга качественно различающиеся этапы или периоды – пулы взаимосвязанных событий, имеющих определенную временну́ю привязку. Представить годичный цикл жизни муравейника можно с разной степенью дробности и с разной степенью приближения всего процесса к таковому в природе. Так, в совсем недавно вышедшей статье (Захаров, Захаров, 2018) мы пытались описать жизнь муравейника в течение года как цикл, состоящий из пяти этапов (периодов). При этом подразумевалось, что каждый из них, помимо основного отрезка, включает еще два – начальный и конечный отрезки, в ходе которых и происходит смена трендов в жизни семьи. Этап оказывается событийно неоднородным, что снижает степень адекватности описания процесса реальному ходу событий. Такое деление достаточно и удобно для общего описания процесса, но усложняет его детализацию.

Поэтому в данной публикации исходная схема была трансформирована: периоды были разделены на основные и переходные. Основные периоды характеризуются постоянством общей ситуации в муравейнике и большей продолжительностью. В переходные, достаточно краткосрочные периоды (10–15 дней), проходит радикальная смена векторов развития событий (рис. 1). При

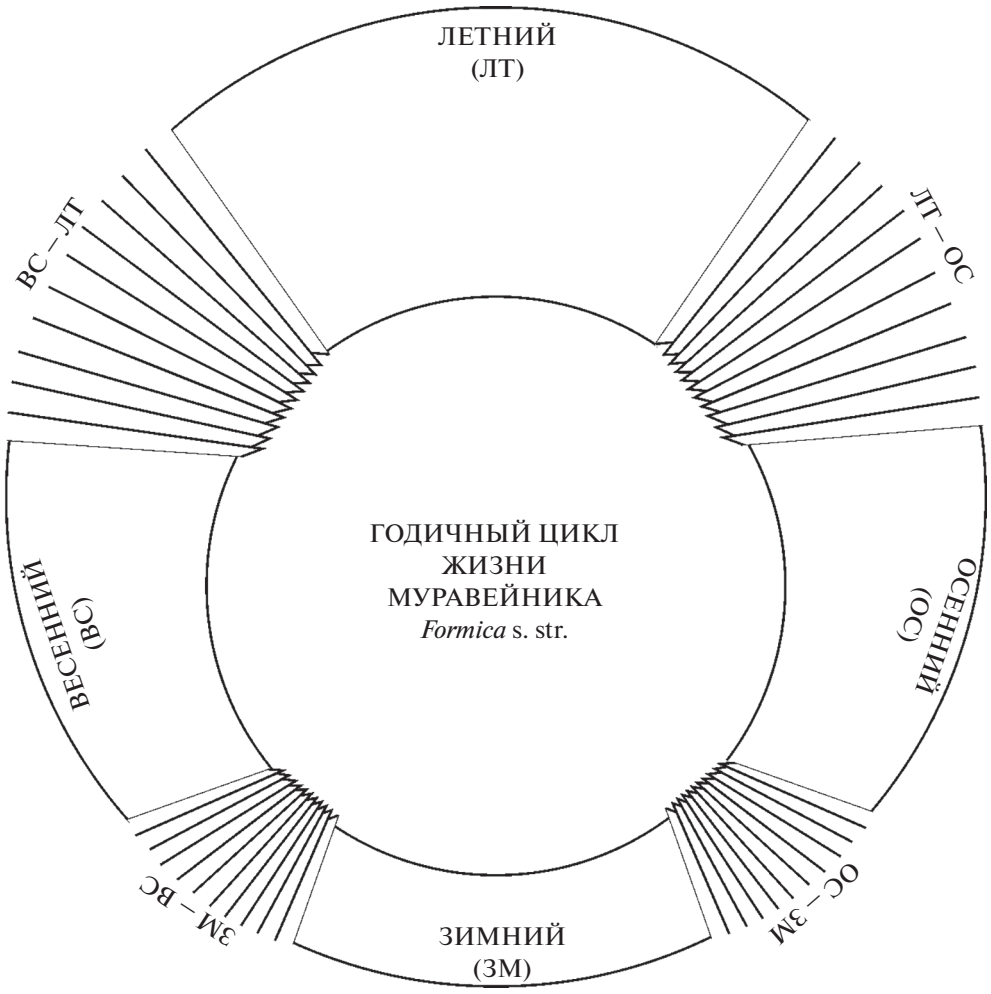


Рис. 1. Годичный цикл жизни муравейника *Formica* s. str.
Основные периоды: весенний, летний, осенний, зимний.
Переходные периоды: ЗМ–ВС (зимний–весенний), ВС–ЛТ (весенний–летний), ЛТ–ОС (летний–осенний), ОС–ЗМ (осенний–зимний).

этом формируется система из четырех основных периодов и четырех переходных, которые по срокам хорошо согласуются с сезонными сменами в календаре русской природы (Галахов, 1959; Шульц, 1981), что можно расценивать как подтверждение естественности новой схемы.

Подходы к периодизации годичного цикла у хозяйственно или экономически значимых объектов (например, медоносная пчела) имеют преимущественно утилитарный характер. В зависимости от задач исследования или использования число периодов (этапов) варьирует – от четырех по данным Лаврехина и Панновой (1983) и до восьми по данным Радченко и Песенко (1994).

Основные периоды годичного цикла

Основные, устойчивые периоды (периоды 1–4) качественно отличаются друг от друга по своим характеристикам и имеют достаточную продолжительность, не менее полутора месяцев:

1) весенний период – от пробуждения до вылета крылатых особей (в Южной Европе март–апрель; в Южной тайге европейской части России апрель–май);

2) летний период – после вылета крылатых особей до выведения последнего поколения рабочих (Южная тайга – июнь–август);

3) осенний период – после выхода последнего поколения рабочих до ухода на зимовку (Южная тайга – сентябрь–ноябрь);

4) зимний период – зимовка (ноябрь–март).

Наиболее длинный из них период 4, зимовка длится около 5 мес. Муравьи проводят его в подземной части своего гнезда.

Каждый период имеет выраженную специфику (табл. 1) – в это время муравьи выполняют

конкретные задачи. Эти задачи определяют направленность активности (на разные части гнезда, территории и источники пищи, на яйцекладущих самок и появившийся расплод) и ее уровень. И, прежде всего, происходит подбор исполнителей для решения этих задач.

Основная специфика каждого из периодов – устойчивость общего тренда активности муравьев в течение данного отрезка времени. И, соответственно этому, устойчивость функционального состава и занятий муравьев в гнезде и на участке.

Между устойчивыми периодами пролегают краткосрочные переходные периоды, в течение которых и происходит смена основных трендов деятельности муравьев от предыдущего состояния к последующему (табл. 1). Переход начинается по завершении предшествующего устойчивого периода, при этом сроки начала нового периода могут быть серьезно скорректированы погодными условиями и состоянием конкретного муравейника. Именно за счет переходных периодов происходит корректировка годичного цикла в различные годы, а также в зональном ряду. Так, средние сроки весенней активизации муравьев в Московской и Архангельской областях различаются всего на 10 дней – соответственно 05.IV и 14.IV. При этом задержка по основным фенологическим событиям в северной тайге (Пинежский заповедник) значительно больше (Федченко, 2008).

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ГОДИЧНОГО ЦИКЛА

Решаемые муравьями задачи можно представить, как набор специализированных форм деятельности: 1) репродуктивная, 2) обеспечения энергоресурсами, 3) гнездовая, 4) демографическая, 5) социоструктурная. Каждая из этих пяти форм деятельности имеет собственный годичный цикл, совокупность которых и образует годичный цикл жизни муравейника. Большинство таких форм деятельности (кроме первой) относится к компетенции сферы обеспечения (Захаров, 1991, 2015). Кратко охарактеризуем функциональные составляющие годичного цикла.

Репродуктивная деятельность

Данная деятельность обеспечивает само существование муравейника, создание его демографического ресурса и ротацию репродуктивных и рабочих особей. На уровне семьи формирование двух сфер функционирования – репродуктивной и обеспечения – является основным признаком эусоциальности у насекомых.

Сроки лёта крылатых особей регламентированы у всех видов. А процесс выведения рабочих многие привычно считают континуальным, хотя давно доказана серийность выведения рабочих и у видов, зимующих с расплодом: *Myrmica rubra* (Brian, 1957), *Solenopsis invicta* (O'Neil, Markin, 1975; Lofgren et al., 1986), и у видов, зимующих без него: *Formica picea* (Длусский, 2001), группа Formica rufa (Захаров, 1972). Семья *Formica* s. str., в зависимости от климатических, топических и погодных условий и силы муравейника, может вывести за сезон 3–5 поколений расплода (Захаров, 1991; Захаров, Захаров, 2013). Сериальное выведение расплода для муравьев исходно, о чем свидетельствует четкая периодичность яйцекладок в зарождающихся семьях всех видов с самками-основательницами (Stamps, Vinson, 1991; Красильников, 1998; Саблин-Яворский, 1998; Длусский, 2001; и др.).

Эксперименты с лабораторными семьями выявили, что потенциальный диапазон сроков размножения у рыжих лесных муравьев значительно шире диапазона, реализуемого ими в природе – от 1-й декады января до 3-й декады августа (рис. 2), что соответствует девяти циклам яйцекладок. В различные годы 1-я яйцекладка начиналась в интервале 06.1–17.2, что соответствует самым ранним срокам весенней активизации муравейников в Европе (Gösswald, 1951; Дьяченко, 2017). Однако число кладок в непрерывной серии для семьи ни разу не превысило пяти. Максимальное число яиц в одной кладке в экспериментальной семье равнялось 2.0–2.5 *nw*, где $n = 1–8$ – число самок, w – число рабочих. Начиная с 3-й кладки, число отложенных яиц резко снижалось, а в малых группах падало до нуля. В новой серии эта тенденция повторялась. По-видимому, после нескольких последовательных яйцекладок самки нуждаются в длительном отдыхе (Захаров, Захаров, 2013). Муравьи в целом выдерживали примерно месячный интервал между яйцекладками. Развитие от яйца до имаго занимало около 40 дней.

Брачный лёт крылатых особей происходит у рыжих лесных муравьев в конце мая–первой декаде июня (Длусский, 1967). Однако у двух видов этой группы, *F. lugubris* и *F. polyctena*, возможен и позднелетний лёт крылатых в конце июля – первой половине августа (Захаров, Захаров, 2013, 2014). В Сибири и Северной тайге *F. lugubris* реализует только второй вариант выведения крылатых (Дмитриенко, Петренко, 1976). Наличие у *F. lugubris* и *F. polyctena* двух сроков лёта крылатых делает их воспроизводство менее зависимым от зимних запасов пищи или длительных весенних холодов (Захаров, Захаров, 2013, 2014). У *F. pratensis* крылатые также могут вылетать два раза в год – весной и в конце лета (Otto, 1962; Schmidt, 1974).

Обеспечение семьи энергетическими ресурсами

Муравьи имеют значительное число "статей расхода" энергии: выкармливание расплода и уход за ним, обеспечение размножения, питание

Таблица 1. Характеристики периодов годичного цикла жизни семьи рыжих лесных муравьев

Период		Формы деятельности				
основной	переходный	репродуктивная	энергетическое обеспечение	гнездовая	демографическая	социоструктурная
Зимний–весенний		Начало репродуктивного периода, 1-я яйцекладка	За счет зимовочного пищевого запаса семьи	Разогрев гнезда и приведение его в функциональное состояние	Активизация рабочих, начало перехода от зимнего к летнему составу семьи	Активизация связей между колоннами одной семьи
1. Весенний		**Выращивание весеннего поколения крылатых и 1–2 поколений рабочих**	**Интенсивный расход зимовочного запаса и постепенный переход на внешние источники питания**	**Ремонт, восстановление гнезда, установление устойчивого t°-режима во внутреннем конусе**	**Формирование летнего функционального состава рабочих особей**	**Формирование инфраструктуры кормового участка и системы межгнездовых связей**
Весенний–летний		Ротация самок и восстановление состава рабочих особей	Внешние источники белкового и углеводного питания	Завершение весенней реконструкции гнезда	Максимум численности функциональных групп	Полная развертка территориальных и внутрисемейных структур
2. Летний		**Максимальный уровень продуктивности семьи: 2–3 поколения рабочих, факультативное июльское поколение крылатых**	**Максимум поступления белковой пищи в муравейник**	**Оптимизация гнезда, устойчивый t°-режим, пик строительной активности**	**Максимум общей активности при интенсивном росте численности фуражиров-охотников**	**Летний период реструктуризации и расселения**
Летний–осенний		Завершение репродуктивного периода: выход последнего поколения рабочих	Спад охотничьей активности, переключение на сбор пади (корневые тли)	Начало подготовки подземных зимовочных камер (зимовочного гнезда)	Формирования осеннего состава фуражиров с преобладанием сборщиков пади	Сворачивание территориальных систем
3. Осенний		**Семья существует без расплода, самки перешли в зимовочные камеры**	**Сбор углеводов и формирование зимовочного запаса семьи**	**Подготовка гнезда к зимовке**	**Формирование зимнего функционального состава**	**Осенний период расселения и реструктуризации. Начало постепенной инкапсуляции муравейников**
Осенний–зимний		Репродуктивной активности нет	Переход на питание зимовочным запасом пищи	Зимовочное гнездо готово к зимовке	Зимний функциональный состав сформирован	Семьи инкапсулированы в зимовочных гнездах
4. Зимний		**Репродуктивной активности нет**	**Питание за счет внутренних ресурсов**	**Гнездо закрыто**	**Зимний функциональный состав до весны**	**Отсутствует**

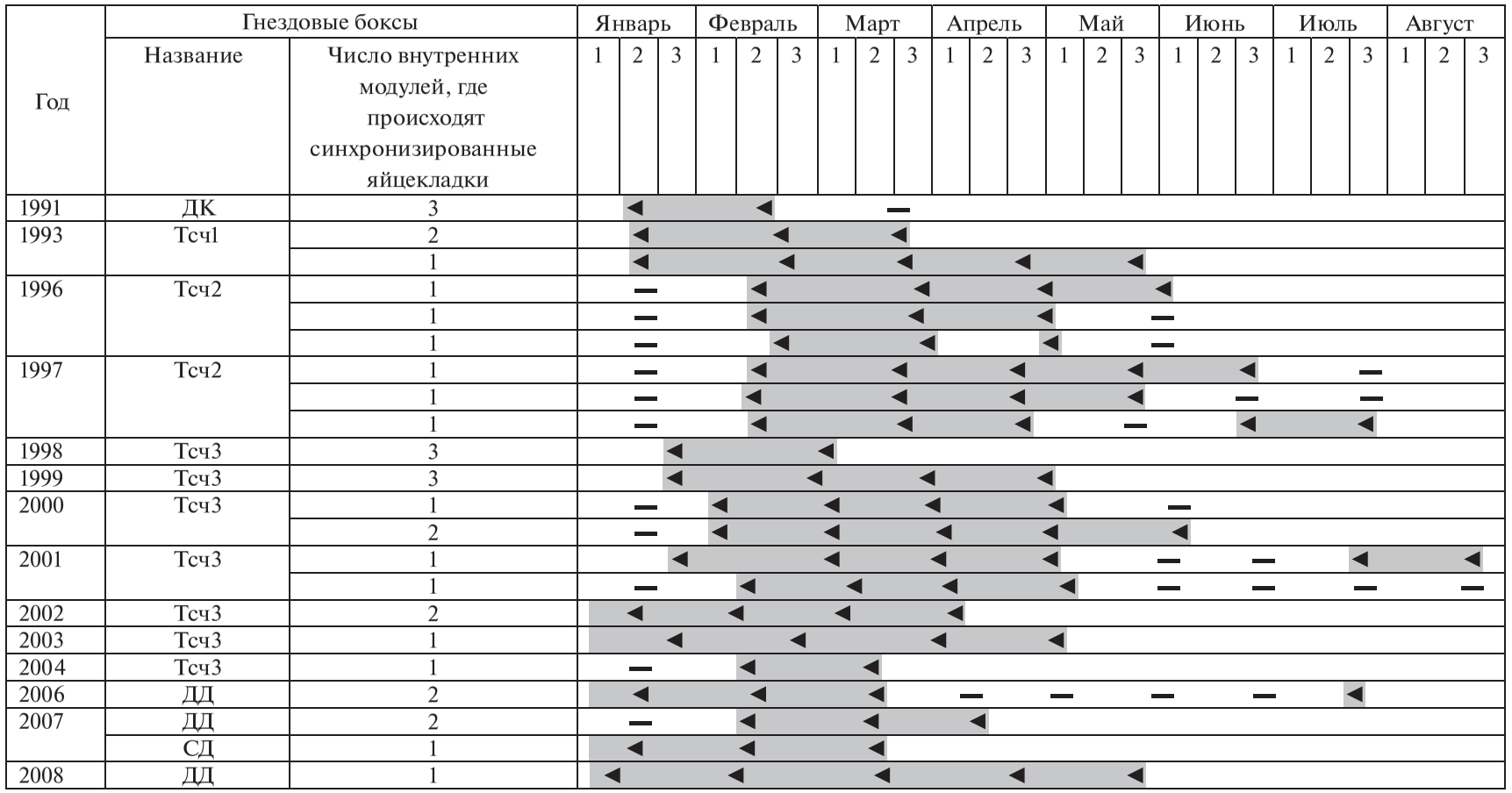


Рис. 2. Сроки яйцекладок в лабораторных семьях рыжих лесных муравьев.
Черный треугольник – начало яйцекладки, прочерк – пропущенная яйцекладка; серая заливка – сроки одной серии яйцекладки. 1–3 – Декады месяца.

имаго, двигательная активность особей, социальные нужды (поддержание дорог и температурного режима гнезда, санитария, обмены), фуражировка (Бахем, Лампрехт, 1983; Coenen, 1988). Источником потребляемой энергии служит получаемая муравьями-фуражирами белковая и углеводная пища. Но лишь часть ее сразу же используется семьей для покрытия своих текущих расходов энергии. Как и все муравьи, *Formica* создают значительные социальные пищевые запасы.

Летом муравьи запасают пищу в зобиках и жировых телах молодых рабочих, что служит запасом семьи на случай плохой погоды и т.п. (Мартин и др., 1988). На зиму рабочие *Formica* накапливают в жировом теле запасы пищи, основным источником которых служит сахар, получаемый муравьями из пади и перерабатываемый биохимическим путем в гликоген (Chapman, 1998). Наращивание этих запасов продолжается до глубокой осени, пока сохраняется возможность собирать падь (Kirchner, 1964; Берман и др., 2007), а их размеры пропорциональны численности семьи. Так, у *Formica* s. str. жировое тело зимующего рабочего весит порядка 4 мг (Kneitz, 1967), т.е. муравейник с миллионным населением может заготовить на зиму около 4 кг пищевых запасов. Этого достаточно, чтобы семья перезимовала, произвела весенний разогрев купола и вырастила первое поколение потомства в следующем году.

Сезонный профиль активности фуражировки имеет у данной группы муравьев свою специфику: охотничья – один пик в летние месяцы, в период выкармливания расплода, сбор пади нарастает к середине лета и держится на высоком уровне до завершения процесса создания зимних запасов семьи (Плешанов, 1982; Кауль, 1984; Дьяченко, 2001).

Гнездовая деятельность. Сооружение и поддержание жилищ

Гнездо – наиболее значимый и заметный результат совместной деятельности рыжих лесных муравьев как “инженерных” видов. Наряду с пищевым потоком, оно выполняет важнейшую функцию консолидации семьи. Большинство событий в жизни семьи муравьев так или иначе проявляется в соответствующих подвижках в конструкции, материалах или состоянии гнезда, смысл которых заключается в обеспечении оптимальных условий обитания при цикличной смене ключевых задач. Терморегуляция сопряжена с постоянным контролем вентиляции и гнездовых выходов и, при необходимости, с трансформацией купола и подземной части гнезда (Захаров, Захаров, 2014; Горюнов, 2015; Дьяченко, 2017). Надо расширить внутренний конус – с кормового участка в гнездо идет поток крупных палочек, обновить покровный слой – возрастает поток хвои, укрепить купол и защитить его от плесени – увеличивается поступление смолы. Сезонные изменения в устройстве гнезд рыжих лесных муравьев изучались неоднократно (Wiśniewski, 1965; Малоземова, 1974; Малоземова, Овсяникова, 1987; Gösswald, 1989; и др.). В нормальных условиях строительная активность имеет два пика – поздней весной и осенью (Грауберг, 1988).

При этом всегда выражена тесная связь между организацией семьи и конструкцией гнезда. Ключевой приоритетной задачей муравьев на весь срок выращивания потомства (т.е. в течение весны и лета) является поддержание в гнезде температурного режима, оптимального для развития расплода.

Завершается сезон подготовкой муравейника к зиме. Купол частично обновляется, перед холодной зимой муравьи сооружают более мощным покровный слой гнезда. В подземной части гнезда муравьи сооружают разветвленную сеть зимовочных ходов и камер, что хорошо видно по свежим выбросам почвы, покрывающим осенью гнездовой вал и окаймляющим купол кольцом шириной до 0.5–1.0 м. Сооружение зимовочного гнезда начинается во второй половине августа (после выведения последних рабочих) и продолжается до осенних холодов.

Демографическая деятельность. Управление демографическим ресурсом семьи

Демографический ресурс семьи – это основной ресурс, обеспечивающий реализацию каждой из форм социальных структур, а также дееспособность муравейника во времени и при различных внешних воздействиях. Он характеризуется численностью и функциональной структурой населения, определяющими рабочий и репродуктивный потенциалы социума, – доступные уровни активности в гнезде и на участке, продукцию рабочих и репродуктивных особей. Поэтому именно акцент на демографический ресурс семьи позволяет связать в общую систему различные аспекты жизни социума муравьев и выработать его целостное восприятие (Захаров, 2015).

Ресурс, обеспечивающий рабочий потенциал социума, складывается из функционально активных, т.е. уже прошедших социализацию и входящих в состав функциональных групп особей (няньки, хранители запасов, строители, охотники, сборщики пади), и резерва рабочих, состоящего в основном из молодых особей, назовем его оперативным резервом социума. Наличие такого резерва позволяет муравейнику успешно решать задачи восполнения естественной смертности и текущих потерь фуражиров на кормовом участке, компенсировать крупные разовые потери и формировать дополнительные контингенты рабочих

в экстренных ситуациях (появление массовой добычи, территориальные войны, тотальное переселение и т.п.). Размеры и специфика формирования и использования оперативного резерва относятся к наименее изученным разделам мирмекологии, хотя именно наличие этого ресурса позволяет социуму эффективно потреблять энергетические и географические ресурсы среды, развиваться и быть конкурентоспособным и устойчивым к негативным воздействиям.

Меняются выполняемые задачи, соответственно меняется состав или соотношение функциональных групп, – демографическая структура населения семьи. Сезонный характер распределения рабочих особей по функциональным группам позволяет муравьям более эффективно использовать имеющийся в гнезде демографический ресурс, что совокупно с серийным выведением расплода и формированием резерва функциональных особей создает надежную основу для устойчивого существования социума в ряду лет.

Социоструктурная деятельность. Сезонные изменения социальных структур

Здесь объединены регулярные сезонные трансформации структур, в т.ч. системы гнезд и внутрисемейных структур, кормовых участков, охраняемых территорий и многовидовых ассоциаций муравейников. Эти события также вписываются в годичный цикл жизни муравейников (Дьяченко, 1999, 2017; Сейма, 2008; Захаров, Захаров, 2013). Подробно проявления сезонной цикличности прослежены на разных представителях *Formica* – *Formica* s. str. (Захаров, 2015), *Coptoformica* (Pisarski, 1982; Chudzicka, 1982; Горюнов, 2003) и *Serviformica* (Rosengren, 1969, 1985; Бургов, 2015). Исследования охватывают не только системы жилых муравейников, но и вспомогательные гнезда на территории (например, Anderson, McShea, 2001).

Фенология жизни надсемейных структур. У видов, использующих наземные дороги в комплексе одиночных гнезд, группе колоний и в федерации, все межсемейные связи на зиму полностью прекращаются и каждой весной восстанавливаются заново. Это входит в число основных задач муравейника на этапе весеннего перестроения (период 1, переходный период весна–лето). При этом действует четкое правило: доминирующие (материнские) муравейники активизируются раньше вторичных гнезд и, как правило, становятся инициаторами активизации последних (Захаров, 1991, 2015). Туда приходят носильщики из гнезд-доминантов и налаживают обменные связи. Показательно, что в норме весной восстанавливается та же самая структура, которая функционировала минувшей осенью, что свидетельствует о хорошей структурной памяти у *Formica*. Система связей может быть утрачена при значительных нарушениях инфраструктуры поселения в результате гибели части крупных муравейников. И сам факт восстановления прежней схемы связей уже указывает на сохранение данной группой гнезд своей дееспособности после зимовки (Otto, 1962; Дьяченко, 2017). Успешность акции зависит от сроков восстановления связей между конкретными гнездами: связи, не установленные до конца мая, могут быть утрачены вообще.

Особое место в миграционных процессах в комплексах гнезд занимают временные объединения муравейников, возникающие после крупных поломок (Фоменко, 1991; Сейма, 2008; и др.). Основные факторы нарушения годичного цикла муравейника – зоогенные и климатические. Зоогенные факторы – это поломки гнезд позвоночными животными и браконьерами, связанные с разрушением гнезда и гибелью большей части его населения. Так, медведи обычно разоряют до 40–60% крупных муравейников, а при высокой численности до 90% гнезд (Грималь́ский, 1975; Mordosov, 2002; Захаров, 2008; Захаров, Рыков, 2018; Огурцов, Федосеева, 2018).

Фенологические аспекты жизни многовидовых ассоциаций муравейников. Взаимодействие муравейников разных видов, входящих в одну многовидовую ассоциацию муравейников, также имеет свою фенологическую специфику. Так, к числу общих характеристик многовидовых ассоциаций в умеренной зоне относятся сроки весенней активизации муравейников. Первыми активизируются семьи видов-доминантов (Горюнов, 2003; Захаров, 2015; Бургов, 2015), которые таким образом получают ситуационное преимущество перед субдоминантами. Подобная очередность, вероятно, более значима в неполных ассоциациях (без облигатного доминанта), где опережающая весенняя активизация одного из субдоминантов может обеспечить ему выход на позиции доминанта.

КОНВЕЙЕР ПРИОРИТЕТНЫХ ЗАДАЧ И ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ ПЕРИОДОВ

Основные задачи социума муравьев – самосохранение в годичном цикле и расширенное воспроизводство населения, обеспечивающее развитие социума в многолетней перспективе. В отлаженной структуре годичного цикла муравейника согласованно решаются две важнейшие для существования социума задачи: адаптации к климатическим реалиям региона и погодным условиям года и рациональное использование имеющегося демографического ресурса. В каждом периоде у муравьев имеются свои задачи, являющиеся ключевыми для данного отрезка годичного цикла (например, разогрев гнезда и начало фуражировки весной или подготовка зимовочного гнезда и

создание запасов питательных веществ на зиму осенью).

Цикл складывается из последовательных периодов, образующих “конвейер приоритетных дел”. В течение одного года в жизни муравейника сменяют друг друга качественно различающиеся периоды – пулы событий, имеющих определенную временну́ю привязку (табл. 1). Их содержание и значимость изменяются по периодам, но вместе они и образуют “конвейер приоритетных дел”: весенний разогрев гнезда и выведение первого расплода; организация вне гнезда системы снабжения семьи ресурсами; поддержание в гнезде оптимального терморежима для расплода; выращивание пополнения семьи; подготовка гнезда к зиме и создание зимних запасов; зимовка. Периоды годичного цикла облигатно сменяют друг друга, и на каждом предшествующем этапе формируются предпосылки и ресурсы для выполнения последующего.

Переходный период зима–весна. На этом временном отрезке происходит активизация семьи, ее выход из состояния зимовки. Муравьи активизируются и формируют в верхней трети купола “тепловое ядро”, в котором самки начинают первую в сезоне яйцекладку. Рабочие муравьи интенсивно расходуют резервные вещества на разогрев гнезда и выкармливание расплода, пополняя ряды активных функциональных групп (охотников, сборщиков пади, строителей, нянек), которые начинают ремонт гнезда, выращивание расплода и восстановление структуры участка.

Основной период 1 – весенний. Происходит переход семьи на внешние источники энергоресурсов, выведение репродуктивных особей (самцов и самок), а также мощное подкрепление семей выведшимися в те же сроки рабочими. Приоритетными задачами являются переход на внешние источники питания и формирование контингентов функциональных групп (нянек, фуражиров, строителей и охраны купола и т.д.), характерных для семьи рыжих лесных муравьев и действующих в течение всего вегетационного периода. Иначе все остальные задачи данного периода годичного цикла (выращивание первого поколения потомства, разворачивание структуры кормового участка и системы межсемейных связей, расселение) останутся невыполненными.

За периодом 1 следуют три действия, составляющие суть переходного периода весна–лето: а) ротация яйцекладущих самок и наращивание численности рабочих; б) полное развертывание социальных и территориальных структур, освоенных муравейником; в) выделение естественных отводков взрослыми активными семьями.

а) Ротация яйцекладущих самок и рабочих в действующих муравейниках способствует резкому увеличению продуктивности семей и обеспечивает максимум их летнего пополнения рабочими особями (Forelius et al., 1993). Важно, что схема наращивания плодовитости молодых самок связана со способом основания новых семей: у видов с независимым образованием семей плодовитость изначально низка и впоследствии постепенно увеличивается в течение длительного времени. А у полигинных видов с регулярной ротацией яйцекладущих самок плодовитость молодых самок достигает своего максимума уже в ближайшие недели после приема их в гнездо (Passera, Keller, 1990; Zakharov, 2011). С учетом отмеченной выше потребности яйцекладущих самок в отдыхе после каждой серии из 3–4 яйцекладок (рис. 2; Захаров, Захаров, 2013) примечательна “своевременность” ротации самок – именно к началу периода, когда плодовитость “старых” самок уже пошла на спад.

б) Полное развертывание социальных и территориальных структур. Завершение формирования контингента внегнездовых рабочих и мощное пополнение состава рабочих в конце мая позволяют семье занять максимально возможную охраняемую территорию и реализовать на ней полное развертывание структур (дорог, вспомогательных гнезд, убежищ).

в) Выделение отводков. Одновременные пополнение семьи молодыми самками и рабочими, а также высвобождение после вылета крылатых и выведения расплода большого числа ухаживавших за ними взрослых муравьев повышает гетерогенность и “пассионарность” системы и создает условия для выделения естественных отводков.

В целом за переходный период весна–лето муравейник создает предпосылки для достижения на следующем этапе годичного цикла максимальных продуктивности, мощности и структурной сложности системы.

Основной период 2 – летний. В норме складывается из трех серий выведения многочисленного расплода, обеспечивающих рост и развитие самого муравейника, а также формирование им поликалических и надсемейных структур. Мощный демографический ресурс, накапливаемый за этот период, позволяет муравьям успешно решать стратегические этапные задачи: а) пока есть расплод, в гнезде должно быть тепло, б) постоянно необходимо достаточно много рабочих каждой функциональной группы – для обогрева, ухода, кормления и защиты, в) муравейник должен утвердиться в системе межгнездовых и межвидовых отношений. И все это при регулярно или случайно меняющихся условиях. Так, потребность семьи в пище в течение всего периода закономерно меняется, – она возрастает при наличии и росте в гнезде личинок, спадая на фазе куколки и откладки яиц (Голосова, Захаров, 1974).

Выведение каждого поколения рабочих – это тоже определенная структуризация жизни семьи. Однако признать их периодами нельзя по ряду соображений. Во-первых, число таких поколений непостоянно (от 3 до 5 в одном гнезде) в зависимости от погодных условий и иных обстоятельств. Во-вторых, состав продукции также непостоянен, – большинство муравейников выращивают самок далеко не каждый год (Otto, 1962; Длусский, 1967; Gösswald, 1989). В обоих случаях сбои не препятствуют началу следующего периода годичного цикла, который начинается в установленные фенологические сроки. Поэтому мы можем рассматривать серийное выведение молоди и лабильность сроков выращивания репродуктивных особей у рыжих лесных муравьев как вторичные явления. Каждой яйцекладке предшествует подъем самок в верхние (прогреваемые) камеры гнезда, а после откладки яиц самки возвращаются в его нижнюю прохладную часть. Подъем самок всегда начинается за 2–4 дня до начала яйцекладки.

Переходный период лето–осень. После завершения выращивания расплода в задачах, стоящих перед семьей, происходят коренные изменения: а) падают до минимума потребность в белковой пище и связанная с ней общая активность на кормовом участке; б) исчезает потребность в разогреве гнезда, в) семья должна перестроиться для подготовки к зимовке: начать сооружение (обновление) зимовочного гнезда, переключиться на углеводное питание и формирование зимнего состава рабочих.

Основной период 3 – осенний. Приоритетные задачи периода: а) подготовка зимовочного гнезда и создание зимних запасов пищи; б) сворачивание внегнездовой активности и переход на питание из пищевых запасов семьи; в) формирование зимней функциональной структуры с абсолютным преобладанием муравьев – хранителей пищевых запасов, далее – просто хранители (supply keepers, keepers), и небольшим числом активных (мобильных) муравьев (mobile workers) и свиты самок (suite for queens). Доля участия хранителей запасов в составе рабочих увеличивается до 90–95%. Детали процесса осеннего перестроения функционального состава рабочих муравьев рассматриваются в следующем разделе статьи.

Переходный период осень–зима связан с распределением муравьев по зимовочным камерам и фактической “инкапсуляцией” семьи. Происходит консервация наземной части жилого гнезда. Консервация различных вспомогательных гнезд происходит раньше – по мере исключения их из режима активного использования.

Основной период 4 – зимний. За продолжительным, около 2 мес. (середина августа–середина октября), периодом накопления энергетических запасов семьи следует еще более длительный период зимовки (ноябрь–март, 5 мес.), в течение которого расход запасов невелик по причине низкой активности муравьев и соответственно минимальных трат ими пищевых ресурсов.

ИЗМЕНЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТАВА РАБОЧИХ В ГОДИЧНОМ ЦИКЛЕ. СЕЗОННЫЙ ПОЛИЭТИЗМ

Смена задач в цикле, безусловно, должна обеспечиваться необходимыми для ее выполнения демографическими ресурсами. Как мы уже рассмотрели выше, в годичном цикле социума происходит закономерная смена общих приоритетных задач, комплексных по сути и требующих для своего решения участия больших масс муравьев (табл. 1). Для многих особей это связано со сменой выполняемых ими функций. Такое переключение функций рабочих муравьев в годичном цикле носит регулярный характер, хотя при быстротечной жизни большинства рабочих особей напрямую это касается лишь части из них. Тем не менее функции многих рабочих закономерно меняются не только с возрастом особи (возрастной полиэтизм) или в соответствии с размерными и психофизиологическими предпочтениями особей (постоянный, кастовый полиэтизм), но также в соответствии с сезонными приоритетными задачами, стоящими перед социумом (предварительно можно определить как сезонный полиэтизм). Меняются задачи, меняется и демографическая структура рабочего населения муравейника. Мобильность сезонного распределения рабочих по функциональным группам позволяет муравьям более эффективно использовать имеющийся в гнезде контингент рабочих особей.

На уровне семьи такая проблема должна быть решена системным путем: в социуме имеется постоянный контингент неспециализированных особей (полиэтическая группа “пассивные фуражиры”) либо формируется многочисленный резерв семьи из потенциально активных особей (Захаров, 1991, 2015). Первый вариант в полной мере реализуется у видов с системой массовых мобилизаций (*r*-стратегией фуражировки), второй – у *K*-стратегов с закрепленными функциями пассивных фуражиров.

Массовое переключение населения муравейника на выполнение очередной суперзадачи не означает даже временного исчезновения других внутригнездовых (свита самок), нагнездовых (муравьи-наблюдатели, строители) и внегнездовых (разведчики, охотники, сборщики пади) функциональных групп, являющихся системообразующими и обеспечивающими “самобытность” социума. Речь идет не о полном замещении одних функциональных групп другими, а о перераспределении больших масс рабочих между ними, что-

бы в течение каждого периода обеспечить выполнение ключевых для него функций.

Серийность выведения молоди облегчает смену занятости для масс рабочих. Она позволяет начать формирование ресурсов для реализации стратегических задач семьи заблаговременно, задолго до собственно (самого) события. В гнезде одновременно присутствуют рабочие нескольких возрастов, которые обеспечивают плавную смену ведущих контингентов. Так, в конце мая–начале июня из раннелетнего поколения рабочих формируется контингент хранителей запасов, которым после зимовки суждено стать основой потоков фуражиров (Маавара, Мартин, 1983; Мартин, 1991). А в последнем, августовском поколении рабочих, составляющем около 0.3 численности населения муравейника (Калинин, 1998), почти все особи становятся хранителями запасов (Захаров, Захаров, 2014). Благодаря этому все взрослое население муравейника сохраняет дееспособность в течение длительного времени: пока заполняются жировые тела всех новых молодых рабочих, более старшие особи могут готовить в зимовке гнездо и собирать падь. Это крайне важно – при любых перестроениях семья должна постоянно сохранять свою функциональность.

На осеннем этапе абсолютное большинство населения (90–95%) гнезда должно стать *хранителями* (Kirchner, 1964; Kneitz, 1967). Наличие жировых тел лишь у 40–50% внутригнездовых рабочих не позволяет муравьям вырастить весной первое поколение расплода (Захаров, Захаров, 2014). Если бы не последнее поколение рабочих, то уже в конце августа хранителями вынуждены были бы стать взрослые активные рабочие, и семье не хватило бы сил для подготовки к зиме.

Деактивация семьи, сворачивание летней функциональной структуры происходит через формирование осеннего варианта – с преобладанием сборщиков пади и строителей. Далее идет формирование уже зимней функциональной структуры с абсолютным преобладанием хранителей пищевых запасов. Последовательность формирования зимнего состава и энергетического запаса семьи муравьев группы Formica rufa приведена на рис. 3. В первую очередь, к летним хранителям запаса семьи присоединяется последнее поколение рабочих, затем другие летние внутригнездовые рабочие. Охотники переключаются на сбор пади и строительного материала. Последними начинают накапливать запасы строители и сборщики пади, работающие на корневых тлях до предзимья.

Возможна лишь ориентировочная оценка участия в формировании зимнего состава хранителей муравьев разных летних функциональных групп: 20–27% – это летние хранители и няньки, 23–30% – последнее поколение рабочих целиком, 15–25% – оперативный резерв семьи, который сначала усиливает группу сборщиков пади, а уже оттуда попадает в хранители, 15–22% – из строителей и охотников невысоких рангов. Абсолютное большинство рабочих, но не все, становятся при этом малоподвижными. Наиболее опытные особи (α-рабочие) из каждой функциональной группы жировым телом не обзаводятся и остаются активными, образуя на этот период специфическую функциональную группу мобильных рабочих. Мобильные рабочие рассредоточены по всем частям гнезда, активно перемещаются по тоннелям и камерам и в январе (Сейма, 1998), а весной обеспечивают общую скоординированную активизацию семьи.

Уход насекомых на зимовку происходит медленно. Это связано с постепенным падением осенних температур, а также с тем, что не все особи успевают быстро обеспечить себя резервными веществами, необходимыми для зимовки. Выход из зимовки, напротив, совершается очень быстро (Воронцов, 1963, 1982). Эти тенденции соблюдаются и у таких социальных насекомых, как муравьи. И здесь противоположно направленные процессы отражают общую стратегию, направленную на минимизацию сроков пребывания одиночного насекомого или семьи муравьев в беззащитном состоянии. Осенью растянутый, медленный уход муравьев на зимовку сохраняет хотя бы относительную мобильность семьи (т.е. ее возможность защиты и ремонта гнезда) поздней осенью и в предзимье. А весной решение этих же задач требует максимально быстрой активизации семьи. Иначе семья станет легкой добычей более мобильных соседей по сообществу. Эти задачи хорошо согласуются и с другими проблемами, которые приходится решать муравьям в периоды подготовки зимовки и выхода из нее.

Весенний расход энергетических запасов семьи должен происходить стремительно, поскольку меньше чем за месяц необходимо произвести полное перестроение сферы обеспечения с зимнего функционального состава на летний, т.е. реализовать приведенные на рис. 3 события в обратном порядке и сформировать все летние функциональные группы рабочих. Для этого необходима быстрая утилизация энергетических ресурсов семьи, чему способствует параллельное выполнение муравьями двух больших энергоемких задач: разогрева гнезда и выкармливания первого поколения расплода. Особенно жестко связано с освобождением рабочих особей от жировых тел сопровождение задач сферы обеспечения (Хансен, Вийк, 1981), ведь эффективное функционирование в качестве фуражиров и строителей просто недоступно физически особям с развитыми жировыми телами. Для этого они должны освободиться от своих жировых тел. Поэтому в апреле участие хранителей в составе семьи должно снизиться с зимних 95 до летних 25–30%.

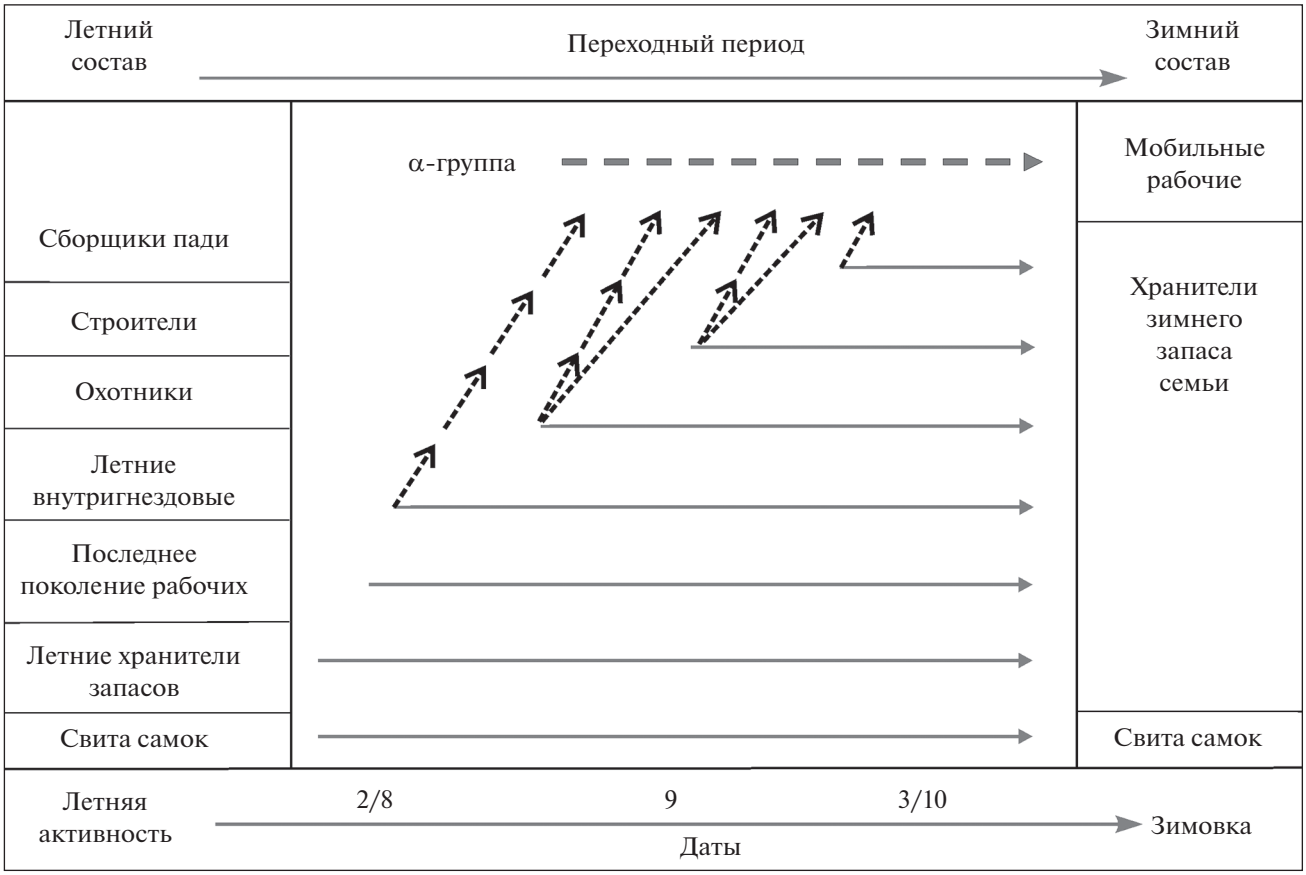


Рис. 3. Схема формирования зимнего состава и энергетического запаса семьи рыжих лесных муравьев. Горизонтальные сплошные стрелки означают переход из летних функциональных групп в зимние группы хранителей запасов и свиты самок; косые пунктирные линии – уход элитной части каждой из этих групп в функциональную группу мобильных рабочих; горизонтальная пунктирная линия – формирование из α-особей группы мобильных рабочих.

ОБЩЕЕ ОБСУЖДЕНИЕ

Данное исследование во многом носит постановочный характер и имеет целью, прежде всего, привлечь внимание исследователей к необходимости соблюдения в мирмекологических и сопряженных с ними зоологических и синэкологических работах требований, связанных с явлениями цикличности и сезонности. Эти вопросы приобретают особое значение при многолетних исследованиях, будь то длительные эксперименты или стационарные мониторинговые наблюдения, поскольку несоблюдение фенологических рамок ведет к утрате ценной информации и делает выполняемые разными авторами исследования несопоставимыми.

При этом имеются серьезные трудности адекватного описания связей между годичным циклом и жизненным циклом семьи (colony life history) у эусоциальных насекомых (Stearns, 1992, 2000; Starr, 2006). Феномен сезонной цикличности у этих насекомых имеет свою специфику (Feller, 1989; Heinze, 1993; Heinze, Hölldobler, 1994; Starr, 2006; Захаров, Захаров, 2013, 2019). Так, можно полагать, что годичный цикл жизни является предельным временны́м интервалом корректного описания отдельного социума насекомых (например, отдельного муравейника) в природных условиях. При переходе к многолетним описаниям сообществ муравьев необходимо переходить на уровень поселения (комплекса гнезд конспецификов или многовидовых сообществ), поскольку миграционные потоки между составляющими поселение муравейниками, как правило, не позволяют, по крайней мере, на современном технологическом уровне исследований, прослеживать судьбы отдельных семей в потоке многолетних событий. Поэтому, хотя бы в приложении к *Formica* s. str., годичный цикл жизни муравейника является в определенном смысле идеализаций, как если бы модельный муравейник в течение своей жизни не менял своего статуса и не участвовал в общих структурных перестроениях, систематически происходивших в комплексе гнезд, частью которого он является. Данное обстоятельство не меняет общих принципов организации годичных циклов жизни поселе-

Таблица 2. Внешние признаки, индицирующие определенные этапы годичного цикла в гнезде рыжих лесных муравьев

Период		Формы деятельности				
основной	переходный	репродуктивная	энергетическое обеспечение	гнездовая	демографическая	социоструктурная
Зимний–весенний		На куполе разогрев яйцекладущих самок, начало яйцекладки в “тепловом ядре”	Потоков фуражиров еще нет	Начало ремонта гнезда	На куполе множество муравьев-теплоносцев, появление первых “отрядов” фуражиров	На куполе переносы муравьев-имаго
1. Весенний		**Переносы куколок рабочих по куполу, пустые коконы вокруг гнезда, крылатые на куполе**	**Кормовые дороги, фуражиры на кормовом участке – несут добычу, падь, сок растений**	**Ремонт повреждений и сушка гнезда, активный сбор смолы и других стройматериалов**	**На территории действуют массы фуражиров, в верхней части купола исчезают хранители запасов**	**Формирование кормовых и обменных дорог, вспомогательных гнезд, распределение колоний тлей**
Весенний–летний		Лёт крылатых, бескрылые самки около гнезд	Фуражиры во всех ярусах лесного сообщества	Ликвидированы все следы зимних и ранневесенних повреждений купола	В хорошую погоду муравейник “кипит”	Установление границ и нейтральных зон, иногда – муравьиные войны
2. Летний		**Вынос пустых коконов рабочих, факультативно-июльское поколение крылатых**	**Обилие добычи, появление колоний корневых тлей**	**Интенсивное обновление покровного слоя и внутреннего конуса, устойчивый t°-режим**	**Нарастает агрессивность рабочих на куполе и на территории. Максимум охотничьей активности**	**Образование новых дорог, строительство новых (летних) отводков**
Летний–осенний		Пустые коконы у самого основания купола	Уменьшение доли белковой добычи на дорогах, усиление потоков сборщиков пади	Гнездо холодное. Кайма выбросов почвы вокруг купола, активный принос хвои и смолы	Формирование осеннего состава фуражиров с преобладанием сборщиков пади	Сокращение дорог 2-го и 3-го порядков, закрытие вспомогательных гнезд
3. Осенний		**В гнездах нет расплода, самки спустились в подземную часть гнезда**	**Полное преобладание сборщиков пади среди фуражиров**	**Кайма окружает купол гнезда, почвой и хвоей укрепляется покровный слой, почти все входы закрыты**	**В куполе преобладают рабочие с развитыми жировыми телами**	**Выделение (осенних) отводков и гнезд выселения на следующий год, угасание связей между гнездами**
Осенний–зимний		Расплода нет	Активны лишь колонии корневых тлей непосредственно у гнезда	Муравьи сконцентрированы в зимовочном гнезде	Полное преобладание рабочих с развитыми жировыми телами	Семьи инкапсулированы в зимовочных гнездах
4. Зимний		**Расплода нет**	**Питание за счет внутренних ресурсов**	**Гнездо закрыто**	**Минимальная активность особей в зимовочных камерах**	**Колонны зимуют в соответствующих секторах зимовочного гнезда**

Таблица 3. Распределение состояний и активность по формам деятельности в годичном цикле жизни социума рыжих лесных муравьев

Форма деятельности	ОР	Состояние по основным периодам годичного цикла			
		Зимний	Весенний	Летний	Осенний
а) Репродуктивная	1	Нет	Идет	Идет	Нет
б) Обеспечение энергетическими ресурсами	1	Нет	Начинается	Идет	Идет
в) Гнездовая	1–2	Нет	Идет	Идет	Идет
г) Демографическая (смена составов функциональных групп)	2	Зимний состав	Зимний состав → → Летний состав	Летний состав	Летний состав → → Зимний состав
д) Состояние социальных внегнездовых структур	2	Свернуты	Разворачиваются	Развернуты	Сворачиваются

Примечания. Отношение к ресурсам (ОР): 1 – воспроизводство, добыча (обеспечение ресурсами и уходом); 2 – распределение (организация использования) ресурсов.

ния муравьев, но не позволяет выделять реальные границы родственных группировок различного масштаба (семей, колоний, федераций).

Следует также отметить принципиальное отличие применяемого нами понятия “годичный цикл жизни” или эквивалентного ему “годичный цикл активности” (Захаров, Захаров, 2013; Захаров, 2015) от используемого некоторыми авторами понятия “годичный цикл развития” (Кипятков, Лопатина, 2007). Если “годичный цикл жизни” охватывает все стороны жизни муравейника, связанные с гнездом, кормовым участком, выращиванием потомства, социотомией и т.д., то в рамках “годичного цикла развития” предмет рассмотрения ограничивается только схемами выращивания расплода, что делает всю процедуру уплощенной и односторонней. Эти различия особенно существенны применительно к модельным объектам нашего исследования, которые зимуют без расплода. Размножение у них носит сугубо сезонный характер, и уже поэтому реальная жизнь социума рыжих лесных муравьев оказывается существенно сложнее уплощенных схем “годичного цикла развития”.

Имеется качественная разница в использовании в годичном цикле демографического ресурса муравьями, зимующими с расплодом (личинками 2–3-го возраста) и без такового. У первых во время весенней реактивации личинки служат и энергетическим ресурсом, и объектами выращивания. У вторых весенний этап энергетически почти целиком обеспечивается созданными осенью запасами в жировых телах рабочих, что делает их менее зависимыми от обеспеченности внешними источниками пищи и от погодных условий в период весенней активизации. Однако при этом для них становится необходимой радикальная смена функций большинством рабочих особей в годичном цикле жизни семьи, что мы и обсуждали в разделе “Изменение функционального состава рабочих в годичном цикле. Сезонный полиэтизм”. Как и все Formicini, рыжие лесные муравьи выращивают расплод в течение одного сезона – важное отличие от видов, которые зимуют с расплодом и для которых прямая забота о расплоде является одной из важных составляющих всех периодов годичного цикла семьи. В средней полосе европейской части России в норме расплод находится в гнезде рыжих лесных муравьев 4.0–4.5 мес. (с апреля по август). Это означает, что около трети всего времени в годичном цикле и двух третей срока общей внегнездовой активности уход за молодью не входит в число задач, выполняемых семьей этих муравьев.

Выращивание расплода в течение одного сезона сопряжено у муравьев с повышенной скоростью развития расплода. Например, установлено, что у *Formica* и *Cataglyphis* скорость индивидуального развития значительно выше, чем у большинства видов с зимующими личинками. Среди северных муравьев расплод *Formica* отличается самым быстрым ростом и развивается почти вдвое быстрее расплода у зимующих с расплодом *Myrmica* и *Leptothorax*: развитие от яйца до куколки у *Formica* при 25–26°C происходит всего за 20–25 дней, а у *M. rubra* (Linnaeus 1758) при тех же температурах – за 34–35 дней, а при обычных для этого вида температурах около 22°C – за 40–45 дней, т.е. почти в 2 раза дольше (Кипятков, Лопатина, 2007). В итоге в средней полосе даже небольшая семья *Serviformica* может вырастить за лето 2–3 крупные партии расплода (Длусский, 2001; Кипятков, Лопатина, 2007), тогда как расплод *Myrmica* должен уходить на зимовку и завершает свое развитие только в следующем сезоне.

Одним из центральным вопросов, связанных с жизнеописанием социумов насекомых, является гипотеза о разделении этапов накопления ресурсов для выращивания репродуктивных особей и самого выращивания последних (Starr, 2006). Подобное разделение функций этапов саморазвития социума насекомых достаточно четко прослеживается у ресоциальных насекомых, таких как осы *Dolichovespula* (Hymenoptera, Vespidae) или шмели (Hymenoptera, Apidae) (Захаров, 1993; Радченко, Песенко, 1994), но применительно к муравьям с их поступательным развитием возникшего муравейника подобный подход вряд ли оправдан. Событийная насыщенность и вариантность развития в годичном цикле социума рыжих лесных муравьев – веский довод в пользу этого.

Наступление каждого из периодов достаточно надежно диагностируется по внешним признакам (табл. 2). Изменения в конструкции гнезда и поведении его обитателей являются не только следствием феноменологических особенностей любого из периодов, но и определяется качественными различиями в формах активности муравьев (табл. 3). В частности, поэтому незавершенность одного из периодов может стать критической для реализации всего годичного цикла и дальнейшей судьбы муравейника. В норме муравьи не приступят к выполнению следующего этапа годичного цикла, пока не завершен предыдущий. Так, не закончив процесса выращивания расплода рабочих, муравьи не могут начать подготовку гнезда к зимовке, поскольку им приходится все еще поддерживать в гнезде температурный режим. Хотя, следует отметить, если в гнезде остались уже только последние немногочисленные куколки рабочих, фуражиры могут начать сворачивать свою охотничью деятельность и переключатся на усиленный сбор пади и хвои.

Сбой в годичном цикле по фазе активности означает отставание конкретного события в жизни социума от установленного для него времени, что чревато большими потерями для муравейника. Так, задержка лёта крылатых в одном из гнезд комплекса ухудшает его позиции при разделе территорий, а сдвиг сроков выведения из куколок последнего поколения рабочих рыжих лесных муравьев в осень означает острый дефицит рабочих особей в гнезде. Таким образом, успешное начало следующего сезона, включая выведение крылатых особей, во многом зависит от эффективности деятельности муравейника в предыдущем сезоне. Одновременно это означает потенциальную эквивалентность всех основных периодов годичного цикла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бахем И., Лампрехт И., 1983. Гнездо лесных муравьев *Formica polyctena* как модель экологической системы // Журнал общей биологии. Т. 44. № 1. С. 114–123.

Берман Д.И., Алфимов А.В., Жигульская З.А., Лейрих А.Н., 2007. Зимовка и холодоустойчивость муравьев на северо-востоке Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 264 с.

Бургов Е.В., 2015. Многовидовая ассоциация муравейников: переход из неполной ассоциации в полную // Зоологический журнал. Т. 94. № 10. С. 1200–1210.

Воронцов А.И., 1963. Биологические основы защиты леса. М.: Высшая школа. 324 с.

Воронцов А.И., 1982. Лесная энтомология. М.: Высшая школа. 384 с.

Галахов Н.Н., 1959. Изучение структуры климатических сезонов года. М.: Изд. АН СССР. 182 с.

Голосова М.А., Захаров А.А., 1974. Эффективность действия муравьев *Formica rufa* на дубовую зеленую листовертку // Лесоведение. № 1. С. 37–42.

Горюнов Д.Н., 2003. Структура комплексов муравейников *Formica exsecta* и ее динамика в течение сезона // Успехи современной биологии. Т. 123. № 3. С. 249–256.

Горюнов Д.Н., 2015. Гнездостроение у муравьев *Formica exsecta* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоологический журнал. Т. 94. № 10. С. 1132–1137.

Грауберг Р.Э., 1988. Состав и динамика сбора строительного материала северным лесным муравьем // Биологические основы использования полезных насекомых. М. С. 50–52.

*Гримальский В.*И., 1975. Влияние медведей на муравьев рода *Formica* в Березинском заповеднике // Муравьи и защита леса. Материалы V Всесоюзного мирмекологического симпозиума. М. С. 74–77.

Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода Формика. М.: Наука. 236 с.

Длусский Г.М., 1980. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica* // Физиология и популяционная экология животных. Саратов. Вып. 6/8. С. 13–36.

Длусский Г.М., 2001. Сезонная динамика развития семей *Formica candida* в изолированной болотной популяции // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всероссийского мирмекологического симпозиума. Пермь. С. 69–71.

Дмитриенко В.К., Петренко Е.С., 1976. Муравьи таежных лесов Сибири. Новосибирск: Наука. 220 с.

Дьяченко Н.Г., 1999. Видовой состав муравьев рода *Formica* Беловежской Пущи и особенности их экологии // Parki Narodove I Rezerwaty Przyrody (Blałoweża). T. 18. № 3. P. 81–90.

Дьяченко Н.Г., 2001. Суточные и сезонные биоритмы муравьев *Formica* s. str. в Беловежской пуще // Муравьи и защита леса. Материалы XI Всероссийского мирмекологического симпозиума. Пермь. С. 25–27.

Дьяченко Н.Г., 2017. Рыжие лесные муравьи Беловежской пущи. М.: Товарищество научных изданий КМК. 128 с.

Захаров А.А., 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука. 216 с.

Захаров А.А., 1976. Использование метода исчерпывающих выборок при учете муравьев // Pedobiologia. Bd. 16. H. 8. S. 418–424.

Захаров А.А., 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 278 с.

Захаров А.А., 1993. Стадии развития эусоциальности у насекомых и критерии их выделения // Журнал общей биологии. Т. 54. № 5. С. 609–618.

Захаров А.А., 2015. Муравьи лесных сообществ. М.: Товарищество научных изданий КМК. 404 с.

Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., Гилёв А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б., Гороховская Е.А., Радченко А.Г., 2013. Мониторинг муравьёв Формика. Информационно-методическое пособие. М.: Товарищество научных изданий КМК. 99 с.

Захаров А.А., Захаров Р.А., 2013. Влияние зоогенных и климатических факторов на годичный цикл жизни муравейника группы *Formica rufa* // Муравьи и защита леса. Материалы XIV Всероссийского мирмекологического симпозиума М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 210–215.

Захаров А.А., Захаров Р.А., 2014. Муравьи в условиях экстремально жаркого лета // Зоологический журнал. Т. 93. № 1. С. 92–107.

Захаров А.А., Захаров Р.А., 2018. Фенологические аспекты мониторинга муравейников *Formica* s. str. // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 29. № 4. С. 86–110.

Захаров А.А., Захаров Р.А., 2019. Муравьи и позвоночные животные. М.: Товарищество научных изданий КМК. 186 с.

Захаров А.А., Захаров Р.А., Федосеева Е.Б., 2015. Использование параметров гнезда рыжих лесных муравьев в мониторинге муравейников // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 26. № 1. С. 68–90.

Захаров Р.А., 2008. Муравьи *Formica* (Formicidae) // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий европейского севера России (на примере заповедника “Пинежский”). Архангельск. С. 261–272.

Захаров Р.А., Захаров А.А., 2012. Мониторинг комплекса гнезд рыжих лесных муравьев “Красные Горы” // Многолетняя динамика экосистем природных комплексов Пинежского заповедника и сопредельных территорий. Архангельск. С. 78–85.

Захаров Р.А., Рыков А.М., 2018. Фотоловушки в мониторинге повреждений муравейников бурым медведем // Муравьи и защита леса. Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума. Екатеринбург. С. 157–160.

Калинин Д.А., 1998. Выплод рабочих у *Formica aquilonia* и метод его оценки // Муравьи и защита леса. Материалы X Всесоюз. мирмекологического симпозиума. М. С. 28–31.

Кауль Р.М., 1984. Суточная и сезонная динамика фуражировки у рыжих лесных муравьев // Насекомые в экосистемах лесной зоны Сибири. Томск. С. 41–44.

Кипятков В.Е., Лопатина Е.Б., 2007. Сезонные циклы и стратегии муравьев: структура, разнообразие и адаптивные особенности // Стратегия адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. С. 107–192.

Красильников В.А., 1998. Экспериментальное изучение первичного плеометроза у дернового муравья *Tetramorium caespitum* (Formicidae) // Успехи современной биологии. Т. 118. Вып. 3. С. 323–330.

Лаврехин Ф.А., Паннова С.В., 1983. Биология медоносной пчелы. М.: Колос. 304 с.

Маавара В.Ю., Мартин А.-Й.А., 1983. Роль запасных особей в семье рыжих лесных муравьев // Механизмы поведения. Материалы III Всесоюз. конференция по поведению животных. М.: Наука. Т. 1. С. 102–104.

Малоземова Л.А., 1974. Закономерности динамики суточной и сезонной активности муравьев рода *Formica* // Рациональное использование биол. ресурсов Сибири. Красноярск. С. 185–189.

Малоземова Л.А., Овсянникова Н.П., 1987. Распределение и динамика “вентиляционных” отверстий на куполе муравейника // Муравьи и защита леса. Материалы VIII Всесоюз. мирмекологического симпозиума. Новосибирск. С. 122–124.

Мартин А.-Й.А., 1991. Поведение и значение запасных особей рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы IX Всесоюз. мирмекологического симпозиума. М. С. 98–101.

Мартин А.-Й.А., Мянд М.Ю., Маавара В.Ю., 1988. Влияние искусственного подогревания муравейника на жизнедеятельность семьи северного лесного муравья // Биологические основы использования полезных насекомых. М.: ИЭМЭЖ – ВООП. С. 84–86.

Огурцов С.С., Федосеева Е.Б., 2018. Муравьи в питании бурого медведя (*Ursus arctos*) в Центрально-Лесном заповеднике // Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума. Екатеринбург. С. 141–147.

Плешанов А.С., 1982. Насекомые – дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. 209 с.

Радченко А.Г. 2016. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Украины. Киев: ИЗ НАНУ. 480 с.

Радченко В.Г., Песенко Ю.А., 1994. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidae). СПб.: ЗИН РАН. 350 с.

Саблин-Яворский А.Д., 1998. Становление поселений *Lasius niger* в процессе роста и взаимодействия первичных микросемей // Муравьи и защита леса. Материалы X Всероссийского мирмекологического симпозиума. М. С. 20–22.

Сейма Ф.А., 1998. О внутригнездовых перемещениях рабочих *Formica polyctena* в зимний период // Муравьи и защита леса. Материалы X Всероссийского мирмекологического симпозиума. М. С. 117.

Сейма Ф.А., 2008. Структура населения муравьев тайги. Пермь: Пермский Государственный Университет. 166 с.

Соколов Л.В., 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб.: ТЕССА. 344 с.

Соловьев А.Н., 2005. Биота и климат в XX столетии. Региональная фенология. М.: НПЦ "Пасьва". 288 с.

Федченко И.А., 2008. Календарь природы // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского севера России. Гл. 5. Архангельск: ГПЗ "Пинежский". С. 329–336.

Фоменко В.Ю., 1991. Влияние экзогенных факторов на процесс расселения в комплексе северного лесного муравья // Муравьи и защита леса. Материалы IX Всероссийского мирмекологического симпозиума. М. С. 69–71.

Хансен Т.Э., Вийк М.О., 1981. Сезонные изменения содержания резервных и холодозащитных веществ у *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 3. С. 380–387.

Шульц Г.И., 1981. Общая фенология. Л.: Наука. 188 с.

Anderson C., McShea D.W., 2001. Intermediate-level parts in insect societies: adaptive structures that ants build away from the nest // Insectes Soc. V. 48. P. 291–301.

Brian M.V., 1957. Serial organization of brood in *Myrmica* // Insectes Soc. V. 4. № 3. P. 178–190.

Chapman R.F., 1998. The insects: structure and function. 4th ed. Cambridge un. press. 770 p.

Chudzicka E., 1982. Development de colonies de *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. // Memorabilia Zoologica. V. 38. P. 205–237.

Coenen S.D., 1988. Zum Wàrmehaushalt im Nest der Roten Wadlameise *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie. Bd. 6. № 1–3. S. 140–145.

Feller J.H., 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants // Oecologia. V. 78. P. 69–76.

Fortelius W., Rosengren R., Cherix D., Chautems D., 1993. Queen recruitment in a highly polygynous supercolony of *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae) // Oikos. V. 67. P. 193–199.

Gösswald K., 1951. Die rote Waldameisen im Dünste der Waldhygiene. Lüneburg: Metta Kinau Verl. 160 S.

Gösswald K., 1989. Die Waldameise. V.1: Biologische Grudlagen, Ökologie und Verhalten. Wiesbaden. 660 S.

Heinze J., 1993. Life histories of subarctic ants // Arctic. V. 46. № 4. P. 354–358.

Heinze J., Hölldobler B., 1994. Ants in the cold // Memorabilia Zoologica. V. 48. P. 99–108.

Kirchner W., 1964. Jahreszyklische Untersuchungen zur Reservestoffspeicherung und Überlebensfähigkeit adulter Waldameisenarbeiterinnen (Gen. *Formica*, Hymenoptera, Formicidae) // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere. Bd. 71. № 1. S. 1–72.

Kneitz G., 1967. Stichproben zur jahreszeitlichen Dinamik des Waldameisenstaates (*Formica polyctena* Förster) // Progress in Soil Biology. Braunschweig, Amsterdam. P. 241–248.

*Kneitz G.,*1969. Jahreszeitliche Veränderungen der Ovariolenzustände in der Arbeiterinnenkaste des Waldenameisenstaates von *Formica polyctena* Förster (Hymenoptera, Formicidae) // Zoologischer Anzeiger Rupplements. Bd. 33. Verh. Zool. S. 209–215.

Lofgren C., Banks W., Glancey R., 1986. Biology and control of imported fire ants // Annual Review of Entomology. V. 20. P. 1–30.

Mordosov I.I., 2002. Yakutia brown bear foods // International Bear News. V. 11. № 2. P. 6–7.

O'Neil J., Markin G.P., 1975. Brood development of the various castes of the imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren // Journal of the Kansas Entomological Society. V. 48. № 2. P. 152–159.

Otto D., 1962. Die roten Waldameisen. Wittenberg. 152 p.

Passera L., Keller L., 1990. Relation entre la fecondite des reines de fourmis recemment accouplees el leur mode de fondation. Paris: Actes Coll., Insectes Sociaux. V. 6. P. 211–218.

Pisarski B. (ed.), 1982. Structure et organisation des sociétés de fourmis del l'espéce *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae) // Memorabilia Zoologica. V. 38. P. 1–280.

Rissing S.W., Pollock G.B., 1988. Pleometrosis and polygyny in ants. Boulder: Westview press. Colorado. P. 172–222.

Roháček A., 1974. Medovice-vydatný zdroj našich lesů // Včelařstvi. P. 128–129.

Rosengren R., 1969. Notes fegarding the growth of the polycalic system in *Formica uralensis* Ruzsky // Notulae Entomol. V. 49. № 3. P. 211–230.

Rosengren R., 1985. Internest relations in polydomius *Formica*-colonies (Hymenoptera, Formicidae) // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie. Bd. 4. S. 288–291.

Schmidt H., 1974. Steuerung der Kastenbildung und Geschlechtsregulation in Waldameisenstaat. Stuttgart: Wiss. Verlag. S. 404–512.

Stamps W.T., Vinson S.B., 1991. Raiding in newly founder colonies of *Solenopsis invicta* Buren // Environmental Entomology. V. 20, Issue 4, 1 August 1991. P. 1037–1041.

Starr Ch.K., 2006. Steps toward a general theory of the colony cycle in social insects // Life Cycles in social insects: Behaviour, ecology and evolution. St. Petersburg Univ. Press. P. 1–20.

Stearns S.C., 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University press. 264 p.

Stearns S.C., 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects // Naturwissenschaften. Bd. 87. S. 476–486.

Wiśniewski J., 1965. Pajeczaki towarzyszące mrowiskom *Formica polyctena* Först. (Hymenoptera, Formicidae) w nadleśnictwie dóswiadczalnym WSR Zielonka // Prace komisji Nauk Rolliczych i komisji Nauk Leśnych (Pożnan). V. 17. № 3. P. 537–584.

Zakharov A.A., 2011. Monogyny and polygyny in ant-hill life // Russian Entomological Journal. V. 20. № 3. P. 341–344.

THE ANNUAL LIFE CYCLE OF A RED WOOD ANT SOCIUM (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

A. A. Zakharov[1], **R. A. Zakharov**[1, *]

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

**e-mail: rzakharov@inbox.ru*

A schematic presentation is proposed of the periodization of an annual cycle in the life of a red wood ant socium with four main and four transitional periods, their timing corresponding to the nature calendar of Russia's European part. The annual cycle's functional structure is closely examined. Each of the five forms of a socium's functioning, viz., reproductive, energy supply, nesting, demographic, and social structural, is just a cyclic pool of events that, combined, forms an annual cycle of its life. The periods obligatorily follow one after the other, each preceding stage forming the prerequisites and resources to fulfill the next. Within the annual cycle, a regular change in general priority tasks takes place, warranting the participation of large ant masses and a cyclic change in their functions. These functions change not only in relation to age and caste polyethism, but also in subordination with the priority tasks faced by the socium. This can be termed as seasonal polyethism. The presence of seasonal functional groups of worker ants and the ways of their formation are shown in red wood ant families, the winter structure taken as an example. This consists of three functional groups: a suite for queens, supply keepers, and mobile workers. Varying durations of the intervals in the formation of winter and summer functional groups in red wood ants are substantiated.

Keywords: ant, *Formica rufa*, annual cycle, periods, periodization, general priority tasks, cyclic pool of events, seasonal polyethism

EDN: PHHISG
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 641–654

УДК 598.2:551.79

ВЕРХНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ АВИФАУНА ИЗ ПЕЩЕРЫ АДЖИ-КОБА В ГОРНОМ КРЫМУ

© 2022 г. А. Н. Цвелых*
Институт зоологии НАН Украины, Киев, 01601 Украина
**e-mail: TSV@izan.kiev.ua*

Поступила в редакцию 04.06.2021 г.
После доработки 12.07.2021 г.
Принята к публикации 07.08.2021 г.

Проведена ревизия коллекции костных остатков птиц из верхнеплейстоценовых отложений пещеры Аджи-Коба, расположенной у северо-западного обрыва горного плато Караби в восточной части Крымских гор. Полученные данные объединены с опубликованными результатами анализа другой коллекции из того же захоронения. Накопление костных остатков птиц происходило в результате активности периодически поселявшихся в пещере филинов. Авифауна местонахождения включает 64 вида. Треть видов принадлежит к водоплавающим и болотным птицам. Этих гидрофильных птиц привлекал временный водоем карстового происхождения, существующий на плато и в настоящее время. Костные остатки гидрофильных птиц обильны в верхних позднепалеолитических слоях и отсутствуют в нижних – среднепалеолитических. Это свидетельствует в пользу возникновения водоема на плато только в период позднего палеолита. Костные остатки представителей семейства Tetraonidae – *Lagopus lagopus*, *Lagopus muta*, *Lyrurus tetrix* – обильно представлены в отложениях эпохи позднего палеолита, но отсутствуют в отложениях эпохи среднего палеолита, что подтверждает гипотезу об их появлении в Крыму только в позднем палеолите. Анализ видового состава птиц свидетельствует об их попадании в захоронение преимущественно в теплые сезоны года и в период миграций. Значительная доля видов, характерных для открытых местообитаний, свидетельствует, что в позднем плейстоцене на плато существовали обширные открытые пространства. Сравнение соотношения числа костных остатков Galliformes из позднепалеолитических слоев Аджи-Коба и позднепалеолитического местонахождения Сюрень I, расположенного в западной части Крымских гор, показало значительное превышение относительной численности *Perdix perdix* (вида открытых биотопов) над численностью *Lyrurus tetrix* (индикатора древесно-кустарниковых зарослей) в первом местонахождении и обратное соотношение – во втором. Это может свидетельствовать, что в районе Сюрень I, в отличие от Аджи-Коба, древесно-кустарниковые заросли занимали значительные площади.

Ключевые слова: ископаемые птицы, костные остатки, изменения окружающей среды
DOI: 10.31857/S0044513422060113

Аджи-Коба – многослойная пещерная стоянка времени среднего и позднего палеолита – расположена у северо-западного обрыва горного плато Караби в восточной части Крымских гор (рис. 1). Орнитологические находки из Аджи-Коба неоднократно исследовались. Тугариновым (1937) в Аджи-Коба были найдены костные остатки одного вида – *Perdix perdix*. Воинственский (1963, 1967) опубликовал результаты исследования костных остатков птиц из Аджи-Кобы, включавшие сведения о 29 видах птиц. К сожалению, эти данные были представлены без разделения слоев на среднепалеолитические и позднепалеолитические, что существенно снизило ценность полученных результатов (Колосов и др., 1993). Барышников и Потапова (1988), полагая, что материалы из Аджи-Кобы были опубликованы только частично, включили в свой обзор по птицам среднего палеолита Крыма полный список ранее определенных Воинственским костных остатков птиц из этого захоронения, хранящихся в фондах Зоологического института РАН (в то время Зоологический институт АН СССР), но уже с учетом распределения находок по слоям, а также с некоторыми своими дополнениями и уточнениями. Здесь были приведены сведения о 44 видах птиц. Впоследствии этот список без изменений был воспроизведен в другой работе авторов, посвященной птицам палеолита Крыма (Baryshnikov, Potapova, 1992). Однако сопоставление этого списка со списком, опубликованным самим Воинственским (1963, 1967), свидетельствует, что они существенно различаются по видовому и количественному составу. Это заставило нас предположить, что в публикациях были представлены результаты исследований Воин-

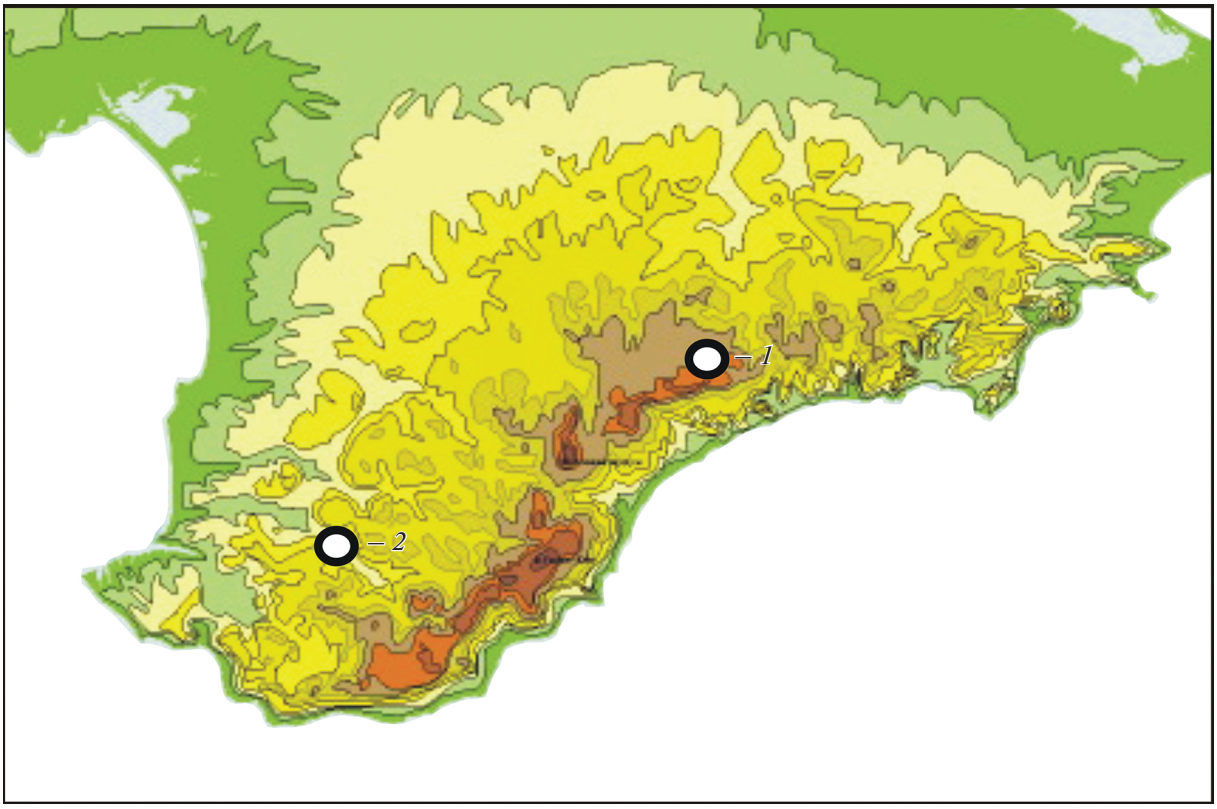


Рис. 1. Расположение местонахождений Аджи-Коба (*1*) и Сюрень I (*2*) в Крымских горах.

ственским разных коллекций и что материалы, опубликованные самим Воинственским, не тождественны материалам, опубликованным Барышниковым и Потаповой (1988). Недавно коллекция, послужившая основой для публикаций Воинственского (1963, 1967), была обнаружена в фондах Палеонтологического музея Центрального Национального природоведческого музея НАН Украины. Ревизия этой коллекции и объединение полученных результатов с опубликованными результатами анализа коллекции из фондов Зоологического института РАН (Барышников, Потапова, 1988) открывают возможность для получения полного представления о позднеплейстоценовой авифауне этого уникального местонахождения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проанализирована коллекция костных остатков птиц из Аджи-Коба, хранящаяся в фондах Палеонтологического музея Центрального Национального природоведческого музея НАН Украины. Из предыдущих публикаций о фауне Аджи-Коба (Громова, Громов, 1937; Виноградов, 1937; Громов, 1964; Барышников, Потапова, 1988) известно, что костные остатки животных находили во втором (шифры: 2, 2-1, 2-2, 2-3, 2-4; вторая цифра обозначает номер горизонта) и третьем (шифры: 3, 3-2, 3-3, 3-4, 3-5; сюда же, с определенной долей вероятности, можно относить находки с шифром – 3?) слоях, в расположенном между ними “смешанном” слое (шифр – 2,3), а также в четвертом слое (шифр – 4). В соответствии с обнаруженными кремневыми артефактами, находки во втором слое ассоциируются с периодом позднего палеолита, в третьем и, очевидно, в четвертом (здесь артефакты отсутствовали) слоях – с периодом среднего палеолита. Смешанный слой выделен на основании находок в нем кремневых артефактов как позднепалеолитического, так и среднепалеолитического облика.

Большинство образцов имело нанесенный непосредственно на кость шифр. Шифр включал номер слоя и горизонта, в котором образец был найден; в двух случаях шифр на кости отсутствовал, но прилагался к ней в виде отдельной этикетки. В коллекции также присутствовало несколько костей, совершенно лишенных маркировки. О принадлежности этих образцов к исследуемому местонахождению может свидетельствовать их совместное хранение с костями, имеющими шифр, а также то, что некоторые из них были включены в публикацию Воинственского (1967) как образцы из Аджи-Коба. Большинство образцов было дополнительно пронумеровано, и эти номера соот-

ветствовали номерам в приложенном к коллекции перечне определенных костей, составленном самим Воинственским (в перечне, кроме номера и вида птицы, указывалась и анатомическая принадлежность кости). Некоторое количество не пронумерованных таким способом образцов хранилось отдельно, в двух боксах, также снабженных перечнями с указанием видовой и анатомической принадлежности костей.

В коллекции присутствовало некоторое количество неопределенных костей, о чем ранее уже упоминалось (Воинственский, 1963, 1967). Бóльшую их часть удалось определить. Для видовой идентификации образцов нами использованы эталонные остеологические коллекции Палеонтологического музея Центрального Национального природоведческого музея НАН Украины и Зоологического музея Киевского национального университета.

Сведения о современном распространении птиц непосредственно в районе горного плато Караби и других районах Горного Крыма приведены по данным Костина (1983), Бескаравайного (2001) и по материалам собственных исследований. Таксоны представлены согласно сводке Коблика и Архипова (2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Galliformes

Lyrurus tetrix. Среди неопределенных костей выявлен фрагмент левого tarsometatarsus тетерева из слоя 2-1. Кость принадлежала молодой птице. Также среди неопределенных костей найдены левые humerus и ulna тетерева, лишенные шифра. Поскольку тетерев появился в фауне Крыма только в позднем палеолите (см. ниже), можно заключить, что эти образцы также имеют позднепалеолитический возраст. Во второй части коллекции, которая была обработана Воинственским и которая хранится в Зоологическом институте РАН (в дальнейшем: коллекция ЗИН), этот вид представлен тремя костями из второго и смешанного слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Lagopus muta. Воинственский (1967) указывал на находку восьми костей не менее чем от пяти особей – пяти левых и двух правых tarsometatarsus и одного левого femur. В коллекции помимо левого femur обнаружены пять правых и два левых tarsometatarsus. Эти образцы найдены в слоях: 2 (femur), 2-1 (три правых tarsometatarsus), 2-3 (левый tarsometatarsus), 2-4 (правый tarsometatarsus), 2,3 (правый и левый tarsometatarsus). В последнем случае одноименные кости существенно различались по размерам, что свидетельствует об их принадлежности разным особям. Если принять это во внимание, можно заключить, что костные остатки тундряных куропаток принадлежали не менее чем шести разным особям (здесь и далее горизонт как отдельный слой при расчетах не учитывался). В коллекции ЗИН есть четыре кости этого вида из смешанного слоя (Барышников, Потапова, 1988).

Lagopus lagopus. Воинственский (1967) указывал на находку двух правых femur от двух особей. Обе кости происходили из слоя 2,3. В коллекции ЗИН есть девять костей этого вида из второго и смешанного слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Perdix perdix. Воинственский (1967) указывал на находку одного правого tarsometatarsus. Этот образец происходил из слоя 2,3. Однако в дополнительном перечне к отдельно хранившимся костям были указаны еще две правые scapula. Эти образцы происходили из слоев 2-1 и 2-2. Также среди неопределенных костей выявлен правый tarsometatarsus из слоя 2-2. Учитывая анатомическую принадлежность и распределение костей по слоям, можно заключить, что они принадлежали не менее чем трем разным особям. В коллекции ЗИН хранятся 352 кости этого вида, происходящие из всех слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Coturnix coturnix. Воинственский (1967) указывал на находку трех правых и одного левого femur, а также левого tibiotarsus не менее чем от трех особей. Правые femur происходили из слоев 2-1, 2-4 и 2,3, левый – из слоя 2, а tibiotarsus – из слоя 2,3. Учитывая анатомическую принадлежность и распределение костей по слоям, можно заключить, что они принадлежали не менее чем четырем разным особям. В коллекции ЗИН есть восемь костей этого вида из второго и смешанного слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Anseriformes

Anas acuta. Воинственский (1967) включил этот вид в список птиц из Аджи-Коба без указания на количество и анатомическую принадлежность костных остатков. В дополнительном перечне к отдельно хранившимся костям из Аджи-Коба были указаны furcula и правая scapula этого вида. Образцы происходили из слоев 2-1 и 2, соответственно. В коллекции ЗИН есть одна кость этого вида из второго слоя (Барышников, Потапова, 1988).

Anas querquedula. Воинственский (1967) указывал на находку тазовой кости и правого tarsometatarsus. Эти образцы происходили из слоев 2,3 и 2-1, соответственно. В перечне, кроме этих костей, была указана еще одна – правый tibiotarsus. Эта кость была найдена в слое 2-1. Учитывая распределение костей по разным слоям, можно заключить, что они принадлежали не менее чем двум разным особям.

Anas clypeata. Среди неопределенных костей была выявлена правая os coxae из слоя 2.

Aythya fuligula. Воинственский (1967) указывал на находку тазовой кости, левого femur и правого tarsometatarsus. Synsacrum и femur происходили из слоя 2-1, tarsometatarsus – из слоя 2-4. Кроме того, в перечне был указан еще один левый femur. Эта кость происходила из слоя 2,3. Учитывая распределение костей по разным слоям, можно заключить, что они принадлежали не менее чем двум разным особям. В коллекции ЗИН есть одна кость этого вида из второго слоя (Барышников, Потапова, 1988).

Bucephala clangula. Воинственский (1967) указывал на находку правого femur. Принадлежность этого образца к какому-либо из известных слоев установить не удалось – вместо слоя на кости было обозначено 0.2–1.2. Однако известно, что при копании разведочного шурфа в Аджи-Коба находки позднепалеолитического времени были отмечены на глубине 0.3–1.5 м (Колосов и др., 1993). Поэтому можно предположить, что образец также имеет позднепалеолитический возраст. В коллекции ЗИН есть одна кость этого вида из второго слоя (Барышников, Потапова, 1988).

Mergus serrator. Воинственский (1967) указывал на находку правого femur. Эта кость была найдена в слое 2-1. В коллекции ЗИН есть одна кость этого вида из второго слоя (Барышников, Потапова, 1988).

Podicipediformes

Podiceps nigricollis. Воинственский (1967) указывал на находку левого coracoideum и левой ulna. Однако в перечне, помимо левой ulna, было указание на два правых coracoideum. Coracoideum происходили из слоев 2-2 и 2,3, а на ulna вместо слоя было обозначение – “гр.”. Очевидно, что эта кость была извлечена из грохота – приспособления для просеивания выкопанного грунта. Таким образом, для этого образца слой остался неизвестным. Очевидно, что кости принадлежали не менее чем двум разным особям. В коллекции ЗИН есть одна кость этого вида из смешанного слоя (Барышников, Потапова, 1988).

Falconiformes

Falco cherrug. Воинственский (1967) указывал на находку левого femur. Шифр на этой кости отсутствовал.

Gruiformes

Porzana porzana. Воинственский (1967) указывал на находку левого coracoideum. Этот образец происходил из слоя 2. В коллекции ЗИН есть две кости этого вида из второго и смешанного слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Gallinula chloropus. Воинственский (1967) указывал на находку левой ulna. В перечнях указание на этот вид отсутствовало, не найдена кость и в коллекции. По-видимому, этот образец следует считать утерянным.

Charadriiformes

Charadrius asiaticus. Воинственский (1967) указывал на находку левого humerus *Charadrius* (*alexandrinus*?). В перечне этот образец был обозначен точно так же, как в публикации – *Charadrius* (*alexandrinus*?). При осмотре образца оказалось, что по строению эта кость сходна с соответствующими костями *Charadrius alexandrinus*, но намного превосходит их по размерам. По всем параметрам эта кость совершенно соответствовала костям существенно более крупного вида того же рода – *Charadrius asiaticus*. Нам представляется, что Воинственский также определил этот вид как *Charadrius asiaticus* и только случайно вместо *asiaticus* вписал в перечень несколько созвучное и чаще им употребляемое – *alexandrinus*. А зная, что *Charadrius asiaticus* в современной фауне Крыма отсутствует и даже в регионе Северного Причерноморья известен только как чрезвычайно редкий залетный вид, он поставил после названия вида знак вопроса. Этот образец происходил из слоя 2-1.

Tringa totanus. Воинственский (1967) указывал на находку правого humerus. Этот образец происходил из слоя 2-1. Среди неопределенных костей выявлена furcula, принадлежащая этому виду из слоя 2-4.

Tringa ochropus. Воинственский (1967) указывал на находку левой и правой ulna. Эти образцы происходили из слоев 2 и 2-1, соответственно.

Strigiformes

Strix aluco. Воинственский (1967) указывал на находку левой ulna. В дополнительном перечне к отдельно хранившимся костям была указана левая scapula от этого вида. Этот образец найден в слое 2-1. В коллекции ЗИН есть одна кость этого вида из слоя “3?” (Барышников, Потапова, 1988).

Passeriformes

Melanocorypha yeltoniensis. Среди неопределенных костей выявлены: правый и левый tibiotarsus из слоя 2,3, левый tibiotarsus из слоя 2-1. Учитывая распределение костей по слоям, можно заключить, что эти образцы принадлежали не менее чем двум разным особям. В коллекции ЗИН есть четыре кости этого вида из второго и третьего слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Melanocorypha leucoptera. Среди неопределенных костей выявлены: правый coracoideum из слоя 2, правая ulna из слоя 2-2, левый tibiotarsus из

слоя 2,3, а также левый tarsometatarsus, извлеченный из грохота. Учитывая распределение костей по слоям, можно заключить, что эти образцы принадлежали не менее чем двум разным особям.

Calandrella brachydactyla. Среди неопределенных костей выявлен правый tarsometatarsus из слоя "3?", а также левые humerus и tarsometatarsus из слоя 2-1. Учитывая распределение костей по слоям, можно заключить, что образцы принадлежали не менее чем двум разным особям.

Eremophila alpestris. Воинственский (1967) указывал на находку правых ulna и coracoideum. Обе кости найдены в слое 2-1. Среди неопределенных костей выявлены правые ulna и humerus из того же слоя. Следовательно, кости принадлежали не менее чем двум особям.

Galerida cristata. Среди неопределенных костей выявлены: правый coracoideum из слоя 2., правая ulna и левый tarsometatarsus из слоя 2-2, левый femur из слоя 2,3. Учитывая распределение костей по слоям, можно заключить, что образцы принадлежали не менее чем двум разным особям. В коллекции ЗИН есть 11 костей этого вида из второго и третьего слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Alauda arvensis. Среди неопределенных костей выявлен правый carpometacarpus, правый и левый coracoideum этого вида из слоя 2-1 и левый coracoideum из слоя 2. Учитывая распределение костей по слоям и их анатомическую принадлежность, можно заключить, что эти образцы принадлежали не менее чем двум разным особям. В коллекции ЗИН есть одна кость этого вида из смешанного слоя (Барышников, Потапова, 1988).

Lullula arborea. Воинственский (1967) указывал на находку правой ulna. Эта кость найдена в слое 2-1. Среди неопределенных костей выявлена левая scapula из того же слоя.

Anthus campestris. Воинственский (1967) указывал на находку левого humerus. Эта кость найдена в слое 2,3.

Anthus trivialis. Среди неопределенных костей выявлен левый coracoideum этого вида из слоя 2.

Prunella modularis. Воинственский (1967) указывал на находку левой tarsometatarsus. В списках указание на этот вид отсутствовало, не найден соответствующий образец и в коллекции. По-видимому, этот образец следует считать утерянным.

Oenanthe oenanthe. Воинственский (1967) указывал на находку правой ulna. Эта кость найдена в слое 2-1. Среди неопределенных костей выявлен правый carpometacarpus из того же слоя.

Parus caeruleus. Среди неопределенных костей выявлен правый tarsometatarsus из слоя 2,3.

Garrulus glandarius. Среди неопределенных костей выявлен левый femur из слоя 2. В коллекции ЗИН есть две кости этого вида из второго и смешанного слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Pica pica. Среди неопределенных костей выявлен левый tarsometatarsus из слоя 2,3. В коллекции ЗИН есть 11 костей этого вида из второго и смешанного слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Pyrrhocorax pyrrhocorax. Воинственский (1967) указывал на находку трех левых femur, правого humerus и левого radius от трех особей. В перечне было указание только на левый radius, а также на правый и левый femur – эти кости присутствовали в коллекции. В дополнительном перечне к отдельно хранившимся костям были указаны два левых femur, но присутствовал только один из них. Radius и правый femur найдены в слое 2-1, левые femur – в слоях 2,3 и 2. В еще одном дополнительном перечне были указаны правая и левая scapula. Эти образцы происходили из слоев 2-1 и 2,3, соответственно. Учитывая распределение костей по слоям и их анатомическую принадлежность, можно заключить, что эти образцы принадлежали не менее чем двум разным особям. В коллекции ЗИН есть девять костей этого вида из второго и смешанного слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Corvus monedula. Среди неопределенных костей выявлены: sternum и правый femur из слоя 2, левый radius из слоя 2-1, левый femur из слоя 2-2, а также левый coracoideum совершенно лишенный шифра. В коллекции ЗИН есть 21 кость этого вида из второго и смешанного слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Sturnus vulgaris. Воинственский (1967) указывал на находку правой и левой ulna и правого tibiotarsus от одной особи. В перечне, кроме этих костей, была указана еще одна левая ulna. Эти образцы найдены в слоях: 2-1 (левая ulna), 2-2 (правая ulna, tibiotarsus), 2,3 (левая ulna). Среди неопределенных костей выявлен левый tarsometatarsus из слоя 2-1. Учитывая распределение костей по слоям и их анатомическую принадлежность, можно заключить, что эти образцы принадлежали не менее чем двум разным особям. В коллекции ЗИН есть три кости этого вида из второго и смешанного слоев (Барышников, Потапова, 1988).

Passer montanus. Воинственский (1967) указывал на находку левого femur. Эта кость найдена в слое 2-1.

Chloris chloris. Воинственский (1967) указывал на находку правого carpometacarpus. Эта кость найдена в слое 2-2.

Carduelis carduelis. Воинственский (1967) включил этот вид в список птиц Аджи-Коба, но без указания на количество и анатомическую принадлежность костных остатков. В перечне этот вид отсутствовал, но в коллекции найден определенный Воинственским (приложена специальная этикетка) правый coracoideum щегла из слоя 2-1.

Coccothraustes coccothraustes. Воинственский (1967) указывал на находку правой и левой ulna и правой femur от одной особи. В перечне и в коллекции обе ulna и femur – правые. Все они найдены в слое 2-1. Среди неопределенных костей выявлен правый femur из слоя 2,3. Учитывая распределение костей по слоям и их анатомическую принадлежность, можно заключить, что эти образцы принадлежали не менее чем трем разным особям. В коллекции ЗИН есть одна кость этого вида из второго слоя (Барышников, Потапова, 1988).

Emberiza calandra. Воинственский (1967) указывал на находку правого и левого tarsometatarsus. Обе кости найдены в слое 2.

Emberiza citrinella. В публикации (Воинственский, 1967) вид не упоминался, однако в перечне было указание на правый и левый coracoideum этого вида. В коллекции найден только левый coracoideum из слоя 2.

Emberiza cia. В публикации (Воинственский, 1967) этот вид не упоминался, однако в перечне было указание на правый coracoideum горной овсянки. Эта кость, снабженная специальной этикеткой, присутствовала в коллекции. Она происходила из слоя 2,3.

Passeriformes indet. Среди неопределенных костей выявлены: три окатанных synsacrum из слоев 2-2 (два образца) и 2-3, дистальная часть левого coracoideum из слоя 2 и диафиз от humerus из слоя 2,3 от мелких воробьиных птиц.

Ревизия коллекции позволила получить сведения о 41 виде птиц фауны Аджи-Коба и выяснить распределение костных остатков по слоям. Совмещение этих данных с ранее опубликованными (Воинственский, 1967; Барышников, Потапова, 1988) позволило получить такие сведения уже о 64 видах птиц (табл. 1). Всего в Аджи-Коба найдено 712 костных остатков. Ровно половину из них составляют кости одного вида – *Perdix perdix*. Намного меньше (12%) в коллекции костных остатков двух близких видов – *Pyrrhocorax graculus* и *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. Другие виды представлены значительно меньшим числом костей – их доля не превышает 5%. Совокупное число костных остатков птиц из второго – верхнепалеолитического слоя (n = 488) более чем втрое превышает число костных остатков из нижележащего “смешанного” слоя (n = 149) и более чем семикратно превышает число костных остатков из третьего – среднепалеолитического – слоя (n = 64). Эта же закономерность проявляется и при анализе изменения числа костных остатков птиц в слоях с точно указанным горизонтом – число костных остатков уменьшается от верхних горизонтов к нижним (табл. 1).

Важно прояснить временну́ю приуроченность “смешанного” слоя 2,3. Как мы уже отмечали, слой был выделен на основании присутствия в нем артефактов как позднепалеолитического, так и среднепалеолитического облика. В настоящее время выяснилось, что на территории Крымского п-ова длительное время одновременно сосуществовали верхнепалеолитические и среднепалеолитические индустрии (Степанчук, 2018). Это было обусловлено появлением людей современного типа, изготовлявших позднепалеолитические орудия, в ареале неандертальцев, населявших полуостров издавна и продолжавших изготовлять среднепалеолитические орудия. Исходя из этого, во временно́м аспекте мы можем считать смешанный слой позднепалеолитическим. Это подтверждается наличием в слое таких руководящих форм, как белая куропатка (*Lagopus lagopus*), тундряная куропатка (*Lagopus muta*) и тетерев (*Lyrurus tetrix*), присутствующих в верхнем позднепалеолитическом слое и совершенно отсутствующих в нижних среднепалеолитических слоях (табл. 1). Появление этих видов в фауне Крыма по времени совпало с началом здесь эпохи позднего палеолита, до этого – в среднем палеолите – их на полуострове еще не было (Тугаринов, 1937; Воинственский, 1967; Барышников, Потапова, 1988; Цвелых, 2016).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для целей нашего исследования необходимо предварительно обсудить источники накопления костей птиц в исследуемом местонахождении. При специальном анализе обильных костных остатков грызунов и зайцеобразных из Аджи-Коба было показано, что, в отличие от костей крупных млекопитающих, кости этих животных накапливались в местонахождении не в результате деятельности древнего человека, хищных млекопитающих или хищных птиц, а поступали из разложившихся погадок филина (*Bubo bubo*) (Громов, 1964). Такие же выводы были сделаны и в отношении способов накопления в Аджи-Коба костных остатков птиц (Громов, 1964). Ведущая роль филина в накоплении костных остатков мелких млекопитающих и птиц выявлена в большинстве позднеплейстоценовых местонахождений Крыма (Громов, 1964). Примечательно, что находки самого филина в плейстоценовых отложениях в Крыму очень редки – здесь его костные остатки найдены только в двух местонахождениях (Vremir, Ridush, 2005; Kovalchuk et al., 2020). В исследуемом районе – на северных и южных склонах массива Караби – филины обитали до недавнего времени (Костин, 1983).

Большинство видов птиц, костные остатки которых были обнаружены в позднеплейстоценовых отложениях Аджи-Коба (табл. 1), присутствует в современной фауне Крыма, некоторые виды здесь давно исчезли. Статус видов можно в

Таблица 1. Видовой состав, количество и распределение по слоям костных остатков птиц из Аджи-Коба

Вид	Слой														Всего	
	2-1	2-2	2-3	2-4	2.	2,3	3?	3-2	3-3	3-4	3-5	3.	4.	?	*n*	%
Lyrurus tetrix	3					1								2	6	0.84
Lagopus lagopus	3					8									11	1.54
Lagopus muta	3		1	1	1	6									12	1.69
Perdix perdix	119	57	12	22	31	74	14	15	7	1	1	2	1		356	50.0
Coturnix coturnix	4	3	1	1	1	3									13	1.83
Anas penelope					2										2	0.28
Anas platyrhynchos							1								1	0.14
Anas acuta	2				1										3	0.42
Anas querquedula	2					1									3	0.42
Anas clypeata					1										1	0.14
Aythya nyroca	2				1			1							4	0.56
Aythya fuligula	3			1		1									5	0.70
Bucephala clangula					1									1	2	0.28
Mergus serrator	1	1													2	0.28
Mergus merganser		1													1	0.14
Podiceps nigricollis		1				2								1	4	0.56
Podiceps auritus					1										1	0.14
Falco naumanni			1												1	0.14
Falco tinnunculus		3			1	1									5	0.70
Falco vespertinus		1								1					2	0.28
Falco cherrug														1	1	0.14
Circus pygargus		1													1	0.14
Crex crex						1									1	0.14
Porzana porzana		1			1	1									3	0.42
Gallinula chloropus														1	1	0.14
Vanellus vanellus	1														1	0.14
Charadrius asiaticus	1														1	0.14
Scolopax rusticola		1													1	0.14
Tringa totanus	1			1											2	0.28
Tringa ochropus	1				1										2	0.28
Tringa glareola		1													1	0.14
Actitis hypoleucos	1	1													2	0.28
Philomachus pugnax					1										1	0.14
Columba livia		1						2							3	0.42
Strix aluco	1						1								2	0.28

Таблица 1. Окончание

Вид	Слой														Всего	
	2-1	2-2	2-3	2-4	2.	2,3	3?	3-2	3-3	3-4	3-5	3.	4.	?	*n*	%
Surnia ulula	1														1	0.14
Asio flammeus			1	1											2	0.28
Melanocorypha calandra	3	2			1	3	1								10	1.40
Melanocorypha leucoptera		1			1	1								1	4	0.56
Melanocorypha yeltoniensis	1					4	1	1							7	0.98
Calandrella brachydactyla	2						1								3	0.42
Eremophila alpestris	4														4	0.56
Galerida cristata	1	4	4		3	1	1		1						15	2.11
Alauda arvensis	3				1	1									5	0.70
Lullula arborea	2														2	0.28
Anthus campestris						1									1	0.14
Anthus trivialis					1										1	0.14
Prunella modularis														1	1	0.14
Turdus pilaris						2									2	0.28
Turdus merula	3	5			2										10	1.40
Turdus philomelos	13	7	1	1	6	4				1		1			34	4.78
Oenanthe oenanthe	2														2	0.28
Parus caeruleus						1									1	0.14
Garrulus glandarius	1				1	1									3	0.42
Pica pica	5					7									12	1.69
Pyrrhocorax pyrrhocorax	6	2	1	1	1	4									15	2.11
Pyrrhocorax graculus	10	8	2	2	2	11	1	5							41	5.76
Pyrrhocorax graculus/pyrrhocorax	10	5	1	3	1	2	1	2			1		1		27	3.79
Corvus monedula	10	3	2	1	6	3								1	26	3.65
Sturnus vulgaris	3	2			2	1									8	1.12
Passer montanus	1														1	0.14
Chloris chloris		1													1	0.14
Carduelis carduelis	1														1	0.14
Coccothraustes coccothraustes	3		1			1									5	0.70
Emberiza calandra					2										2	0.28
Emberiza citrinella					1										1	0.14
Emberiza cia						1									1	0.14
Passeriformes indet.		2	1		1	1									5	0.70
Всего	233	115	29	35	76	149	22	26	8	3	2	3	2	9	712	100

значительной степени прояснить, используя существующие знания о современной авифауне Крыма и актуальные знания о биологии видов, в настоящее время в фауне Крыма отсутствующих. Очевидно, что далеко не все виды птиц из Аджи-Коба можно причислить к гнездовой фауне региона, многие могли посещать этот район в периоды сезонных миграций или зимовок.

Еще Воинственский (1967) обратил внимание на необычно большую долю видов водоплавающих и болотных птиц в фауне Аджи-Коба. Полные данные об авифауне Аджи-Коба (табл. 1) полностью это подтверждают – треть видов отсюда (n = 21) можно отнести к гидрофильным. Это представители отрядов Anseriformes, Podicipediformes, Gruiformes и Charadriiformes: *Anas platyrhynchos*, *Anas penelope*, *Anas acuta*, *Anas querquedula*, *Anas clypeata*, *Aythya nyroca*, *Aythya fuligula*, *Bucephala clangula*, *Mergus serrator*, *Mergus merganser*, *Podiceps nigricollis*, *Podiceps auritus*, *Porzana porzana*, *Gallinula chloropus*, *Charadrius asiaticus*, *Vanellus vanellus*, *Tringa ochropus*, *Tringa glareola*, *Tringa totanus*, *Actitis hypoleucos*, *Philomachus pugnax*. В настоящее время в исследуемом районе гидрофильных птиц можно встретить практически только в периоды сезонных миграций. Большинство из них появляется в горной местности в период весенней миграции. *Porzana porzana* чаще и в больших количествах отмечается в Горном Крыму в период осенней миграции (Костин, 1983). Воинственский (1967) предположил, что в плейстоцене, неподалеку от пещеры Аджи-Коба, существовал большой водоем, привлекавший гидрофильных птиц. По нашим наблюдениям, даже небольшие водоемы, расположенные на практически безводных крымских горных плато, оказываются привлекательными для пролетных гидрофильных птиц. Вероятно, чаще здесь задерживаются ослабленные особи, неспособные продолжать миграцию, – такие птицы становятся легкой добычей различных хищников. Воинственский считал, что водоем, привлекавший гидрофильных птиц, существовал неподалеку от Аджи-Коба только в течение плейстоцена. На самом деле, такой водоем существует здесь и в настоящее время. Это оз. Когей – мелководный довольно обширный (максимальные размеры: 1.4 на 0.05 км) водоем на плато, питаемый поверхностным стоком. Водоем карстового происхождения, имеет непостоянный уровень и нередко пересыхает, чаще он бывает наполнен в весенний период. Оз. Когей расположено на расстоянии 7.5 км к востоку от Аджи-Коба. Это расстояние вполне сопоставимо с протяженностью охотничьих полетов филина на открытой местности, достигающих 10 км (Громов, Егоров, 1953). Примерно такое же расстояние до поймы ближайшей реки оказалось достаточным, чтобы костные остатки уток, куликов, других гидрофильных птиц заняли значительное место в спектре питания филина в одном из полупустынных районов северного Прикаспия (Громов, Парфенова, 1950). Здесь гидрофильные виды птиц составили более половины всего авифаунистического списка жертв филина, всего насчитывавшего 50 видов. При этом, помимо оз. Когей, на плато существуют еще два аналогичных водоема карстового происхождения, имеющих сходный гидрорежим. Это оз. Каратау и оз. Эгиз-Тинах. Хотя каждый из этих водоемов в несколько раз меньше оз. Когей и расположены они немного дальше от Аджи-Коба (8 и 10 км соответственно) потенциально их также могли посещать обитавшие в пещере филины.

Показательны обилие костных остатков гидрофильных птиц в позднепалеолитических слоях и практически полное их отсутствие в среднепалеолитических (табл. 1). В слоях, достоверно относящихся к среднему палеолиту, найдена только одна такая кость – утки *Aythya nyroca*, причем эта находка приурочена к самому верхнему, граничащему с верхнепалеолитическим слоем, горизонту среднепалеолитического слоя. Это может быть свидетельством того, что в эпоху среднего палеолита водоем на плато, привлекавший гидрофильных птиц, еще не существовал. По-видимому, водоём возник (например, в результате развития карстовых явлений на плато) только накануне наступления периода верхнего палеолита в Крыму. Отсутствие такого водоема на плато ранее подтверждается анализом списка птиц из среднепалеолитического местонахождения, расположенного в непосредственной близости от Аджи-Коба, – мустьерской стоянки Караби-Тамчин (Gavris, Taykova, 2004), где гидрофильные виды отсутствуют. Таким образом, существенная доля гидрофильных птиц в фауне Аджи-Коба образовалась преимущественно за счет сезонных мигрантов. Эти мигранты привлекались водоемом (или водоемами), существовавшим на плато в период позднего палеолита.

Бóльшая часть остатков птиц из Аджи-Коба принадлежит представителям отряда Galliformes. Из них в настоящее время на плато Караби гнездятся серая куропатка (*Perdix perdix*) и перепел (*Coturnix coturnix*) (Костин, 1983; Бескаравайный, 2001). В очень большом количестве перепела появляются на горных плато в период осенней миграции (Костин, 1983). Однако существуют доказательства, что массовые перелеты перепелов через Горный Крым возникли только в голоцене (Цвелых, 2016). Поэтому, костные остатки *Coturnix coturnix*, по-видимому, принадлежат местным птицам и попали в захоронение в весенне-летний период. Представители семейства Tetraonidae – *Lyrurus tetrix*, *Lagopus muta*, *Lagopus lagopus* – появились в фауне Крыма в период последнего оледенения – не позже 28 тысяч л. н. и исчезли в начале голоценового потепления – не позже

9 тысяч л. н. (Цвелых, 2016). Как мы уже упоминали, их появление в Крыму совпало с началом эпохи позднего палеолита, в среднем палеолите они здесь отсутствовали. В районе Аджи-Коба все эти птицы, по-видимому, обитали непосредственно на плато и на его склонах. Для *Lyrurus tetrix* прямым доказательством гнездования в исследуемом районе может служить находка кости молодой птицы в слое 2-1 (см. выше).

Большинство хищных птиц из отряда Falconiformes, по-видимому, попадали в захоронение в периоды сезонных миграций. Согласно актуалистическим наблюдениям, *Falco vespertinus, Falco naumanni* и *Circus pygargus* появляются в Крымских горах исключительно в миграционный период (Костин, 1983; наши данные). *Falco cherrug* и *Falco tinnunculus* гнездятся в Горном Крыму, но чаще встречаются здесь в периоды сезонных миграций.

Из негидрофильных видов Gruiformes *Crex crex* гнездится на плато Караби на луговинах карстовых воронок (Бескаравайный, 2001), в больших количествах отмечается в Горном Крыму в период осенней миграции (Костин, 1983, наши данные).

Из негидрофильных видов Charadriiformes *Scolopax rusticola* регулярно и в значительном числе встречается на плато Караби в период осенней миграции (наши данные).

Из Columbiformes в фауне Аджи-Коба найден только *Columba livia*. На плато Караби этот вид гнездится в скалах и в карстовых образованиях (Костин, 1983; Бескаравайный, 2001).

Из Strigiformes только *Strix aluco* в незначительном количестве гнездится в древесной растительности на плато Караби (Бескаравайный, 2001). *Strix aluco* – оседлая птица, обитает в высокоствольных лесах Горного Крыма, но в холодное время года может откочевывать в северные предгорья и на южное побережье полуострова (Костин, 1983). Во время таких кочевок эта сова может быть встречена на плато. *Asio flammeus* может быть встречена в Крымских горах исключительно в миграционный период. *Surnia ulula* в Крыму никогда не отмечали. Современная область распространения этой совы находится далеко на севере, однако для *Surnia ulula* известны дальние залеты в южном направлении. Возможно, в позднем палеолите – в периоды сильных похолоданий – граница ареала этого вида смещалась к югу и вероятность залетов *Surnia ulula* на Крымский п-ов возрастала.

Passeriformes. *Galerida cristata*. На плато Караби не гнездится (Костин, 1983; Бескаравайный, 2001), ближайшие места гнездования – открытые травянистые биотопы в лесостепном поясе предгорий (Бескаравайный, 2001). Однако в плейстоцене хохлатый жаворонок мог гнездиться на плато – доказательством может служить находка кости молодой птицы в слое 3-3 (Барышников, Потапова, 1988). *Melanocorypha calandra*. На плато Караби не гнездится, ближайшие места гнездования – открытые травянистые биотопы в лесостепном поясе предгорий (Бескаравайный, 2001). Спорадически гнездится на других крымских плато (Костин, 1983). *Melanocorypha leucoptera*. Очень редкая спорадически зимующая птица степной части Крыма. Во время снежных бурь и сильных северных ветров эти жаворонки появлялись в горах и на южном побережье полуострова (Костин, 1983). *Melanocorypha yeltoniensis*. Чрезвычайно редкая зимнезалетная птица Крыма (Костин, 1983). *Calandrella brachydactyla*. На плато Караби не гнездится, ближайшие места гнездования – открытые травянистые биотопы в лесостепном поясе предгорий (Бескаравайный, 2001). Возможно, изредка гнездится на других крымских плато (Костин, 1983). *Eremophila alpestris*. Редкий спорадически зимующий вид степей и предгорий Крыма (Костин, 1983). *Alauda arvensis*. Обычный гнездовой вид плато Караби. В негнездовой период в Горном Крыму встречается редко и нерегулярно (Костин, 1983). *Lullula arborea*. На плато Караби в небольшом количестве гнездится в древесной растительности (Бескаравайный, 2001). Обычная пролетная птица Горного Крыма, регулярно зимует на южном побережье полуострова (Костин, 1983). *Anthus campestris*. Обычный гнездовой вид плато Караби. *Anthus trivialis*. На плато Караби гнездится в древесной растительности (Бескаравайный, 2001), нередко встречается здесь во время сезонных миграций. *Prunella modularis*. гнездится в высокоствольных лесах Горного Крыма, в небольшом количестве зимует в нижнем поясе гор. В районе Аджи-Коба может быть встречена только в период сезонных миграций или послегнездовых кочевок. *Turdus pilaris*. Пролетная и зимующая птица Крыма. Обычно встречается здесь с октября по апрель. Во время пролета рябинники встречаются повсеместно, зимой держатся в основном в полуоткрытых местообитаниях гор и предгорий (Костин, 1983, наши данные). *Turdus merula*. На плато Караби гнездится в древесной растительности (Бескаравайный, 2001). *Turdus philomelos*. На плато Караби гнездится в древесной растительности (Бескаравайный, 2001). *Oenanthe oenanthe*. Обычный гнездовой вид плато Караби. *Parus caeruleus*. Гнездится в лесах Горного Крыма, зимует в нижнем поясе гор. Возможно, в незначительном количестве гнездится в древесной растительности на плато Караби (Бескаравайный, 2001). *Garrulus glandarius*. На плато Караби в небольшом числе гнездится в древесной растительности (Бескаравайный, 2001). *Pica pica*. На плато Караби известна только одна летняя встреча молодых птиц (Костин, 1983). Ближайшие места гнездования – редколесья в лесостепном поясе предгорий (Бес-

каравайный, 2001). *Pyrrhocorax pyrrhocorax* и *Pyrrhocorax graculus* существовали в Горном Крыму в позднем плейстоцене и вымерли здесь в начале голоцена (Воинственский, 1967). В районе Аджи-Коба эти птицы, по-видимому, обитали на скальных участках плато. *Corvus monedula.* В небольшом числе гнездится в открытых скальных биотопах в северных предгорьях (Костин, 1983); в верхних поясах гор и на плато отсутствует во все сезоны. Судя по многочисленности ископаемых находок (Тугаринов, 1937; Воинственский, 1967; Барышников, Потапова, 1988), в позднем плейстоцене этот вид был распространен в Горном Крыму довольно широко. В районе Аджи-Коба галки, по-видимому, обитали на скальных участках плато. *Sturnus vulgaris.* На плато Караби гнездится в древесной растительности (Бескаравайный, 2001). *Passer montanus.* Гнездится по речным долинам в нижних поясах гор (Костин, 1983). *Chloris chloris.* На плато Караби не гнездится, ближайшие места гнездования – леса в верхнем поясе предгорий (Бескаравайный, 2001). *Carduelis carduelis.* На плато Караби гнездится в древесной растительности (Бескаравайный, 2001). *Coccothraustes coccothraustes.* На плато Караби гнездится в древесной растительности (Бескаравайный, 2001). *Emberiza calandra*. Гнездится на плато Караби. *Emberiza citrinella.* В небольшом числе и спорадично гнездится в нижних поясах гор, на пролете и зимовке немногочисленна (Костин, 1983; Цвелых и др., 1997). *Emberiza cia.* В небольшом числе спорадично гнездится в нижних поясах гор и в редколесье у окраин горных плато (Костин, 1983).

Значительная доля видов птиц, характерных для открытой местности, например большое видовое разнообразие представителей семейства жаворонковых Alaudidae, свидетельствует, что в позднем плейстоцене, как и в настоящее время, на плато существовали обширные открытые пространства. Немногочисленные лесные виды могли попадать в захоронение в результате охоты филина поблизости от пещеры на склонах плато, покрытых невысокими деревьями и кустарником. Незначительные по площади заросли кустарников и древесные насаждения изредка встречаются и на самом плато. Кроме того, фрагменты высокоствольного леса и кустарники встречаются на плато на склонах карстовых воронок – здесь гнездится ряд видов птиц древесно-кустарникового комплекса (Бескаравайный, 2001). Согласно нашим наблюдениям, в период сезонных миграций, преимущественно весной, в таких островных древесно-кустарниковых зарослях на плато могут концентрироваться пролетные птицы, преимущественно мелкие воробьинообразные. Предположение о существовании в районе Аджи-Коба в позднем плейстоцене обширных открытых пространств подтверждается результатами анализа териофауны из этого местонахождения. Многочисленные находки разнообразных степных грызунов и зайцеобразных свидетельствуют о непрерывном существовании в районе Аджи-Коба степей на протяжении как среднего, так и позднего палеолита (Громов, 1964). Об этом свидетельствуют и многочисленные находки в Аджи-Коба такого специализированного степного вида, как сайга (*Saiga tatarica*), по числу костных остатков на порядок превышающего все остальные вместе взятые виды травоядных млекопитающих (Громова, Громов, 1937).

Актуалистический анализ фауны птиц Аджи-Коба свидетельствует, что значительная часть видов попадала в захоронение в периоды сезонных миграций, преимущественно в весенний период. Виды, гнездящиеся в Крыму, но зимующие за пределами полуострова, несомненно, попадали в захоронение в теплое время года. Не гнездящиеся, а только зимующие в Крыму птицы могли попадать в захоронение на плато в зимний период, однако, по нашим наблюдениям, в зимнее время птицы на горных плато практически отсутствуют – все они зимуют в нижних поясах гор и в предгорьях. Кроме того, крымские филины в холодное время года совершают кочевки, которые в горах носят вертикальный характер – осенью и зимой филины встречаются в северных предгорьях, а также на южном побережье, где в гнездовое время их нет (Костин, 1983). Можно предположить, что в зимнее время филины покидали пещеру и спускались в предгорья, – тогда накопление костных остатков прекращалось. По нашим наблюдениям, зимующие в нижних поясах гор птицы нередко появляются на горных плато в начале весны, перед отлетом, – в это время они и могли добываться филинами. Предположение о попадании птиц в захоронение преимущественно в теплое время года подтверждается и многочисленными находками во всех слоях пещеры Аджи-Коба зимоспящих, активных только в весенне-летний период, степных грызунов: сусликов, сурков, тушканчиков и пр. (Виноградов, 1937; Громов, 1964).

Филины обычно охотятся на массовых и наиболее доступных в данный сезон животных, причем охота может происходить как в темное, так и в светлое время суток. Поэтому более частые находки костей какого-либо вида в пищевых остатках филинов в большинстве случаев свидетельствуют об относительном обилии этого вида в данной местности (Громов, Парфенова, 1950; Громов, Егоров, 1953). Половину от всех костных остатков птиц в Аджи-Коба составляют кости одного вида – *Perdix perdix* (табл. 1). По-видимому, в окрестностях пещеры Аджи-Коба серые куропатки были очень многочисленны и поэтому часто становились добычей филина. Другие виды курообразных, сходных с *Perdix perdix* размеров: *Lagopus lagopus*, *Lagopus muta*, *Lyrurus tetrix*, как, впро-

Таблица 2. Соотношение (%) костных остатков Galliformes в позднепалеолитических слоях местонахождений Аджи-Коба и Сюрень I

Вид	Местонахождение	
	Аджи-Коба $n = 315$	Сюрень I $n = 81$
Perdix perdix	88.2	37.0
Coturnix coturnix	3.6	2.5
Phasianus colchicus	–	1.2
Lagopus muta	3.4	–
Lagopus lagopus	3.1	7.4
Lyrurus tetrix	1.7	51.9

Таблица 3. Соотношение (%) костных остатков *Pyrrhocorax graculus* и *Pyrrhocorax pyrrhocorax* в позднепалеолитических слоях местонахождений Аджи-Коба и Сюрень I

Вид	Местонахождение	
	Аджи-Коба $n = 72$	Сюрень I $n = 193$
P. graculus	48.6	59.1
P. pyrrhocorax	20.8	23.3
P. graculus/pyrrhocorax	30.6	17.6

чем, и значительно более мелкий *Coturnix coturnix*, в районе Аджи-Коба явно были намного более редкими – число их костей в захоронении меньше на порядок (табл. 1). Из Tetraonidae наиболее многочисленны костные остатки белых и тундряных куропаток, кости тетеревов встречались вдвое реже. Используя эти данные, можно попытаться выявить количественные различия в численности курообразных в разных районах Горного Крыма в конце плейстоцена. Для такого сравнения мы использовали данные из позднепалеолитических слоев Аджи-Коба и позднепалеолитического местонахождения Сюрень I, расположенного в западной части Крымских гор (рис. 1), в долине горной реки. Чрезвычайно богатая авифауна этого захоронения изучена Тугариновым (1937) и Воинственским (1967), а количественные данные были существенно уточнены при последующей ревизии коллекции (Baryshnikov, Potapova, 1992). Как и в Аджи-Коба, большая часть костных остатков птиц, по-видимому, попала в это захоронение в результате охотничьей деятельности филина (Громов, 1964).

В отличие от Аджи-Коба, где доля костных остатков *Perdix perdix* составила 88.2%, в Сюрень I этот показатель оказался почти вдвое меньше – 37% (табл. 2). Более половины (51.9%) костных остатков Galliformes в Сюрень I принадлежало тетереву *Lyrurus tetrix*, встречаемость которого в Аджи-Коба не превышала и 2%. Доли костных остатков других курообразных – перепела *Coturnix coturnix* и куропаток рода *Lagopus* (в фауне Сюрень I этот род представлен только одним видом – *Lagopus lagopus*) – в исследуемых захоронениях невелики и в общем довольно близки: доля перепела в Аджи-Коба и Сюрень I составила соответственно 3.6 и 2.5%, а куропаток рода *Lagopus* – 6.5 и 7.4%. Радикальные различия в относительной численности серой куропатки (вида открытых биотопов) и тетерева (вида, характерного для древесно-кустарникового комплекса) в сравниваемых захоронениях могут свидетельствовать, что в районе Сюрень I древесно-кустарниковые заросли занимали значительные площади. По-видимому, древесно-кустарниковая растительность покрывала долину реки, протекающей вблизи Сюрень I, и часть приречных склонов. О значительном развитии древесно-кустарниковой растительности в этом районе могут свидетельствовать и находки в Сюрень I костных остатков такого специализированного млекопитающего, как бобр (*Castor fiber*) (Громов, 1964).

Тот же подход можно попытаться применить для оценки относительной численности внутри другой группы, также обильно представленной в фауне обоих захоронений, – птиц семейства Corvidae. Предварительно необходимо отметить, что в крымских позднеплейстоценовых местонахождениях выявлено значительное преобладание костных остатков *Pyrrhocorax graculus* над *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (Барышников, Потапова, 1988). Согласно расчетам Барышникова и Потаповой (1988), соотношение костных остатков *P. graculus*/*P. pyrrhocorax* в Сюрень I составляло 4/1, а в Аджи-Коба – 5/1. Мы пересчитали эти соотношения по уточненным и существенно дополненным данным по этим захоронениям (Baryshnikov, Potapova, 1992; табл. 1). При этом из расчетов были исключены данные по среднепалеолитическим слоям Аджи-Коба, а использованы данные только по синхронным с Сюрень I – верхнепалеолитическим слоям (табл. 3). Согласно новым расчетам, численное превышение одного вида над другим в исследуемых захоронениях оказалось существенно меньшим – 2.5/1 в Сюрень I и 2.3/1 в Аджи-Коба. Учитывая, что в обоих захоронениях принадлежность значительной части костных остатков птиц рода *Pyrrhocorax* к одному из двух видов определить не удалось (Барышников, Потапова, 1988; Baryshnikov, Potapova, 1992), далее мы будем рассматривать данные по этим родственным видам совместно, – о доле каждого из них можно судить по приведенным выше расчетам. В группе Corvidae в обоих захоронениях количественно преобладали костные остатки *P. graculus* и *P. pyrrhocorax*. Суммарные доли этих двух видов в Аджи-Коба и Сюрень I оказались сходными –

Таблица 4. Соотношение (%) костных остатков Corvidae в позднепалеолитических слоях местонахождений Аджи-Коба и Сюрень I

Вид	Местонахождение	
	Аджи-Коба $n = 112$	Сюрень I $n = 291$
Pyrrhocorax graculus/pyrrhocorax	64.3	66.3
Corvus monedula	22.3	16.8
Pica pica	10.7	13.1
Garrulus glandarius	2.7	2.4
Corvus cornix	–	0.7
Corvus frugilegus	–	0.7

они составили 64.3 и 66.3%, соответственно (табл. 4). Намного менее многочисленными в обоих местонахождениях были костные остатки *Corvus monedula* – 22.3 и 16.8%. Еще меньшими были доли *Pica pica* – 10.7 и 13.1%, и совсем небольшими были доли *Garrulus glandarius* – 2.7 и 2.4% (еще два вида – *Corvus cornix* и *Corvus frugilegus* – единично встречены только в одном из захоронений). Приходится признать, что в отличие от Galliformes соотношения общих для обоих захоронений видов Corvidae не демонстрируют существенных различий – они оказались во многом сходными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барышников Г.Ф., Потапова О.Р., 1988. Птицы среднего палеолита Крыма // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 182. С. 30–63.

Бескаравайный М.М., 2001. Биотопическое распределение гнездящихся птиц восточной части горного Крыма // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Вып. 4. С. 42–70.

Виноградов Б.С., 1937. Материалы по изучению четвертичной фауны Крыма. Грызуны (Rodentia) и насекомоядные (Insectivora) из пещеры Аджи-Коба // Труды Советской секции международной ассоциации по изучению четвертичного периода. Вып. 1. С. 115–119.

Воинственский М.А., 1963. Ископаемая орнитофауна Крыма // Труды комплексной карстовой экспедиции Академии Наук УССР. Вып. 1. С. 106–123.

Воинственский М.А., 1967. Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 4. С. 4–76.

Громов И.М., 1964. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма. М.: Изд-во АН СССР. 192 с.

Громов И.М., Егоров О.В., 1953. Материалы по питанию и хозяйственному значению филина восточного Памира и Копет-Дага // Зоологический журнал. Т. 32. № 5. С. 964–978.

Громов И.М., Парфенова Н.М., 1950. Новые материалы по питанию филина (*Bubo bubo* L.) в полупустынях северного Прикаспия // Зоологический журнал. Т. 29. № 5. С. 389–398.

Громова В., Громов В.И., 1937. Материалы к изучению палеолитической фауны Крыма в связи с некоторыми вопросами четвертичной стратиграфии // Труды Советской секции международной ассоциации по изучению четвертичного периода. Вып. 1. С. 52–96.

Коблик Е.А., Архипов В.Ю., 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов // Зоологические исследования. № 14. С. 1–171.

Колосов Ю.Г., Степанчук В.Н., Чабай В.П., 1993. Ранний палеолит Крыма. Киев: Наукова думка. 224 с.

Костин Ю.В., 1983. Птицы Крыма. М.: Наука. 241 с.

Степанчук В.Н., 2018. Вероятные сценарии перехода от среднего к верхнему палеолиту в Крыму // *Степанчук В.Н., Васильев С.В.* (ред.) Поздние неандертальцы Крыма. Заскальная VI (Колосовская) слои III и IIIa. Киев: ЧП “Издательство “СЛОВО”. С. 180–181.

Тугаринов А.Я., 1937. Птицы Крыма времени вюрмского оледенения (по материалам раскопок крымских пещер) // Труды Советской секции международной ассоциации по изучению четвертичного периода. Вып. 1. С. 97–114.

Цвелых А.Н., 2016. Ревизия позднеплейстоценовой и голоценовой фауны Galliformes Горного Крыма // Зоологический журнал. Т. 95. № 11. С. 1354–1361.

Цвелых А.Н., Астахов А.И., Панюшкин В.Е., 1997. Встречи редких видов овсянок в Крыму // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск. № 16. С. 20–22.

Baryshnikov G., Potapova O., 1992. Paleolithic birds of the Crimean Peninsula, USSR. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County. № 36. Sci. Ser. P. 293–305.

Gavris G., Taykova S., 2004. Aves from Karabi-Tamchin cave // Etudes et Recherches Archeologiques de l`Universite de Liege. V. 104. P. 295–297.

Kovalchuk O., Rekovets L., Tsvelykh A., Yanenko V., Manko V., Tajkova S., 2020. Living in a time of change: Late Pleistocene / Holocene transitional vertebrate fauna of Grot Skeliastyi (Crimea, Ukraine) // Historical Biology. P. 1–34.

Vremir M., Ridush B., 2005. The Emine-Bair-Khosar “Mega-Trap” (Ukraine) // Mitt. Komm. Quarterforsch. Osterr. Akad. Wiss. V. 14. P. 255–259.

UPPER PLEISTOCENE AVIFAUNA FROM THE ADZHI-KOBA CAVE IN MOUNTAINOUS CRIMEA

A. N. Tsvelykh*

Institute of Zoology, Ukrainian National Academy of Sciences, Kiev, 01601 Ukraine

**e-mail: TSV@izan.kiev.ua*

Revision of a collection of bird bone remains from the Upper Pleistocene sediments of the Adzhi-Koba cave, located at the northwestern cliff of the Karabi Plateau in the eastern part of the Crimean Mountains, was carried out. The data obtained are combined with the published results of the analysis of another collection from the same burial. These remains must have been accumulated as a result of the activity of eagle owls settled periodically in the cave. The avifauna of the locality near this cave consists of 64 species. One-third of the species belong to waterfowl and wading birds. These water birds must have been attracted by a temporary reservoir of karst origin that is still present on the plateau. Bone remains of these birds are abundant in the upper Late Palaeolithic layers, but absent from the lower, Middle Palaeolithic ones, this testifying in favour of the emergence of a reservoir on the plateau only in the Late Paleolithic period. An analysis of the species composition of birds indicates that they might have entered the burial site mainly during the warm seasons of the year and the periods of migration. A significant proportion of species characteristic of open areas shows that vast open spaces must have existed on the plateau in the Late Pleistocene. Bone remains of the family Tetraonidae, viz. *Lagopus lagopus*, *L. muta, Lyrurus tetrix*, are abundantly represented in the sediments of the Late Palaeolithic, but they are absent from the Middle Paleolithic ones. This confirms the hypothesis that they could have appeared in Crimea only in the Late Palaeolithic. Comparimg the ratios of the number of bone remains of Galliformes from the Late Paleolithic layers of Adzhi-Koba to those at the Late Paleolithic locality Syuren I, located in the western part of the Crimean Mountains, shows a significant excess relative abundance of the grey partridge, a species of open habitats, over the abundance of the black grouse, an indicator of tree and shrub thickets, at the former locality vs. the latter. This may mean that, in contrast to Adzhi-Koba, tree and shrub thickets could have occupied significant areas in the Syuren I area.

Keywords: fossil birds, bone remains, environmental change

EDN: ZNSQGR
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 655–678

УДК 574.34;574.91

ГНЕЗДОВАЯ ЭКСПАНСИЯ БОЛЬШОЙ БЕЛОЙ ЦАПЛИ (*CASMERODIUS ALBUS*, CICONIIFORMES, ARDEIDAE) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

© 2022 г. С. А. Коузов[a], *, В. М. Храбрый[b], С. В. Лукьянов[c], А. В. Кравчук[a], Ю. Ю. Смирнов[c, d], Е. В. Абакумов[a]

[a]*Санкт-Петербургский государственный университет, С.-Петербург, 199034 Россия*
[b]*Зоологический институт РАН, С.-Петербург, 199034 Россия*
[c]*Российский государственный гидрометеорологический университет, С.-Петербург, 195196 Россия*
[d]*Всероссийский научно-исследовательский институт геологии и минеральных ресурсов Мирового океана, С.-Петербург, 190121 Россия*
**e-mail: skouzov@mail.ru*

Поступила в редакцию 29.03.2021 г.
После доработки 29.11.2021 г.
Принята к публикации 16.12.2021 г.

Начиная с середины прошлого века развитие теплой фазы климата и улучшение мер охраны стали причиной экспансии в северном направлении большого числа видов птиц, изначально распространенных в южной части Палеарктики. Расселение большой белой цапли в Европе является яркой иллюстрацией этого процесса. На протяжении всего прошлого века известны лишь единичные залеты этого вида на Северо-Запад России. В начале текущего столетия гнездовой ареал вида в восточной Прибалтике и Белоруссии вплотную подошел к границам региона. В статье на основании собственных данных и анализа научной литературы авторами подробно рассмотрены процессы появления вида на территории Псковской, Ленинградской, Новгородской и Тверской областей и республики Карелия, изменения его статуса от редкого залетного до обычного летующего и образования первых гнездовых колоний большой белой цапли в Псковской и Ленинградской областях. Рассматриваются особенности фенологии вида, биотопической приуроченности его гнездовых поселений. Проведен анализ климатических факторов, лимитирующих зону летнего пребывания вида.

Ключевые слова: водно-болотные птицы, расселение, пространственное распределение, биология размножения, влияние климатических факторов

DOI: 10.31857/S004451342206006X

Увеличение численности и расширение ареала большой белой цапли (*Casmerodius albus*) в западной Евразии началось в 60-х годах прошлого века (Cramp, Simmons, 1977). К настоящему времени северная граница ее ареала в Восточной Европе проходит через северную Беларусь (Абрамчук, Абрамчук, 2005; Бирюков, 2011), Брянскую (Лозов и др., 1997), Калужскую (Горшков, 2014), Рязанскую (Лобов, 2004), Тамбовскую (Грищенко, 2011), Оренбургскую (Самигуллин, 1995) и Челябинскую области (Захаров и др., 2000). С 2009 г. известно место гнездования большой белой цапли на южном побережье Рыбинского водохранилища в Ярославской области (Голубев, 2011; Петрова, Павлов, 2016). В 2020 г. появились сведения о находке четырех гнезд большой белой цапли в окрестностях г. Череповец (Северов, 2020). В Балтийском регионе большая белая цапля стала гнездиться с 2000 г. в Латвии (Celmiņš, 2004; Lipsbergs, Opermanis, 2004), в Литве – с 2005 г. (Ławicki, 2014), в Эстонии в районе г. Тарту – с 2008 г. (Ławicki, 2014). В 2012 г. отмечено гнездование вида на о-ве Готланд (Ławicki, 2014). Цель данного сообщения – проследить процесс расселения вида на территории Северо-Запада России как на основе собственных данных авторов, так и по опубликованным данным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные по встречам и гнездованию большой белой цапли в Ленинградской обл. собраны в рамках исследований биологии и миграций водно-болотных птиц, проведенных нами в 1990–

1999 гг. и 2005–2020 гг. В этот период исследованиями была охвачена бóльшая часть побережий и островов Финского залива. Кроме того, экспедиционные работы в виде кратких выездов проводились и на других территориях Ленинградской обл.: на южном побережье Ладожского оз., на озерах восточной южной и западной частей Ленинградской обл. и Карельского перешейка. В работе использованы полевой двадцатипятикратный бинокль и стократная подзорная труба на штативе, фотоаппараты Nikon D90 и Nikon D7200 с объективами Sigma 150–500 и Nikkor 300. Судовые экспедиции проводили на яхтах Мирабель, Маньяна, Баллада, моторных судах МСП, Коневец, Соболец и Мария.

Также в последние десятилетия было выполнено большое количество орнитологических обследований, результаты которых представлены в печати. Анализ литературных данных позволяет достаточно подробно проследить изменение характера пребывания большой белой цапли в исследуемом районе. Для удобства изложения наблюдения авторов и данные из литературных источников ниже приведены совместно.

Климатические данные (среднегодовые температуры, средние температуры января и июля, ежесуточные температуры) были взяты из архивов 77 метеорологических станций (Северо-Запад России, Финляндия, Эстония, Латвия, Белоруссия) с 2005 по 2020 гг. (сайт RP5 https://rp5.ru). Построение карт гидрометеорологических условий осуществлялось с помощью среды Surfer от Golden Software, в процессе построения сетки для визуализации полей интерполяция велась методом кригинга во всех случаях. Исходная подложка для карт была взята из модуля QuickMapServices для QGIS. Государственная граница Российской Федерации, а также границы ее субъектов были взяты из базы данных проекта GADM (https://gadm.org).

Для изучения зависимости распределения встреч больших белых цапель в регионе от основных климатических факторов мы измерили плотность встреч (количества случаев наблюдений) большой белой цапли и плотность встреченных птиц (общего числа встреченных особей), систематизировав литературные данные для Северо-Западного региона с 2003 по 2020 гг. Мы разделили территорию на 192 квадрата так, как это было сделано в Атласе гнездящихся птиц европейской части России (Калякин, Волцит, 2020) (рис. 1). Квадраты имеют разную площадь по краям региона (полигоны обрезаны по границе территории), в остальном их площади одинаковы, за несколькими исключениями. Эта разбивка отображена на рис. 1.

Цель исследования состояла в том, чтобы связать плотность встреч (количество наблюдений) и плотность встреченных птиц с двумя климатическими переменными: средней температурой июля и датой весеннего перехода через ноль. Анализ проводился с использованием линейной регрессии в программе Statsoft Statistica 10.0.

Перед тем как применять регрессионный анализ, было проведено предварительное исследование данных, чтобы выяснить, требуется ли преобразование переменных для их нормализации, есть ли “выбросы” или коллинеарность объясняющих переменных. По результатам этого исследования было решено применить логарифмическое преобразование переменных: десятичный логарифм для объясняющих переменных и “$\log_{10}(Y + 1)$” для переменной отклика (чтобы избежать отрицательных значений преобразованной переменной, Zuur et al., 2009). Даты были преобразованы в числовой формат. Проверка коллинеарности осуществлялась уже после логарифмирования, была обнаружена высокая значимая отрицательная корреляция средних температур июля с датой перехода через ноль ($r = -0.84$) и переменных отклика, плотности встреч и плотности зарегистрированных птиц ($r = 0.95$).

Далее анализ проводился с использованием линейной регрессии. Модели строились отдельно для каждой объясняющей переменной, поскольку они показали высокую корреляцию, и мы не могли использовать множественную регрессию. Влияние объясняющих переменных считалось значимым при уровне $p < 0.05$.

К сожалению, из-за дефицита данных мы смогли провести определение климатических лимитов области регулярного летнего пребывания вида только методом визуальной оценки карт летних встреч и климатических изолиний. Для выявления границ области летнего пребывания были использованы данные о местах регулярных ежегодных, повторяющихся в течение сезона, встреч большой белой цапли. Места встреч этого вида в Карелии – точки редких нерегулярных залетов – были исключены. В качестве лимитирующих климатических факторов были взяты изолинии сроков весеннего перехода температур через ноль и средних температур июля. Визуально для анализа были выбраны изолинии, максимально приближенные к области летнего распространения вида и при этом не пересекающие ее, в том числе не имеющие локальных кольцевых изолятов внутри области распространения птиц. Оценивалось соответствие границ летнего распространения изолиниям как разница площадей, очерченных изолиниями, и площади области распространения. Мы исходили из предположения, что лимитирующая климатическая изолиния будет демонстрировать наибольшее прилегание (соответствие) к границам области распространения.

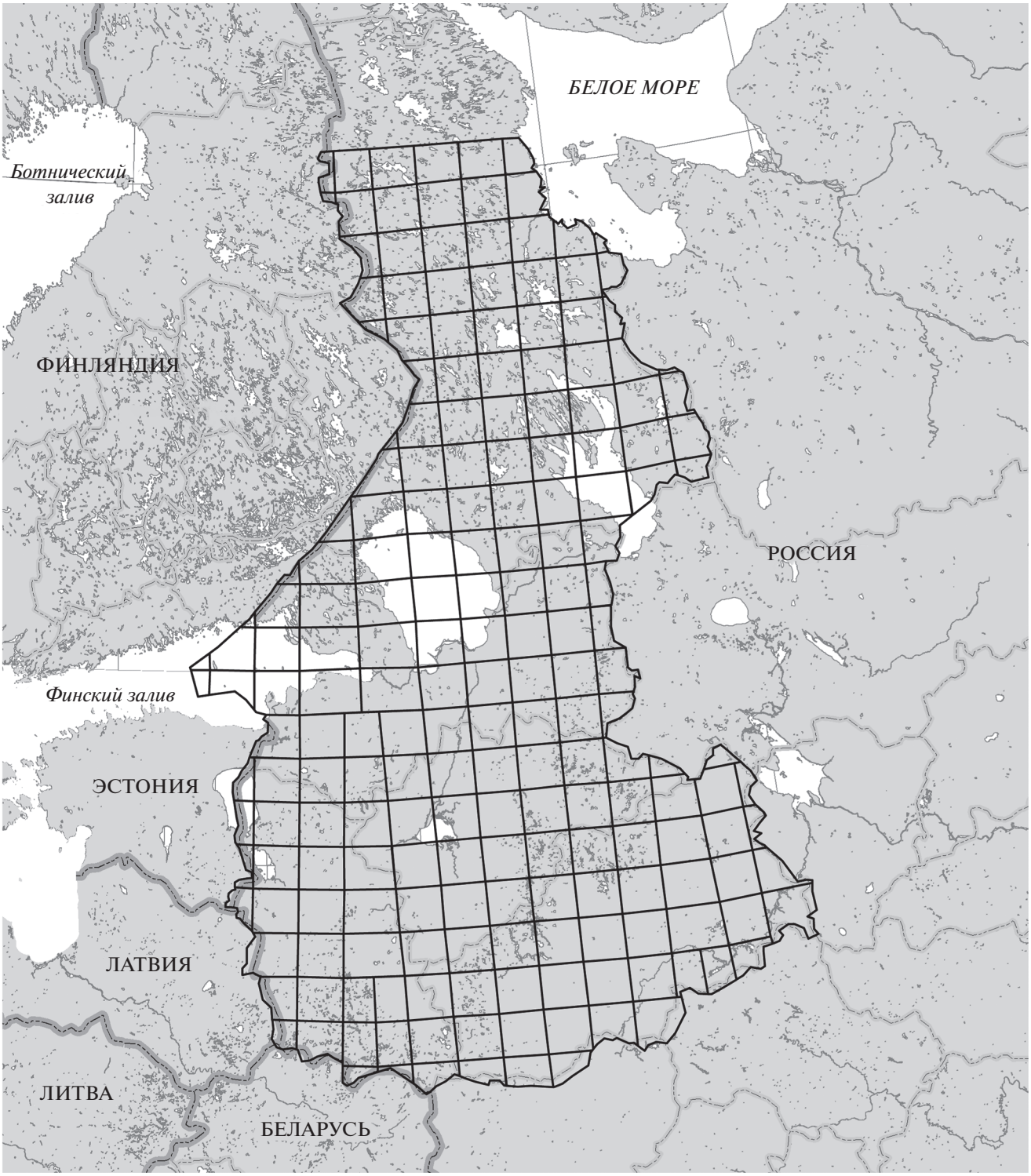


Рис. 1. Карта района исследований с разбивкой на квадраты из Атласа гнездящихся птиц европейской части России (Калякин, Волцит, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности климата Северо-Запада России

Ленинградская, Псковская, Тверская, Новгородская области и Карелия простираются на 1250 км с юго-запада на северо-восток (Сенников, 2005). Большая широтная протяженность, наличие крупных водоемов – Финского залива Балтий-

ского моря, Ладожского, Чудского и Онежского озер – обусловливают мягкость и разнообразие климата (Исаченко и др., 1965). Здесь расположена зона смены: от климата, переходного к морскому (на крайнем западе региона), к климату умеренно континентальному (в восточных частях региона). Север Карелии находится в зоне перехода от субарктического морского к субарктическому континентальному климату (Филатов и др., 2012). Согласно климатическому районированию Алисова (1957), территория Северо-Запада принадлежит к атлантико-континентальной лесной области умеренного пояса.

Величина инсоляции на этой территории возрастает с севера на юг; радиационный баланс изменяется от 30 до 35 ккал/см^2 (Сенников, 2005). Особенности климата определяются:

1) теплыми влажными атлантическими циклонами, идущими в восточном и северо-восточном направлениях и наиболее активными в теплый сезон;

2) антициклонами, приносящими холодные воздушные массы из арктического бассейна преимущественно в зимний период.

Летний температурный режим определяется уровнем солнечной радиации; средние температуры неравномерно возрастают с севера на юг (Сенников, 2005). Средние температуры июля в последние десятилетия варьируют от 19.1°C на юге Тверской обл., юго-западе и западе Псковской обл. до 16.9°C на севере Карелии. Изотермы июля северной части региона следуют в широтном направлении и искривляются к югу на Валдайско-Онежской гряде и Ладожском оз. (рис. 2) (Сенников, 2005). Наиболее обширная изолированная область пониженных температур (кольцевые изолинии) находится в области Ижорского плато и к югу от него, еще одна область пониженных температур находится у северного склона Валдайской возвышенности. В районе Санкт-Петербурга и Невской губы, а также Новгорода и оз. Ильмень, наоборот, расположены локальные области повышенных температур (рис. 2). Изолинии самых высоких температур (19.1 и 18.7°C) от крайнего запада Ленинградской обл. следуют в меридиональном направлении на юго-запад Псковской обл. и далее локальными выступами заходят на юго-восток Псковской обл. и юго-восток Тверской обл. (рис. 2).

Средние температуры января варьируют от –4.9°C на крайнем западе Ленинградской обл. и –6.1°C на крайнем юго-западе Псковской обл. до –11.3°C на севере Карелии. Зимой распределение температур определяется в первую очередь переносом тепла с Атлантики; изотермы температур в южной части региона проходят в субмеридиональном направлении, сильно отклоняясь к западу в северной части Ленинградской обл. (рис. 3). По мере продвижения на север Карелии изотермы переходят к широтной направленности. Локальные выгибания изотерм в восточном и северо-восточном направлениях наблюдаются на востоке Финского залива, в районе оз. Ильмень, на севере Ладожского и Онежского озер. В западной части региона зима характеризуется как умеренно мягкая, в восточной – как умеренно холодная (Витвицкий, 1966).

Среднегодовые температуры варьируют от 6.6°C на крайнем юго-западе Псковской обл. до 2.5°C на севере Карелии. Изотермы следуют с юго-запада на северо-восток сначала в субмеридиональном направлении, потом их направление меняется на субширотное (рис. 4). Локальные изгибы изолиний более высоких температур наблюдаются в области Финского залива, оз. Ильмень и Ладожское. Изолированная область низких температур наблюдается на востоке Ижорского плато. Вокруг г. Санкт-Петербург – локальная область повышенных температур.

Среднегодовые сроки весенней регистрации положительных температур варьируют от 13 марта на крайнем юго-западе Псковской обл. до 12 апреля на севере Карелии. Изолинии наиболее ранних дат следуют сначала субмеридионально с северо-запада Ленинградской обл. и на юго-западе Тверской обл. резко поворачивают на восток, следуя в широтном направлении (рис. 5). По мере движения на север в Карелии изолинии более поздних дат стремятся к субширотной и широтной направленности. Наибольшие локальные выпячивания изолиний в северо-восточном направлении наблюдаются у озер Ильмень и Ладожское. Локальные изолированные кольцевые изолинии позднего перехода через 0°C отмечаются на востоке Ижорского плато и у северного склона Валдайской возвышенности. Окрестности Санкт-Петербурга, наоборот, являются локальной зоной с ранней регистрацией перехода через 0°C.

Среднегодовые сроки осенней регистрации отрицательных температур в регионе варьируют от 27 октября на севере Карелии до 8 декабря на островах Финского залива на крайнем западе Ленинградской обл. и 31 ноября на крайнем юго-западе Псковской обл. Изолинии дат перехода через 0°C на большей части региона, за исключением северной Карелии, лежат субмеридионально, выгибаясь к западу в районах Валдайской возвышенности и Ижорского плато и к северо-востоку на Финском заливе, Ладожском оз. и в районе оз. Ильмень (рис. 6).

История встреч вида в регионе

В течение девятнадцатого и двадцатого веков на территории Северо-Запада России известно

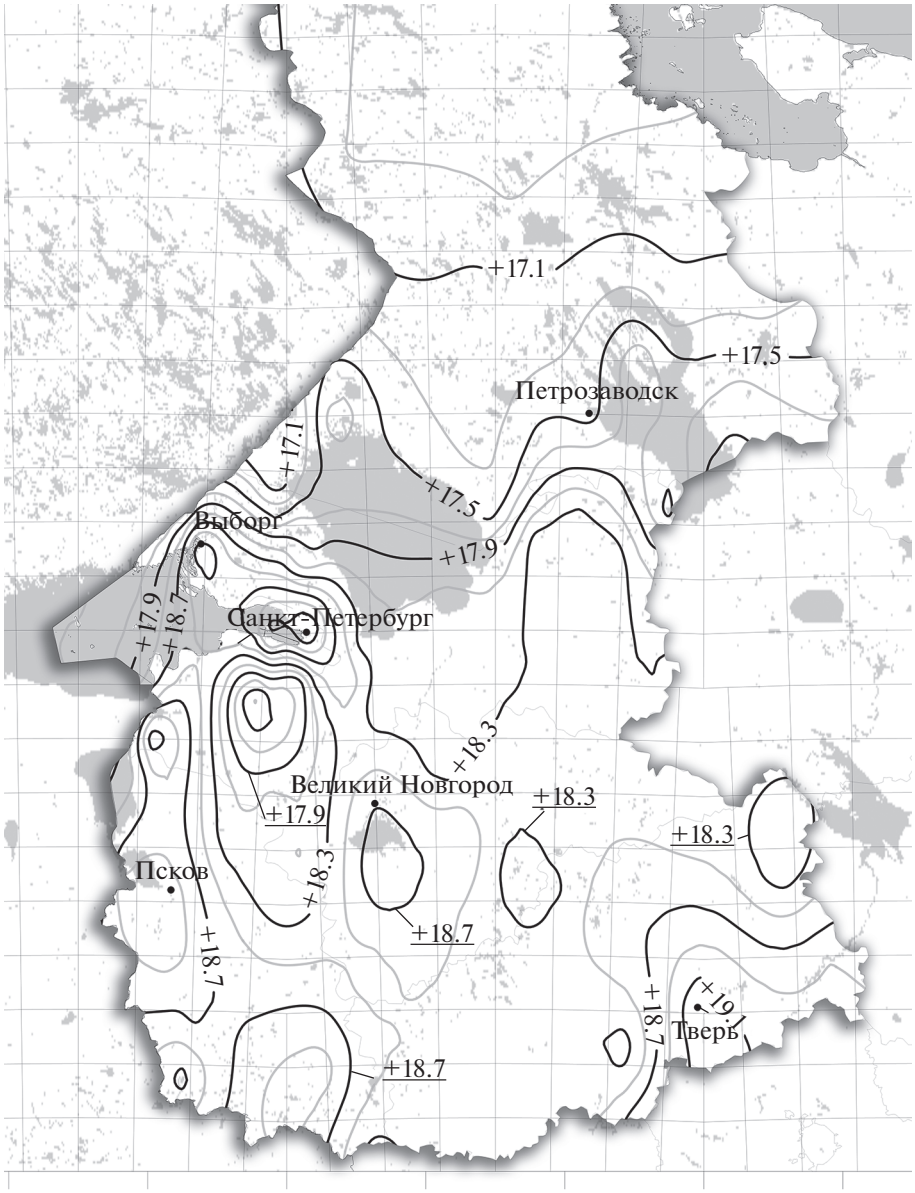


Рис. 2. Среднегодовые изотермы (°C) июля на территории Северо-Запада.

всего 7 залетов большой белой цапли: на территории Ленинградской обл. – 4 встречи (Brandt, 1880; Ризнич, 1962; Мальчевский, Пукинский, 1983; Ковалев, 2001), в Карелии – 2 встречи (Зимин и др., 1993), в Мурманской, Архангельской и Псковской областях – по одной встрече (Бианки и др., 1993; Андреев, 2004; Фетисов, 1998).

Резкое увеличение числа встреч больших белых цапель в регионе началось с первых лет нынешнего столетия. Этот процесс шел волнообразно. Можно выделить три этапа экспансии вида в регионе (табл. 1).

2003–2007 гг. В начале текущего столетия первые залеты одиночных особей отмечены в Псковской, Тверской и Ленинградской областях в 2003 и 2004 гг.: на юге Псковской обл. одиночная птица была встречена в Себежском р-не 23 августа 2003 г. (рис. 7) (Фетисов, 2007); в южной части Тверской обл. одиночная особь отмечена весной 2003 г. в районе Иваньковского водохранилища на р. Инюхе (рис. 7) (Николаев, Шмитов, 2008); в Ленинградской обл. – на южном берегу Финского залива у пос. Большая Ижора 3 сентября 2004 г. (рис. 7) (Богуславский, 2010). В дальнейшем вплоть до 2007 г. залеты больших белых цапель наблюдались только на территории двух разобщенных очагов: на западе и юге Псковской и юго-востоке Тверской областей. В Псковской обл. отмечалось от 1 до 7 больших белых цапель за год (Фетисов, 2008; Фетисов, 2016). Кроме Себежско-

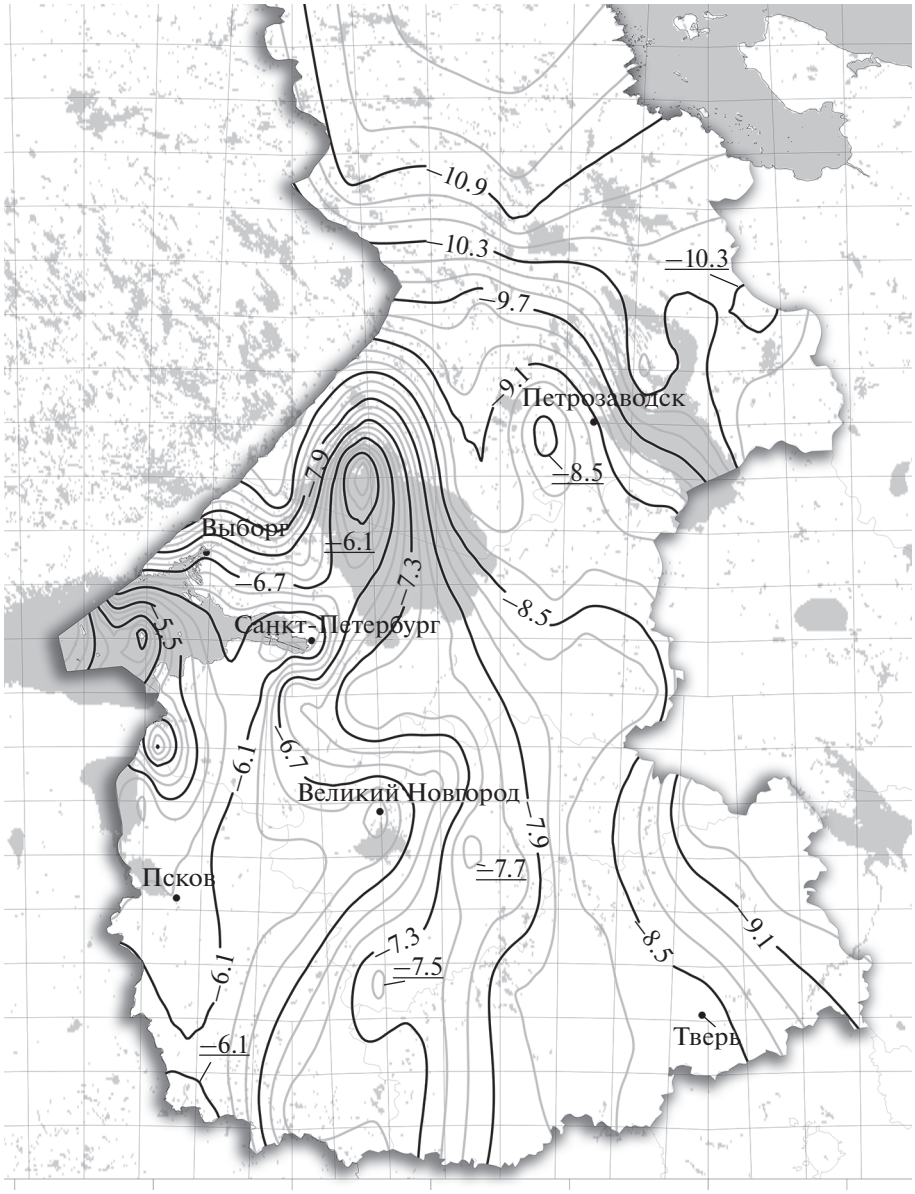


Рис. 3. Среднегодовые изотермы (°С) января на территории Северо-Запада.

го поозерья (Фетисов, 2016), залеты одиночных птиц в этот период были отмечены в Гдовском р-не и на западном берегу Псковского оз., в Бежаницком и Пушкиногорском районах (Борисов и др., 2006, 2006а, 2007, 2016; Светлаков, 2009). На юго-востоке Тверской обл. в районе Иваньковского водохранилища в 2006 и 2007 гг. отмечены еще 2 встречи одиночных птиц (Николаев, Шмитов, 2008).

2008–2014 гг. Следующая волна экспансии на Северо-Западе России началась в 2008 г. и охватила, кроме Псковской, Ленинградской и Тверской областей, еще и Новгородскую обл. (табл. 1, рис. 8). В Псковской обл. в эти годы произошел резкий рост числа встреч залетных птиц от 16 особей в 2008 г до 82 особей в 2011 г. Отмечено также существенное расширение географии встреч – в этот период больших белых цапель наблюдали в 9 районах Псковской обл.: Себежском, Великолукском, Красногородском, Пушкиногорском, Опочецком, Островском, Бежаницком, Гдовском и Плюсском (Фетисов, 2016; Фетисов и др., 2010; Горчаков, 2014; Шемякина, Яблоков, 2013). Из южной части Псковской обл. район встреч больших белых цапель расширился до крайнего запада Тверской обл. в Адреапольском и Западнодвинском районах (Николаев, Шмитов, 2010; Кошелев, 2013) и юго-запада Новгородской обл., где впервые отмечено 6 встреч одиночных особей в Холмском р-не в 2008 г. (Александров, 2008; Зуе-

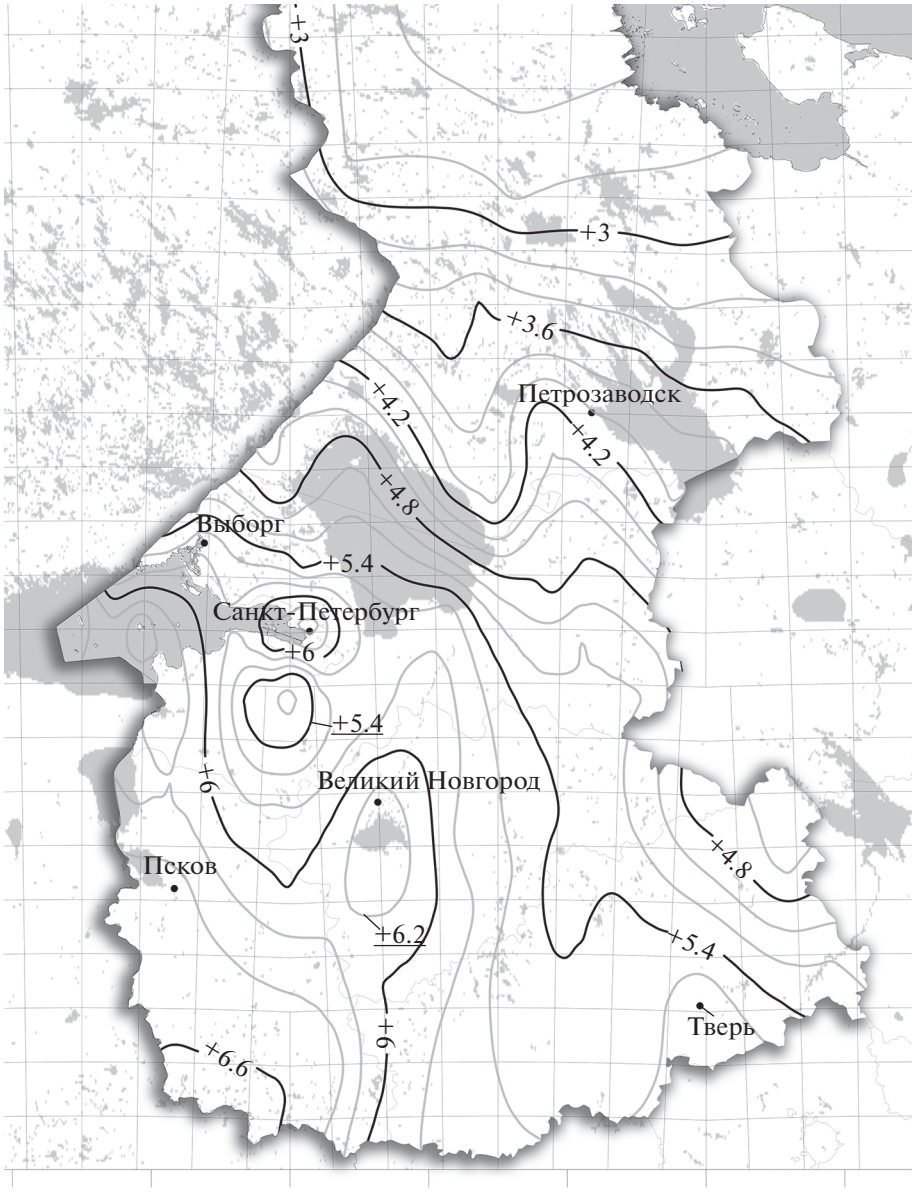


Рис. 4. Среднегодовые изотермы (°С) на территории Северо-Запада.

ва, 2008), и еще одна птица наблюдалась в 2014 г. (Архипов, 2015) (рис. 8). В центральной части Тверской обл. также произошло увеличение количества залетов – отмечены встречи птиц на Валдайской возвышенности (Комарова и др., 2015) (табл. 1, рис. 8).

Но наиболее масштабные изменения в этот период происходят в Ленинградской обл. (табл. 1). С 2009 г. большие белые цапли появились и стали ежегодно встречаться на крайнем западе южного побережья Финского залива – на западном берегу Кургальского п-ова. В 2009–2013 гг. здесь в течение всего августа регулярно отмечалось от 1 до 5 особей (рис. 8) (Коузов, 2015), а в августе 2014 г. здесь постоянно держались уже до 16 птиц (Коузов, 2015а). На других участках Ленинградской обл. за весь этот период известны 10 встреч одиночных птиц на 9 разных точках: 27 мая 2011 г. – на южном берегу Лужской губы (Головань, 2011), летом 2012 г. – на оз. Самро (Храбрый, 2015), 28 августа 2013 г. – в нижнем течении р. Свирь (Ковалев, 2013), летом 2014 г. – на озерах Самро, Залужстежское, Спас-Которское, Сяберо (Храбрый, 2015), 22 августа 2013 – на северном берегу Невской губы, в июле–августе 2014 г. – у пос. Лебяжье на южном берегу Финского залива (Головань и др., 2015) (рис. 8).

Таким образом, в этот период на фоне расширения количества и географии встреч больших белых цапель в регионе сформировались два рай-

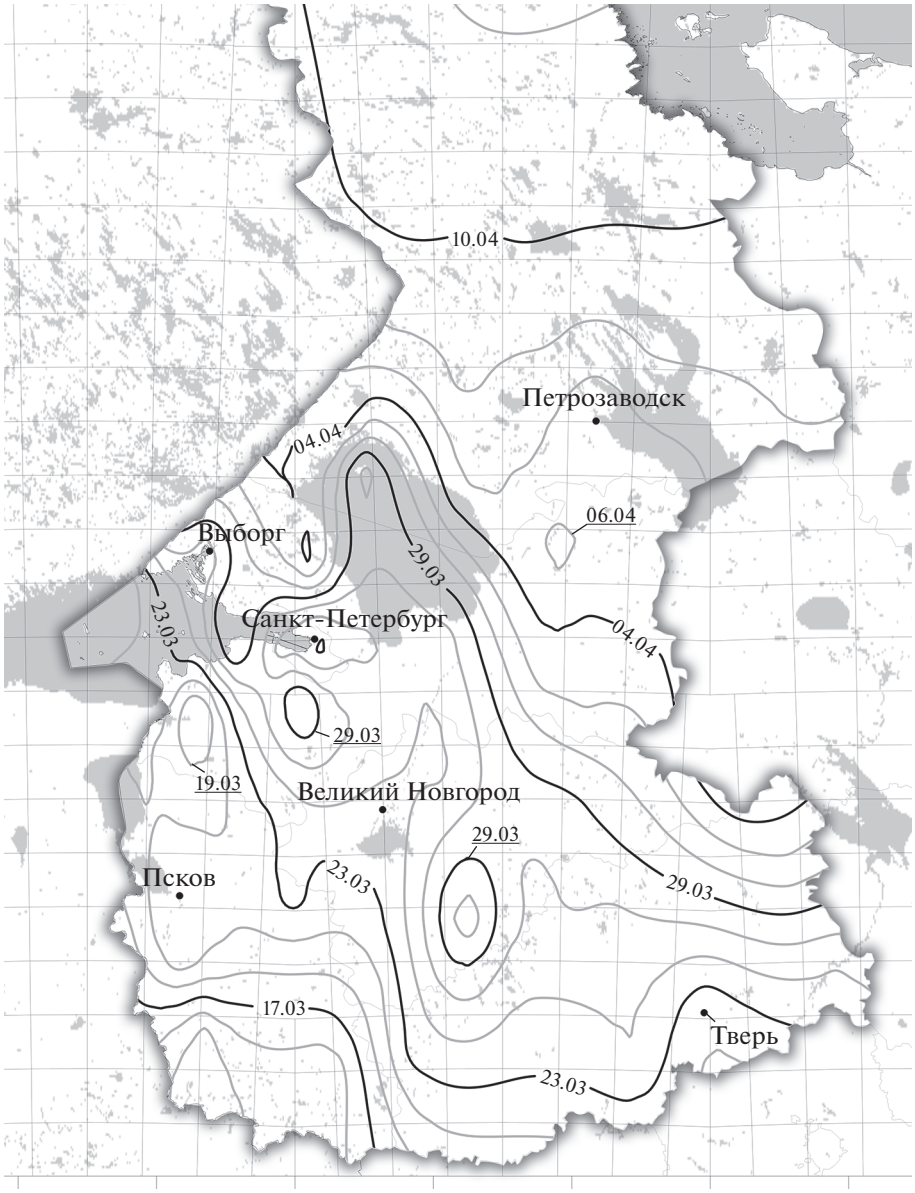


Рис. 5. Среднегодовые даты весеннего появления положительных температур на Северо-Западе.

она постоянного летнего пребывания этих птиц (рис. 8): Себежское поозерье (Фетисов, 2016) и западное побережье Кургальского п-ова (Коузов, 2015а).

2015–2020 гг. В последующие годы произошла самая мощная волна экспансии большой белой цапли, охватившая почти все рассматриваемые области Северо-Запада России, включая Карелию и Мурманскую обл. (табл. 1, рис. 9). Она началась с резкого увеличения числа залетов в 2015 г. В Псковской обл. в этот год отмечены встречи 147 птиц в четырех районах: Себежском, Печерском, Пустошкинском и Новоржевском (Бардин, 2015; Григорьев, 2016; Фетисов, 2016). Подавляющее большинство встреч (144 птицы) наблюдалось на территории Себежского р-на (Фетисов, 2016). В Ленинградской обл. в 2015 г. зарегистрировано 21 наблюдение 106 птиц в 14 различных точках. На Финском заливе их наблюдали на Кургальском п-ове – 18 птиц (Коузов, 2015а), в низовьях р. Луги – 7 птиц (Домбровский, 2015), в районе пос. Лебяжье и Большая Ижора – до трех птиц (Головань и др., 2015), в плавнях Кронштадтской колонии – 8 птиц (Коузов, 2015б). Впервые пары больших белых цапель наблюдали на севере области под Выборгом: на Раковых озерах (Барабанова и др., 2015) и в нижнем течении р. Гороховки (Коузов, 2015в). Отмечены за этот год также 7 встреч 48 птиц в южной части Ленинградской обл.: в верховьях

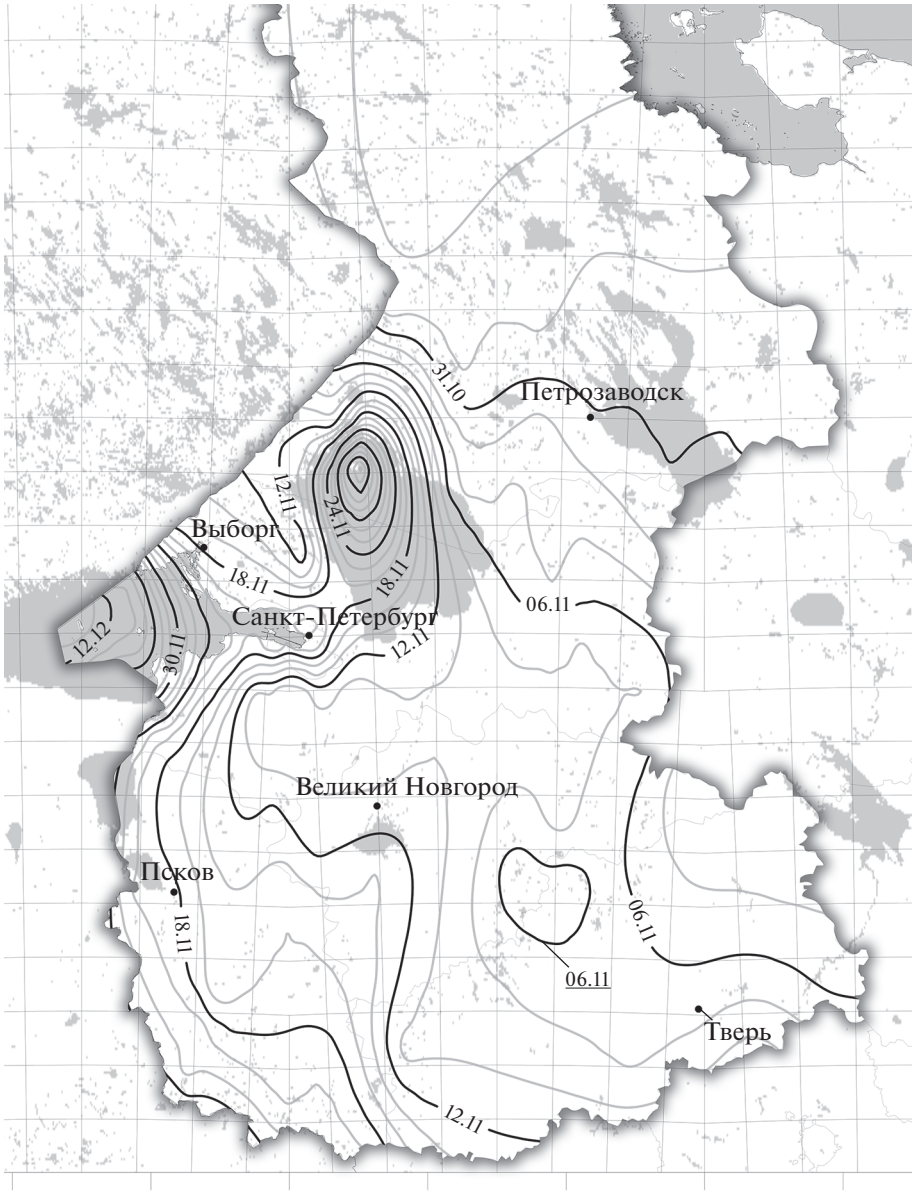


Рис. 6. Среднегодовые даты осеннего появления отрицательных температур на Северо-Западе.

р. Оредеж на озерах Самро, Залустежское Сяберо, на р. Саба в районе деревни Елемно, а также в окрестностях деревни Осьмино (Конечная, 2016; Храбрый, 2015; Поляков, 2015).

В этом же году произошло резкое увеличение количества встреч больших белых цапель на юго-западе Новгородской обл. – в Холмском р-не отмечено долговременное пребывание одиночных птиц и групп из 2–3 особей в июле–сентябре в 5 точках: у пос. Красный Бор, у деревни Тогодь, на реках Ловать, Кунья и Большой Тудер (Архипов, 2015). В Тверской обл. в этот год отмечены только 2 встречи одиночных птиц: 23 июля в долине Западной Двины (Беляев, 2018) и 1 июля у пос. Озерки в Конаковском р-не (Кошелев, 2016).

Во все последующие годы происходило дальнейшее расширение географии и рост числа встреч и численности большой белой цапли. В результате в целом по региону в 2015–2020 гг. по сравнению с предыдущим периодом количество встреченных птиц выросло приблизительно в 5 раз (табл. 1). При этом зона основного роста численности вида сместилась в восточном и северо-восточном направлениях в Ленинградскую, Новгородскую и Тверскую области (табл. 1, рис. 9). В то же время в Псковской обл. после 2015 г. интенсивность залетов даже несколько снизилась. В 2015–2020 гг. суммарное количество учтенных птиц оказалось даже немного ниже, чем в 2008–2014 гг. – всего 51 встреча 271 птицы (табл. 1)

Таблица 1. Изменение количества встреченных больших белых цапель в разных областях Северо-Запада России в течение первых десятилетий 21-го века

Регион	Число	2003–2007	2008–2014	2015–2020	Всего
Тверская обл.	встреч	3	10	23	36
	особей	3	26	107	136
Псковская обл.	встреч	8	98	51	157
	особей	14	261	271	546
Новгородская обл.	встреч	–	10	111	121
	особей	–	11	1143	1154
Ленинградская обл.	встреч	1	59	188	248
	особей	1	172	1352	1525
Республика Карелия	встреч	–	–	4	4
	особей	–	–	8	8
Архангельская обл.	встреч	–	–	–	–
	особей	–	–	–	–
Мурманская обл.	встреч	–	–	1	1
	особей	–	–	1	1
Всего	встреч	12	177	378	567
	особей	18	470	2882	3370

Примечание. Прочерк – отсутствие встреч.

(Яковлева, 2016, 2017; Григорьев, 2017; Косенков, Фетисов, 2018; Богуславский, 2019).

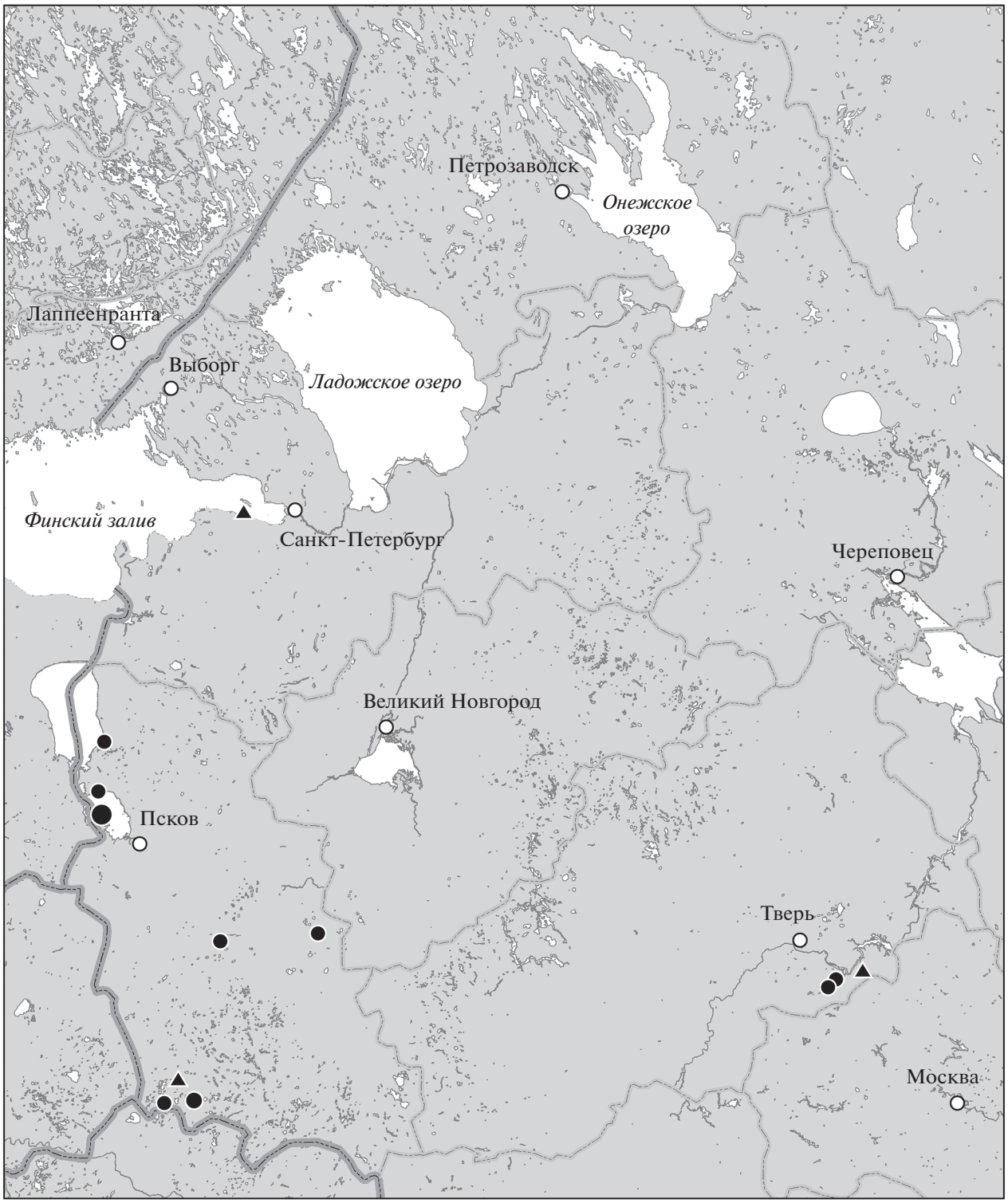
В Ленинградской обл. по сравнению с предыдущим периодом в 2015–2020 гг. количество встреченных больших белых цапель выросло в 6.4 раза (табл. 1). Зона регистрации залетов распространилась почти на всю область, за исключением самых восточных районов: Бокситогорского, Винницкого и Подпорожского. Встречи птиц стали обычны в центральных районах, на Карельском перешейке, Копорском и Выборгском заливах, островах Березовые, Сескар и Мощный на Финском заливе, южном и юго-восточном Приладожье, долинах р. Волхов и Сясь, и у г. Тихвин (рис. 9) (Гребёнкин, 2017; Домбровский, 2017 и 2018; Коузов, 2017; Ковалев, 2017; Кузнецов, 2020; Стрельников, Кравчук, 2020; Стасюк, 2020; Терешкин, 2020; Храбрый, Бубырева, 2020; Храбрый, 2021). При этом, в отличие от более ранних лет, регистрируются в основном не одиночные птицы, а группы из 5–15 птиц. В регионе появилось по крайней 3 места постоянного летнего пребывания крупных группировок больших белых цапель: Кургальский п-ов (30–45 птиц), южное побережье Финского залива от г. Ломоносов до района Черной Лахты (15–30 птиц) и Кареджская коса в Шлиссельбургской губе на юго-западном побережье Ладожского оз. (6–18 птиц) (рис. 9). Вполне вероятно, что к местам постоянного пребывания больших белых цапель относятся и некоторые озера юга Ленинградской обл. (Самро, Сяберо и др.) и побережья Копорского залива, по которым пока не хватает ежегодных данных.

В Карелии на стационаре ИБ Кар НЦ РАН “Маячино” (Олонецкий р-н Республики Карелия) 19 августа 2017 были отмечены 3 птицы, летящие вдоль берега Ладожского оз. в южном направлении, а 15 августа 2018 – 3 особи, пролетающие в северном направлении (Артемьев, 2020). Этот вид встречался также в заповеднике “Кивач” в 2016 и 2017 годах (Артемьев, 2020).

В Мурманской обл. залет одиночной особи отмечен в середине июля 2016 г. в Кандалакшском заливе Белого моря (Краснов, 2016).

В Новгородской обл. в 2015–2019 гг. число зарегистрированных птиц увеличилось приблизительно в 103 раза по сравнению с предыдущим периодом (табл. 1). Здесь появился новый очаг встреч вида на побережьях оз. Ильмень, где отмечено наибольшее количество больших белых цапель и сформировался еще один район постоянного пребывания этих птиц (до 140 особей) (Зуева и др., 2020) (рис. 9). Впервые зарегистрированы единичные птицы на юго-востоке и востоке области в Пестовском (4 встречи), Валдайском (2 встречи) и Боровичском районах (1 встреча) (рис. 9) (Зуева и др., 2020; Николаев, 2018).

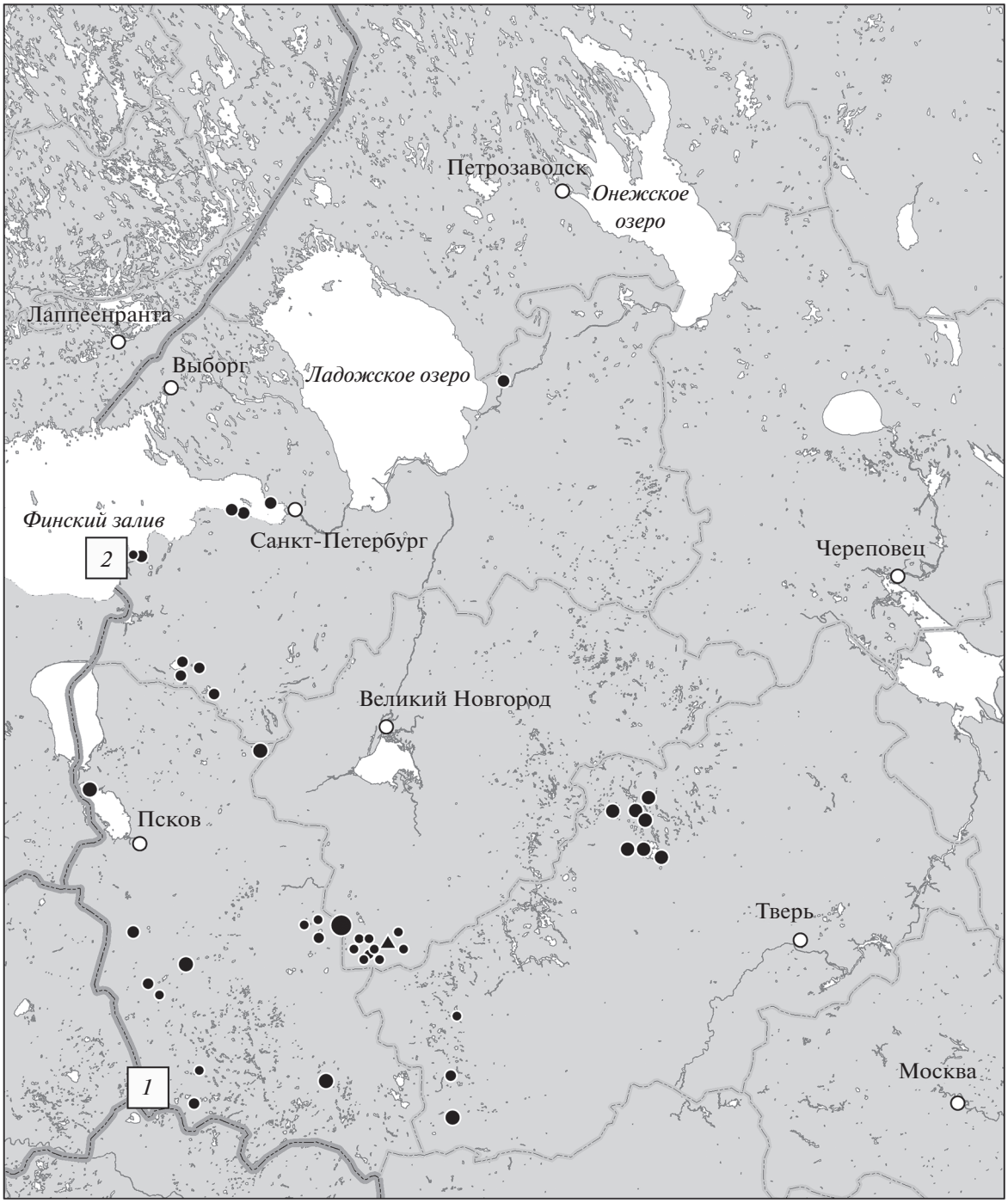
В Тверской обл. в 2015–2020 гг. число встреч больших белых цапель выросло более чем в 4 раза (табл. 1). При этом на западе области у границ с



▲ – точки первых встреч в каждой области, ● – места последующих встреч

Рис. 7. Распределение встреч большой белой цапли на Северо-Западе России в 2003–2007 гг.

Псковской обл. отмечено только 4 встречи – в Западнодвинском и Торопецком районах (Беляев, 2018; Романов, Блохин, 2018; Кошелев и др., 2020). Заметно возросло число встреч в юго-восточной и южной частях области в долине верхней Волги: Конаковском, Калязинском и Зубцов-

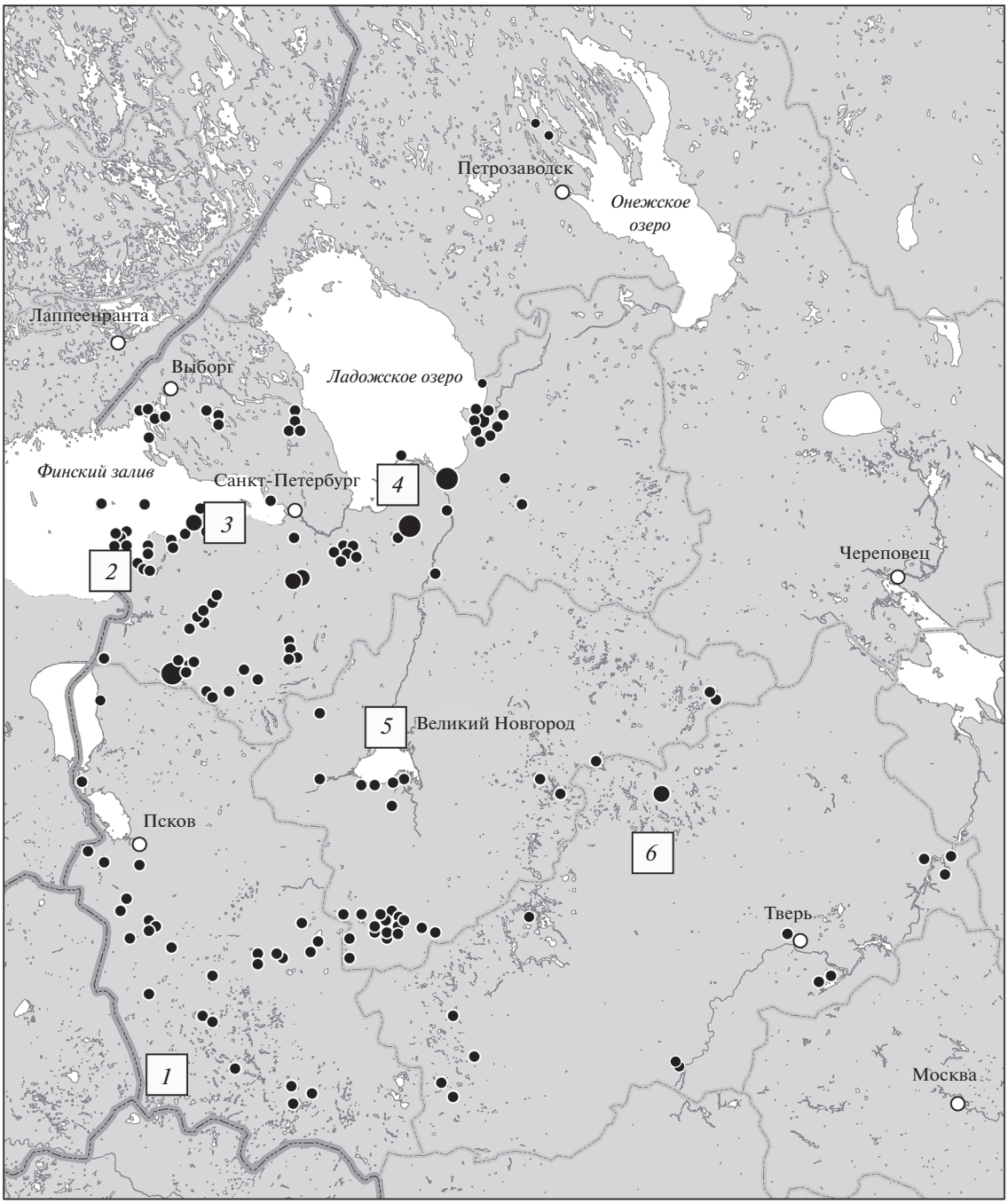


▲ – точки первых встреч в каждой области, ● – места последующих встреч.
□ – места постоянного летнего присутствия больших белых цапель:
1 – Себежское поозерье, *2* – западное побережье Кургальского п-ова.

Рис. 8. Распределение встреч большой белой цапли на Северо-Западе России в 2008–2014 гг.

ском районах (рис. 9) (Кошелев, 2016; Кошелев и др., 2019, 2020). Но больше всего количество встреч выросло на севере центральной части области в районе Вышневолоцкого водохранилища. Здесь образовался еще один район постоянного пребывания птиц, где одновременно отмечалось от 10 до 50 больших белых цапель (Кошелев и др., 2019, 2020).

В то же время существенно изменился характер пребывания вида на территории Северо-Запада. Если раньше во всех местах наблюдений реги-



▲ – точки первых встреч в каждой области, ● – места последующих встреч.
□ – места постоянного летнего присутствия больших белых цапель:
1 – Себежское поозерье,
2 – западное побережье Кургальского полуострова,
3 – южное побережье Финского залива между Красной горкой и Большой Ижорой,
4 – Кареджская коса на южном побережье Ладожского озера,
5 – северное побережье оз. Ильмень и пригороды Великого Новгорода,
6 – район Вышневолоцкого водохранилища

Рис. 9. Распределение встреч большой белой цапли на Северо-Западе России в 2015–2020 гг.

стрировались почти исключительно кратковременные появления одной–двух птиц во второй половине лета и сентябре, то в последние годы во многих точках появлялись крупные группы от 5 до нескольких десятков особей, которые наблюдались уже с весны или начала лета. На территории Северо-Запада России в последние годы появилось по крайней мере 6 мест, где крупные группировки птиц держатся постоянно в течение теплого сезона: Себежский р-н, Кургальский п-ов, южное побережье Финского залива от Ломоносова до Черной Лахты, Кареджская коса в южном Приладожье, оз. Ильмень и Верхневолоцкое водохранилище (рис. 9). Стоит отметить, что если ранее регистрировались преимущественно неполовозрелые особи, то в последние годы в весенне-летние периоды начали регулярно встречаться взрослые птицы в брачном наряде (Фетисов, 2017; Коузов и др., 2019). Так, в 2019–2020 гг. на западном побережье Кургальского п-ова в третьей декаде апреля из 15–20 держащихся здесь больших белых цапель все были взрослыми особями в брачном наряде, а в третьей декаде июня в скоплениях из 35–40 птиц взрослыми были 25–30 особей, а остальные являлись плохо летающими первогодками в составе выводков.

Таким образом, в настоящее время область постоянного пребывания большой белой цапли в течение всего теплого сезона охватила практически полностью пределы Псковской, Тверской, Новгородской и большей части Ленинградской областей до границы с Карелией и Вепско-Онежской возвышенностью. В Карелии в эти годы большая белая цапля стала малочисленным залетным видом. Мурманская и, вероятно, Архангельская области (из-за малого числа наблюдений) остались зоной крайне редких случайных залетов.

Первые случаи гнездования

В 2007 г. на территории Конаковского р-на Тверской обл. была добыта самка большой белой цапли, состояние яичников которой позволило авторам находки предположить возможность попытки гнездования (Николаев, Шмитов, 2008). Но редкость и нерегулярность залетов вида в этот период свидетельствуют о том, что вероятность регулярного успешного размножения большой белой цапли в первом десятилетии 21 века на территории Северо-Запада России мала. Только динамичные изменения характера ее пребывания в регионе в следующем десятилетии позволили к 2015–2016 гг. предполагать скорое начало гнездования вида в регионе (Фетисов, 2016; Коузов, 2015а). К настоящему времени на территории рассматриваемых областей найдено 7 гнездовых колоний (рис. 10).

В 2017 г. в первой половине июня в юго-западной части Псковской обл. на территории Себежского национального парка найдены первые три гнездовые колонии большой белой цапли численностью 7, 15 и 2 гнезда, которые располагались в густых тростниковых зарослях на побережьях озер Себежское и Ороно (рис. 10) (Фетисов, 2017).

В 2019 г. в южной части Псковской обл. найдены еще 2 места гнездования этого вида (рис. 10). 7 июня 2019 г. в обширных рогозово-тростниковых зарослях на берегу оз. Вербенка в Островском р-не найдено 1 гнездо с 3 птенцами (Богуславский, 2019; Косенков, Фетисов, 2019). 17 мая 2019 г. в сосново-елово-березовом лесу деревни Бардово Бежаницкого р-на найдена смешанная колония из 40–45 гнезд серой и большой белой цапель (Григорьев, 2019). При этом по визуальной оценке Григорьева приблизительно 2/3 гнезд принадлежали большим белым цаплям. По сведениям местных жителей, большие белые цапли начали здесь гнездиться с 2015–2016 гг. (Григорьев, 2019).

В этот же год найдено первое жилое гнездо большой белой цапли и на территории Ленинградской обл. 28 июня 2019 г. нами обследовалась колония серых цапель (52 гнезда) в окрестностях пос. Липово в северной части восточного побережья Кургальского п-ова (рис. 10) (Коузов и др., 2019). Колония располагалась на старых елях посреди топкого черноольхового леса в 240 м от берега Финского залива. В южной части колонии под деревьями было найдено большое количество маховых и контурных перьев большой белой цапли (Коузов и др., 2019). В кроне одной из елей нами была обнаружен нелетный птенец большой белой цапли. На верхней части его головы были хорошо заметны остатки пухового наряда. Размеры птенца составляли приблизительно 4/5 от размеров державшейся рядом взрослой птицы (Коузов и др., 2019). При обследовании данной колонии 20 июня 2020 г. было обнаружено уже 4 жилых гнезда большой белой цапли с крупными оперенными птенцами.

Второе место гнездования большой белой цапли в Ленинградской обл. было обнаружено 4 июня 2020 г. при осмотре колонии серых цапель *Ardea cinerea* в юго-восточном Приладожье на правом берегу р. Паши в границах пос. Медвежья Кара (60°25′02″ с.ш., 33°00′26″ в.д.) в Пашском сельском поселении Волховского р-на (Храбрый, Бубырева, 2020) (рис. 10). Все гнезда в этой колонии были устроены на участке размерами примерно 50 × 50 м среди сырого соснового черничного леса с небольшой примесью ели, березы, рябины и ивы. В 2018–2019 годах (за 2019 г. данные В.А. Ковалева) в колонии насчитывалось 26–28 гнезд. Все гнезда располагаются в верхних ча-

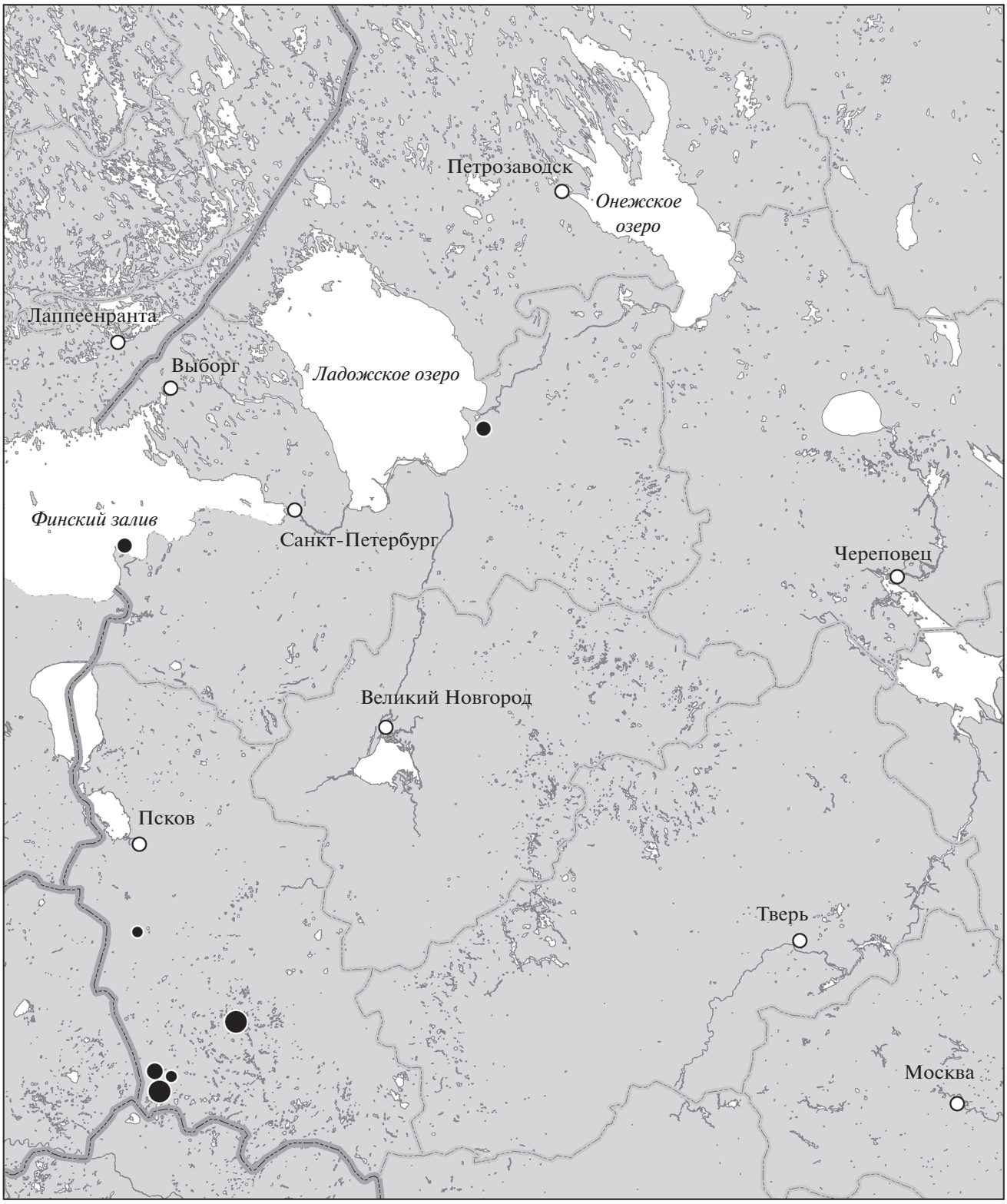


Рис. 10. Известные места гнездования большой белой цапли на Северо-Западе России в 2017–2020 гг.

стях крон сосен на высоте 16–18 м. Возраст деревьев 50–70 лет. Наблюдения 4 июня 2020 г. показали, что в этой колонии гнездится не менее 3 пар больших белых цапель. 10 июня 2020 г. дополнительные наблюдения с помощью квадрокоптера подтвердили наличие гнездящихся больших белых цапель.

Кроме того, представляется вероятным гнездование больших белых цапель и в других районах Ленинградской обл.: в южной части западного побережья Кургальского п-ова, на Нарвском водохранилище, в Лужском р-не около озер Самро, Врево и Вялье, в Ломоносовском р-не (около рыборазводных прудов в пос. Коваши) и в юго-западном Приладожье в районе Кареджской Косы. В Новгородской обл. в последние годы предполагают гнездование больших белых цапель в местах их массового летнего пребывания на оз. Ильмень (Зуева и др., 2020). В Тверской обл. предполагается гнездование в пойме р. Осуга в Зубцовском р-не (Кошелев и др., 2019) и на заброшенных торфоразработках около пос. Озерки в Конаковском р-не (Зиновьев и др., 2016).

Особенности фенологии размножения и пребывания птиц в регионе

Как показывают единичные наблюдения в Псковской и Новгородской областях (Фетисов, 1998; Зуева и др., 2020), иногда большие белые цапли могут зимовать на незамерзающих участках рек. В принципе, к таким случаям можно отнести и сверхранние появления белых цапель на водоемах южной части Псковской обл. в первой-второй декадах марта до появления устойчивых положительных температур (Григорьев, 2017; Дроздецкий и др., 2007; Фетисов, 2016).

Весенний прилет птиц в южную часть Псковской обл. происходит в конце марта–начале апреля (Григорьев, 2017; Фетисов, 2016, 2017). В Ленинградской обл. на южном побережье Финского залива первые большие белые цапли появляются на несколько дней позже серых цапель обычно в интервале 12–15 апреля. Если большая часть акватории еще покрыта льдом, большие белые цапли, также как и серые цапли, охотятся около первых лунок и промоин открытой воды. В первой половине мая у западного побережья Кургальского п-ова в последние годы держалось уже до 15–20 взрослых птиц. В Новгородской обл. основной прилет птиц начинается в конце апреля–начале мая (Зуева и др., 2020). В Тверской обл. самое раннее появление большой белой цапли отмечено в апреле 2007 г. (Николаев, Шмитов, 2008), в последние годы весенние встречи отмечаются с 13 мая (Кошелев и др., 2020).

Судя по данным осмотра гнезд и возрасту птенцов в южной части Псковской обл., откладка яиц в гнездах больших белых цапель начинается во второй половине апреля-первой декаде мая (Фетисов, 2017; Косенков, Фетисов, 2019; Григорьев, 2019). На Кургальском п-ове (южное побережье Финского залива), судя по возрасту птенцов, срокам покидания ими гнезд и появления летных выводков, откладка яиц начинается в третьей декаде апреля–первой декаде мая (Коузов и др., 2019). Судя по состоянию гнезд и возрасту птенцов, большие белые цапли в колонии в юго-восточном Приладожье к откладке яиц приступили в сходные сроки. На Кургальском п-ове летные выводки больших белых цапель появляются в течение третьей декады июня, на 8–9 дней раньше выводков серых цапель. Однако период развития птенцов серой цапли дольше, чем у предыдущего вида приблизительно на 8–10 дней (Грищенко, 2011), т.е. к гнездованию в колониях оба вида приступают практически одновременно.

С конца июня идет постоянный рост численности скоплений большой белой цапли в постоянных местах встреч в Себежском поозерье, на Кургальском п-ове, южном берегу Финского залива, оз. Ильмень, Вышневолоцком водохранилище (Коузов, 2015, 2015а; Фетисов, 2016, 2017; Зуева и др., 2020; Кошелев и др., 2020), Максимальная численность птиц наблюдается обычно в течение августа (там же) и сентября, после чего птицы постепенно начинают отлетать в сторону зимовок. Однако очень крупные скопления больших белых цапель до 100 и более птиц на некоторых озерах юга Псковской обл. и на оз. Ильмень можно наблюдать и во второй половине октября (Фетисов, 2016, 2017; Бардин, 2019; Зуева и др., 2020). В Ленинградской обл. на озерах Лужского р-на самые поздние встречи одиночных птиц отмечены 20 октября 2015 г. (Храбрый, 2015; Конечная, 2016), на Кургальском п-ове группы из 5–6 птиц наблюдались 29 октября и 5 ноября 2019 г. (Кравчук, в печати).

Зависимость летнего распространения неразмножающихся больших белых цапель от климатических факторов и климатические лимиты распространения

Регрессионный анализ показал значимую обратную взаимосвязь плотности встреч большой белой цапли и даты перехода весенних среднесуточных температур через ноль ($F(190) = 45.07$, $b = -0.44$, $p < 0.001$). Плотность встреченных птиц продемонстрировала такую же зависимость от даты перехода через ноль ($F(190) = 41.62$, $b = -0.42$, $p < 0.001$)), что неудивительно, поскольку обе переменные отклика сильно коррелируют ($r = 0.95$). Обе переменные также показали значимую прямую взаимосвязь со средними температурами июля ($F(190) = 29.50$, $b = 0.37$, $p < 0.001$ для плотности встреч и $F(190) = 26.94$, $b = 0.35$,

$p < 0.001$ для плотности встреченных птиц)), что также можно объяснить высокой корреляцией предикторов. В целом можно сказать, что на распространение большой белой цапли явно оказывают влияние сроки прихода весны; что касается среднелетних температур, то, скорее всего, взаимосвязь не прямая. Просто ранняя весна, как правило, сопровождается более жарким летом, и наоборот. Поскольку существует высокая корреляция дат перехода через ноль и средних температур июля ($r = -0.84$), встречи цапель также показывают зависимость от июльских температур.

Анализ картографического материала показывает (рис. 11), что на карте весеннего перехода температур через ноль наиболее близко к границе области летнего распространения неразмножающихся больших белых цапель примыкает изолиния с датой 2 апреля. На карте средних температур июля наиболее близко к области летнего распространения вида примыкает изолиния температур 17.3°, в то время как другие более приближенные к этой области изолинии 17.9°–17.5° имеют с ней уже заметные пересечения на западе Ленинградской обл., где в районе Ижорского плато есть локальный район пониженных летних температур (рис. 2). Сравнение этих прилегающих изолиний (весеннего перехода температур через ноль 2 апреля и средних июльских температур 17.3°) показывает, что первая из них на наибольшем своем протяжении почти полностью повторяет границу летнего распространения большой белой цапли, и только на северо-восточном берегу Ладожского оз. есть небольшой участок, где данных о встречах большой белой цапли пока нет. При этом изолиния среднеиюльских температур 17.3° пролегает преимущественно севернее и северо-восточнее области распространения вида на 30–100 км (рис. 11). Особенно это заметно на севере Ладожского оз. в долине р. Свирь и на Вепско-Онежской возвышенности.

Таким образом, можно с большой долей вероятности предположить, что границы области летнего распространения большой белой цапли в регионе в первую очередь определяются сроками весеннего перехода температур через ноль.

ОБСУЖДЕНИЕ

Активное расселение большой белой цапли на Северо-западе России связано с развитием теплой фазы климата (Кривенко, 1991; Ławicki, 2014). Как видно из вышеизложенного материала, в расселении большой белой цапли хорошо прослеживаются две крупные волны в 2008 и 2015 гг. Эти волны синхронны с кратковременными теплыми фазами климата 2007–2008 и 2014–2017 гг. и последней фазой, начавшейся в 2019 г.

Разные фенологические сроки встреч, разные показатели численности и возрастного состава птиц в разные периоды экспансии свидетельствуют о том, что расселение, вероятно, идет не путем смены мест размножения взрослых пар, а за счет резерва молодых птиц в ближайших более старых очагах размножения вида. На послегнездовых кочевках первыми появляются молодые птицы-первогодки. В последующие годы здесь начинают проводить весь теплый сезон неполовозрелые птицы второго-третьего года жизни, которые, видимо, в это время ищут места будущего размножения. И на заключительном этапе, скорее всего, эти же птицы появляются с ранней весны уже в полном брачном наряде и приступают к размножению.

Сопоставление карт встреч вида в разные годы (рис. 7–9) на территории Северо-Запада России позволяет предполагать, что вселение вида шло по двум основным направлениям. Наиболее мощная волна экспансии шла с запада и юго-запада из очагов распространения вида в Беларуси и странах восточной Прибалтики в восточном и северо-восточном направлениях на территорию Псковской, Ленинградской областей, на юго-запад и запад Новгородской обл. и крайний запад Тверской обл. В итоге появились все 7 известных к настоящему времени мест гнездования вида в регионе. Самой крайней точкой гнездования вида по этому направлению экспансии в настоящее время является Юго-Восточное Приладожье. Вторая волна экспансии, идущая с юго-востока из ближайших мест гнездования большой белой цапли на Среднерусской возвышенности в Брянской и Калужская областях (Лозов и др., 1997; Горшков, 2014), а также в Мещерской низменности в Рязанской обл. (Лобов, 2004), судя по всему, лишь краем затрагивает восточную и центральную части Тверской обл. Кроме того, представляется весьма вероятным, что именно в результате этой волны экспансии появились новые места гнездования большой белой цапли в непосредственном соседстве с рассматриваемой областью на южном берегу Рыбинского водохранилища (Голубев, 2011; Петрова, Павлов, 2016) и в окрестностях г. Череповец (Северов, 2020). Для того чтобы подтвердить это предположение, можно провести сопоставление расстояний от изначальных точек экспансии до крайних новых точек гнездования. Например, гнездование отдельных пар большой белой цапли в Юго-Восточном Приладожье появилось в самые последние годы практически одновременно с началом гнездования этого вида на Рыбинском водохранилище и у г. Череповец. Эти точки гнездования вида разнесены приблизительно на 320 км. Расстояние от Юго-Восточного Приладожья до мест гнездования большой белой цапли в районе г. Тарту составляет около 416 км, а до мест гнездования в

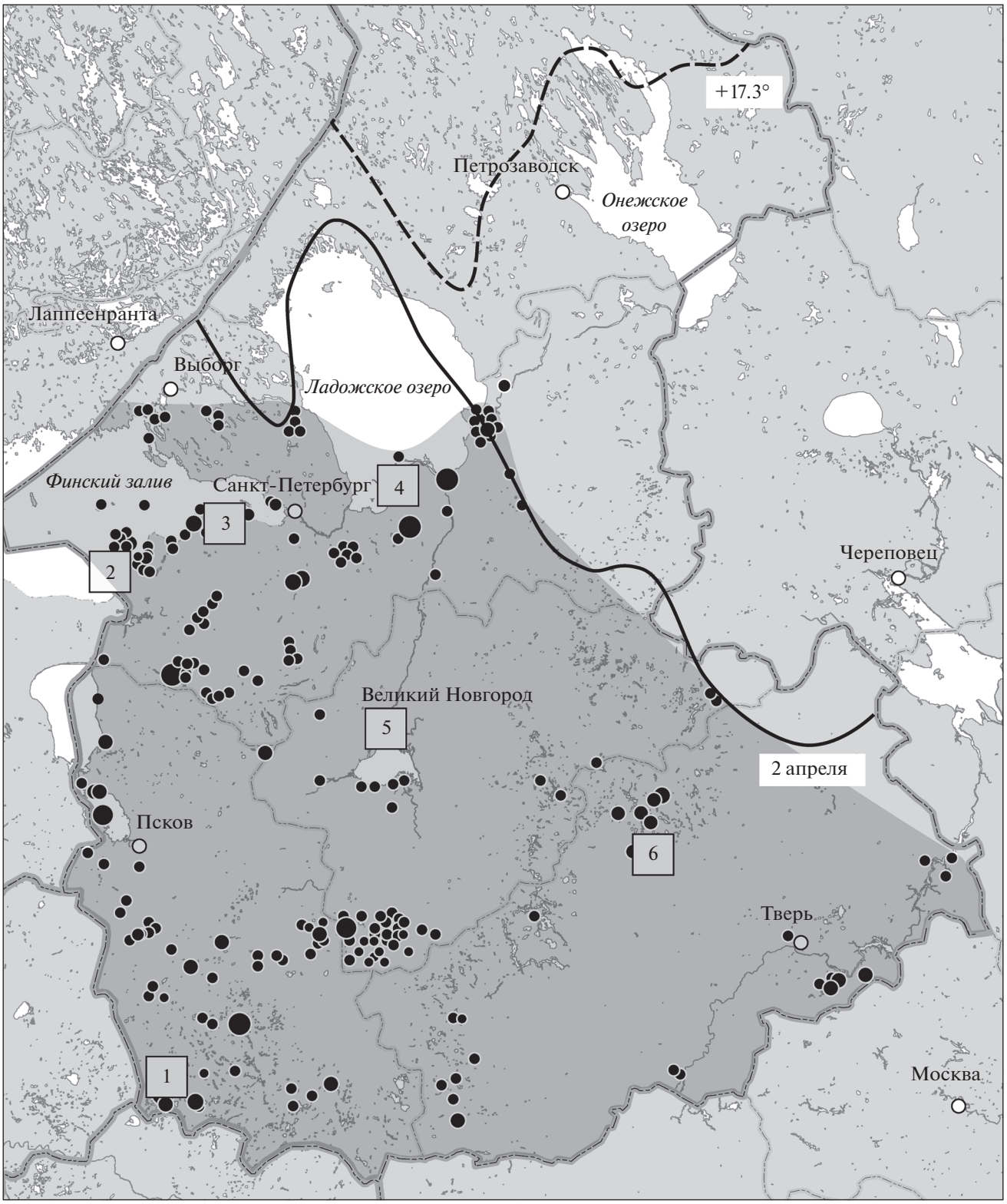


Рис. 11. Область регулярного летнего пребывания большой белой цапли на Северо-Западе России (серая область) и основные лимитирующие ее климатические факторы: сплошная изолиния – изолиния дат весеннего перехода через 0° 2 апреля, пунктирная изолиния – изолиния средних июльских температур 17.3°.

Мещерском крае – 689 км, до района гнездования у г. Калуги – около 690 км. Так, от мест гнездования вида в западной Латвии до юга Рыбинского водохранилища – 890 км, а до Череповца – 882 км. В то же время от Мещерского края до юга Рыбинского водохранилища – 318 км, а до Череповца – 420 км. От Калуги до юго-восточной части Тверской обл. расстояние 253 км, а до Ржева – всего 231 км. Поэтому расселение большой белой цапли в Тверскую, Ярославскую и Вологодскую области именно из последнего района представляется гораздо более вероятным.

К настоящему времени граница области постоянного летнего пребывания большой белой цапли на Северо-Западе России проходит на севере от Выборга к Приозерску по долине р. Вуокса, далее в юго-восточном Приладожье она от дельты р. Свирь спускается на юго-юго-восток в район г. Тихвин и идет на юго-восток к Пестовскому р-ну Новгородской обл. и далее к району г. Калязин на востоке Тверской обл. (рис. 11). В пределах этой области районы с высокой концентрацией встреч больших белых цапель чередуются с обширными лакунами, где птиц к настоящему моменту не наблюдали. Все основные районы высокой концентрации встреч вида связаны с побережьями крупных водоемов (южное побережье Финского залива, южное Приладожье, озера Ильмень и Псковское, Верхневолжский каскад водохранилищ), озерными (Себежское, Валдайское и Лужское поозерья) и озерно-болотными комплексами (Полистовско-Ловатская озерно-болотная система). В некоторых случаях наличие таких лакун может быть связано с дефицитом или отсутствием орнитологических исследований.

Судя по нашим данным, основным климатическим фактором, с которым наиболее сильно коррелируют границы области постоянного летнего пребывания больших белых цапель в регионе, являются сроки весеннего появления положительных температур, а именно изолиния положительных температур 2 апреля. Вероятно, эта изолиния является своеобразным экологическим лимитом распространения вида в северные широты. Это с большой долей вероятности связано с особенностями биологии вида, поскольку большая белая цапля является рано прилетающим и рано гнездящимся видом с достаточно кратким циклом размножения. От откладки яиц до подъема молодых птиц на крыло проходит 65–73 дня, и на Северо-Западе России птенцы приобретают способность к полету уже в третьей декаде июня. Последнее обстоятельство обусловливает малую зависимость птиц как от температур середины лета, так и от общей продолжительности безморозного периода, а также и сроков появления осенних отрицательных температур. С другой стороны, сроки появления и размножения птиц напрямую связаны с временем появления первых участков открытой воды, которое напрямую зависит от перехода температур через 0°. Косвенным доказательством правоты нашего предположения является тот факт, что даже в южной части ареала большая белая цапля демонстрирует очень жесткую зависимость сроков начала гнездования от фенологии весенних событий. Так, на Лебяжьих о-вах в Северном Причерноморье на фоне развития теплой фазы климата птицы стали гнездиться приблизительно на месяц раньше, чем 40–50 лет назад (Костин, 1983; Грищенко, 2011).

Известные в настоящее время места размножения большой белой цапли спорадично разбросаны по области летнего пребывания, причем одно из них находится непосредственно у самой северо-восточной ее границы. Это говорит о возможности находок новых ее колоний практически на любом из участков в этой области.

Отдельно необходимо отметить, что большая белая цапля на Северо-Западе России нуждается во всевозможных мерах охраны и требует включения в региональные Красные Книги как весьма малочисленный и легкоуязвимый в период размножения вид, обладающий большой эстетической ценностью. Особо нуждаются в охранном статусе места ее размножения как на деревьях, так и в тростниковых зарослях. Именно эти места часто являются в весенний период объектом, притягивающим рыбаков, охотников и любителей отдыха на природе, что многократно увеличивает фактор беспокойства. Вместе с тем большая белая цапля по непонятным причинам не внесена в последнюю редакцию Красной Книги Ленинградской обл. (Красная Книга Ленинградской области, 2018), и реальная охрана места ее гнездования на территории регионального заказника Кургальский практически отсутствует.

Выявление первого случая гнездования большой белой цапли в Ленинградской обл. именно на Кургальском п-ове, на наш взгляд, вполне закономерно. Благодаря географическому положению, особенностям климата и большому разнообразию местообитаний, данная территория характеризуется значительным биологическим разнообразием птиц (Красная Книга Ленинградской области. Т. 1, 1999). Именно здесь были отмечены первые случаи гнездования в регионе большого числа редких видов водоплавающих птиц (Бубырева и др., 1993; Cherenkov et al., 2016; Kouzov et al., 2018, 2019), в том числе видов южного происхождения, расширяющих свои ареалы в северо-восточном направлении (Бубырева и др., 1993; Бузун, Мераускас, 1993; Бузун, Храбрый, 1990; Коузов, 1995, 2005, 2007; 2010, Коузов, Кравчук, 2008, 2010, 2012–2014; Коузов и др., 2019а; Леоке, 1998; Фёдоров, 2009). Здесь же расположены и одни из самых массовых миграцион-

ных стоянок водоплавающих птиц (Kouzov et al., 2021; Zaynagutdinova et al., 2019).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Финансирование работы

Все исследования и обработка данных производились авторами за собственный счет.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамчук А.В., Абрамчук С.В., 2005. Большая белая цапля в Беларуси: распространение и экология // Беркут. Т. 14. № 1. С. 50–55.

Александров А.А., 2008. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* в Холмском районе Новгородской области // Русский орнитологический журнал. Т. 17. Экспресс-выпуск 439. С. 1356–1357.

Алисов Б.П., 1957. Принципы климатического районирования СССР // Известия АН СССР. Серия Географическая. № 6. С. 118–125, карта.

Андреев В.А., 2004. Встречи в Архангельской области новых для ее территории птиц // Русский орнитологический журнал. Т. 13. Экспресс-выпуск 249. С. 20–21.

Артемьев А.В., 2020. Новые встречи редких птиц в Карелии // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Экспресс-выпуск 1991. С. 5058–5061.

Архипов В.Ю., 2015. Статус большой белой цапли *Casmerodius albus* в Новгородской области // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Экспресс-выпуск 1199. С. 3622–3624.

Барабанова Е.Н., Шатенёв К.Г., Машкова Е.В., 2015. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на Раковых озерах на Карельском перешейке // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Экспресс-выпуск 1152. С. 2018–2021.

Бардин А.В., 2015. Наблюдение большой белой цапли *Casmerodius albus* на Мальском озере (Псковская область) // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Экспресс-выпуск 1147. С. 1866–1871.

Бардин А.В., 2019. Крупное осеннее скопление большой белой цапли *Casmerodius albus* на Шипулинских прудах в Великолукском районе Псковской области // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Вып. 1848. С. 5324–5326.

Беляев Д.А., 2018. Ещё одна встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* в Западнодвинском районе Тверской области // Русский орнитологический журнал. Т. 27. Экспресс-выпуск 1566. С. 685–686.

Бианки В.В., Коханов В.Д., Корякин А.С., Краснов Ю.В., Панева Т.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В., 1993. Птицы Кольско-Беломорского региона // Русский орнитологический журнал. Т. 2. Вып. 4. С. 491–586.

Бирюков В.П., 2011. Большая белая цапля (*Egretta alba*) – новый гнездящийся вид птиц Белорусского Поозерья, занесенный в Красную книгу Республики Беларусь // Красная книга Республики Беларусь: состояние, проблемы, перспективы: материалы международной научной конференции. Витебск. С. 14.

Богуславский А.В., 2010. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на южном берегу Финского залива // Русский орнитологический журнал. Т. 19. Экспресс-выпуск 542. С. 31.

Богуславский А.В., 2019. Большая белая *Casmerodius albus* и серая *Ardea cinerea* цапли на озере Вербенка (Островский район Псковской области) // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Экспресс-выпуск 1785. С. 2809–2811.

Борисов В.В., Урядова Л.П., Щеблыкина Л.С., 2006. Результаты предварительного исследования орнитофауны северной части восточного побережья Теплого озера и восточного побережья Чудского озера в 2004–2006 гг. // Рекреационно-туристический потенциал Северо-Запада России. Псков. С. 131–135.

Борисов В.В., Урядова Л.П., Щеблыкина Л.С., 2006а. Результаты исследования орнитофауны западного побережья Псковского озера в 2004–2006 гг. // Рекреационно-туристический потенциал Северо-Запада России. Псков. С. 135–139.

Борисов В.В., Урядова Л.П., Щеблыкина Л.С., 2007. Распределение некоторых видов хищных и рыбоядных птиц на побережье Псковско-Чудского озера // Вестник Псковского университета. Серия Естественные и Физико-Математические Науки. Т. 2. С. 26–38.

Бубырева В.А., Бузун В.А., Волкович Н.М., Коузов С.А., Шаповалова О.В., Щукин А.К., 1993. Отчет Кургальской экспедиции Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей в полевой сезон 1992 г. // Вестник С.-Петербургского университета. Сер. 3. Т. 10. С. 111–117.

Бузун В.А., Мераускас П., 1993. Орнитологические находки в восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. Т. 2. Вып. 2. С. 253–259.

Бузун В.А., Храбрый В.М., 1990. О гнездовании лебедя-шипуна в Ленинградской области // Экология и охрана лебедей в СССР. Мелитополь. Т. 1. С. 83–84.

Витвицкий Г.Н., 1966. Климат // Север Европейской части СССР. Отв. ред. Рихтер Г.Д. М.: Наука. С. 88–114.

Волков С.М., Фетисов С.А., 2010. Потенциальная орнитологическая ООПТ в Бежаницком районе Псковской области // Русский орнитологический журнал. Т. 19. Вып. 611. С. 2039–2043.

Головань В.И., 2011. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на южном берегу Лужской губы // Русский орнитологический журнал. Т. 20. Вып. 663. С. 1143–1144.

Головань В.И., Резвый С.П., Савинич И.Б., 2015. О встречах больших белых цапель *Casmerodius albus*

на востоке Финского залива в 2013–2015 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1190. С. 3339.

Голубев С.В., 2011. Птицы Ярославского Поволжья и сопредельных регионов: история, современное состояние. Т. I. Неворобьиные (Non-Passeriformes). Ярославль. 684 с.

Горшков В.И., 2014. О гнездовании большой белой цапли *Egretta alba* в Калужской области // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Вып. 997. С. 1416–1417.

Горчаков С.В., 2014. Встреча пары больших белых цапель *Casmerodius albus* в Плюсском районе Псковской области // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Вып. 1088. С. 4151–4152

Гребёнкин А.В., 2017. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на реке Хревица в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Вып. 1490. С. 3563–3564.

Григорьев Э.В., 2016. Встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* в Новоржевском районе Псковской области // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Вып. 1348. С. 3820–3821.

Григорьев Э.В., 2017. Ранняя весенняя встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* в Новоржевском районе Псковской области // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Экспресс-выпуск 1437. С. 1718–1719.

Григорьев Э.В., 2019. Колония серой *Ardea cinerea* и большой белой *Casmerodius albus* цапель у озера Бардово (Бежаницкий район Псковской области) // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Вып. 1779. С. 2592–2598.

Грищенко В.Н., 2011. Большая белая цапля *Casmerodius albus* (Linnaeus 1758) // Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. М. С. 304–329.

Домбровский К.Ю., 2015. Наблюдение большой белой цапли *Casmerodius albus* в деревне Струпово (низовья реки Луги) // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1153. С. 2059–2060.

Домбровский К.Ю., 2017. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на Копанском озере в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Вып. 1481. С. 3267–3268

Домбровский К.Ю., 2018. Новые встречи большой белой цапли *Casmerodius albu*s в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. Т. 27. Вып. 1693. С. 5527–5532.

Дроздецкий В.Н., Романов Р.В., Сальников А.М., 2007. Новый залёт большой белой цапли *Egretta alba* в Себежское Поозерье // Себежский краеведческий музей: История и научно-исследовательская работа. Материалы конференции, посвященной 80-летию Себежского краеведческого музея. Себеж. С. 113.

Захаров В.Д., Мигун Н.Н., Гайдученко Л.Л., 2000. К статусу Большой белой цапли в Оренбургской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Предуралье и Западной Сибири: сборник статей и кратких сообщений. Екатеринбург: Изд. “Екатеринбург”. С. 77–78.

Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Анненков В.Г., Яковлева М.В., 1993. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск: Изд. Карельский научный центр РАН. С. 1–219.

Зиновьев А.В., Кошелев Д.В., Виноградов А.А., 2016. Аннотированный список птиц Тверской области // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1245. С. 397–445.

Зуева Н.В., 2008. Встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* в Холмском районе Новгородской области // Русский орнитологический журнал. Т. 17. Вып. 439. С. 1355–1356.

Зуева Н.В., Архипов В.Ю., Денисенкова Т.В., Рыженкова В.А., Коткин А.В., 2020. Большая белая цапля *Casmerodius albus* на территории Новгородской области в 2016–2018 гг. // Российский журнал биологических инвазий. Т. 2. С. 35–39.

Исаченко А.Г., Дашкевич З.В., Карнаухова Е.В., 1965. Физико-географическое районирование Северо-Запада СССР. Л.: изд-во ЛГУ. 248 с.

Калякин М.В., Волцит О.В., 2020. Атлас гнездящихся птиц европейской части России. Москва: Фитон XXI. 902 с.

Ковалев В.А., 2001. Орнитологические находки в Лодейнопольском районе Ленинградской области в 1998–2000 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 10. Вып. 137. С. 248–251.

Ковалев В.А., 2013. Новый залёт большой белой цапли *Casmerodius albus* на восток Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Вып. 946. С. 3291.

Ковалев В.А., 2017. Интересные орнитологические встречи на правобережье нижнего течения Свири в 2016 году // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Экспресс-выпуск 1413. С. 862–864.

Комарова В.Н., Палкова Т.С., Шмитов А.Ю., 2015. Новые флористические и фаунистические находки редких и охраняемых видов в Тверской области // Изучение и охрана природного и исторического наследия Валдайской возвышенности и сопредельных регионов. Материалы межрегион. науч.-практ. конф., посвящ. 25-летию национального парка “Валдайский”. Вышний Волочек. С. 191–197.

Конечная Г.Ю., 2016. Осенние встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* на озере Сяберо (Лужский район Ленинградской области) // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Вып. 1236. С. 126–127.

Косенков Г.Л., Фетисов С.А., 2018. Новые встречи охраняемых и редких птиц на Выбутских порогах реки Великой // Русский орнитологический журнал. Т. 27. Вып. 1639. С. 3355–3361.

Косенков Г.Л., Фетисов С.А., 2019. О гнездовании большой белой *Casmerodius albus* и серой *Ardea cinerea* цапель на озере Вербенка (Островский район Псковской области) // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Вып. 1794. С. 3152–3158.

Костин Ю.В., 1983. Птицы Крыма. М.: Наука. 240 с.

Коузов С.А., 1995. Первая регистрация гнездования пестроносой крачки *Thalasseus sandvicensis* в восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. Т. 4. Вып. 1. С. 66–67.

Коузов С.А., 2005. Адаптации к открытым морским мелководьям у лебедей-шипунов, гнездящихся на Кургальском полуострове (восточная часть Финского залива) // Гусеобразные птицы Северной Евразии. Тезисы докладов Третьего международного симпозиума, 2005. С. 42–43.

Коузов С.А., 2007. Большой баклан Phalacrocorax carbo на Кургальском полуострове: история вселения и особенности биологии // Русский орнитологический журнал. Т. 16. Вып. 349. С. 339–365.

Коузов С.А., 2010. Особенности биологии лебедя-шипуна и серого гуся на Кургальском полуострове // Казарка. Т. 12. Вып. 2. С. 85–113.

Коузов С.А., 2015. О характере пребывания большой белой цапли (*Casmerodius albus* L.) на Кургальском полуострове и сопредельных участках восточной части Финского залива в последнем десятилетии // Вестник С.-Петербургского университета. (Сер. 3). Вып. 1. С. 41–50.

Коузов С.А., 2015а. О существенном увеличении числа встреч летующих больших белых цапель *Casmerodius albus* на западном побережье Кургальского полуострова в 2014 и 2015 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1191. С. 3353–3358.

Коузов С.А., 2015б. Встреча больших белых цапель *Casmerodius albus* в плавнях Кронштадтской колонии осенью 2015 года // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1195. С. 3507–3509.

Коузов С.А., 2015в. О встречах большой белой цапли *Casmerodius albus* в долине реки Гороховки (Карельский перешеек) в июле 2015 года // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1189. С. 3299–3300.

Коузов С.А., 2017. О встречах большой белой цапли *Casmerodius albus* на северном побережье Кургальского полуострова // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Вып. 1539. С. 5292–5297.

Коузов С.А., Кравчук А.В., 2008. Размножение водяного пастушка *Rallus aquaticus* на Кургальском полуострове // Русский орнитологический журнал. Т. 17. Вып. 410. С. 515–517.

Коузов С.А., Кравчук А.В., 2010. Размножение серой утки (*Anas strepera* L.) в Ленинградской области // Вестник охотоведения. Т. 7. Вып. 2. С. 254–259.

Коузов С.А., Кравчук А.В., 2012. Серая утка в восточной части Финского залива: история заселения, биология и миграции // Казарка. Т. 15. Вып. 2. С. 106–139.

Коузов С.А., Кравчук А.В., 2013. Серый гусь (*Anser anser* L.) в Ленинградской области: основные тенденции многолетних изменений численности, экология, миграции и перспективы реинтродукции // Вестник охотоведения. Т. 10. Вып. 1. С. 5–16.

Коузов С.А., Кравчук А.В., 2014. Биология лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) в восточной части Финского залива // Вестник охотоведения. Т. 11. Вып. 2. С. 119–204.

Коузов С.А., Кравчук А.В., Ширяева М.О., 2019. Первый случай успешного размножения большой белой цапли *Casmerodius albus* в Ленинградской области на Кургальском полуострове (окрестности поселка Липово) // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Вып. 1820. С. 4221–4230.

Коузов С.А., Кравчук А.В., Ширяева М.О., 2019а. Первый случай успешного размножения шилоклювки *Recurvirostra avosetta* в Ленинградской области на Кургальском рифе // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Вып. 1824. С. 4396–4405.

Кошелев Д.В., 2013. О встречах редких видов птиц в окрестностях Твери и в Тверской области // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Вып. 896. С. 1832–1843.

Кошелев Д.В., 2016. О встречах редких видов птиц в Тверской области в 2013–2015 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Вып. 1233. С. 14–26.

Кошелев Д.В., Черкасов В.А., Виноградов А.А., Зиновьев А.В., Логинов С.Б., 2019. О встречах редких и малочисленных птиц в Твери и Тверской области в 2018 году // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Вып. 1729. С. 577–588

Кошелев Д.В., Черкасов В.А., Виноградов А.А., Зиновьев, Шмитов А.Ю., 2020. Встречи редких птиц в Твери и Тверской области в 2019 году // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Экспресс-выпуск 1878. С. 311–327.

Красная Книга Ленинградской области. Т. 1. Особо Охраняемые Природные территории, 1999. Отв. ред. Г.А. Носков. СПб.: Изд. “Акционер и К”. 349 с.

Красная книга Ленинградской области. Животные, 2018. Отв. ред. Ю.Н. Бубличенко. СПб.: Папирус. 560 с.

Краснов Ю.В., 2016. Большая белая цапля *Casmerodius albus* в вершине Кандалакшского залива Белого моря // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1328. С. 3137–3139.

Кривенко В.Г., 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. Москва: Агропромиздат. 270 с.

Кузнецов С.Н., 2020. Осенние встречи больших белых цапель *Casmerodius albus* на острове Мощный и архипелаге Сескар (восточная часть Финского залива) // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1879. С. 349–354.

Леоке Д.Ю., 1998. Лебедь-шипун *Cygnus olor* – обычная гнездящаяся птица Кургальского рифа (восточная часть Финского залива) // Русский орнитологический журнал. Т. 7. Вып. 46. С. 19–21.

Лобов И.В., 2004. Большая белая цапля в Рязанской области // Экология и эволюция животных. Рязань. С. 35–36.

Лозов Б.Ю., Коршунов Е.Н., Коршунова Е.Н., Шпиленок И.П., 1997. Фауна редких и уязвимых птиц Неруссо-Деснянского физико-географического района и проблемы ее сохранения // Редкие и уязвимые виды растений и животных Неруссо-Деснянского физико-географического района. Брянск. С. 149–214.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 1. Ленинград: Изд. ЛГУ. 480 с.

Николаев В.И., 2018. Встречи редких видов птиц в районе национального парка “Валдайский” // Полевой сезон–2016: Исследования и природоохранные

действия на особо охраняемых природных территориях Новгородской области. СПб. 134 с.

Николаев В.И., Шмитов А.Ю., 2008. О новых находках редких видов птиц Тверской области // Вестник Тверского университета. Серия Биология и экология. Т. 7. Вып. 67. С. 105–108.

Николаев В.И., Шмитов А.Ю., 2010. О редких птицах Валдайской возвышенности // Русский орнитологический журнал. Т. 19. Вып. 591. С. 1480–1482.

Петрова О.Р., Павлов Д.Д., 2016. Первое обнаружение гнездовий большой белой цапли *Casmerodius albus* в Ярославской области // Российский журнал биологических инвазий. Вып. 2. С. 128–132.

Поляков В.М., 2015. Встреча двух больших белых цапель *Casmerodius albus* в верховьях Оредежа // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1145. С. 1799.

Ризнич И.И., 1962. Интересные встречи // Наша охота. Вып. 3. С. 12–16.

Романов Ю.М., Блохин Ю.Ю., 2018. Летнее наблюдение большой белой цапли *Casmerodius albus* в Западно-Двинском районе Тверской области // Русский орнитологический журнал. Т. 27. Экспресс-выпуск 1565. С. 634–636.

Самигуллин Г.М., 1995. Малая поганка, большая белая цапля и колпица в Оренбургской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Предуралье и Западной Сибири: информационные материалы. Екатеринбург: УрО РАН. С. 69–70.

Светлаков А.Н., 2009. К вопросу о сезонных перемещениях водоплавающих и околоводных птиц в районе Полистовского заповедника // Сбалансированное развитие Северо-Запада России: современные проблемы и перспективы. Материалы общественно-научной конференции с международным участием. Статьи и тезисы. Псков. С. 208–210.

Северов К., 2020. Большая белая цапля теперь и на Вологодчине // Cher-poisk.ru. [Электронный ресурс]. Дата обновления: 18-11-2020. Режим доступа: https://cher-poisk.ru/news/sobytia/bolshaya-belaya-tsaplya-teper-i-na-vologodchine

Сенников А.Н., 2005. Фитогеографическое районирование Северо-Запада европейской части России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) // Биогеография Карелии. Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 7. Петрозаводск: Изд. Карельского научного центра РАН. С. 206–243.

Стасюк И.В., 2020. Встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* на реке Лемовже в Ленинградской области летом 2020 года // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1975. С. 4332–4333.

Стрельников А.В., Кравчук А.В., 2020. Первая встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на архипелаге Берёзовые острова (Финский залив) // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1882. С. 476–478.

Терешкин В.Е., 2020. О появлении скоплений больших белых цапель *Casmerodius albus* на Кареджской косе (южное Приладожье) в 2014–2019 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1895. С. 1034–1039.

Фёдоров В.А., 2009. Орнитологические находки в Кургальском заказнике (Ленинградская область) // Русский орнитологический журнал. Т. 18. Вып. 480. С. 708–716.

Фетисов С.А., 1998. Залет большой белой цапли *Egretta alba* в Псковскую область // Русский орнитологический журнал. Т. 7. Вып. 31. С. 8–10.

Фетисов С.А., 2007. Встречи большой белой цапли *Egretta alba* в Псковской области // Русский орнитологический журнал. Т. 16. Вып. 369. С. 986–988.

Фетисов С.А., 2008. Мониторинг вселения новых видов птиц на водоемы национального парка “Себежский” (Псковское Поозерье) // Биологическое разнообразие Белорусского Поозерья: современное состояние, проблемы использования и охраны. Материалы 2-й Междунар. науч.-практ. конф. Витебск. С. 238–240.

Фетисов С.А., 2016. О заселении большой белой цаплей *Casmerodius albus* Псковской области в 1996–2016 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Вып. 1327. С. 3085–3102.

Фетисов С.А., 2017. Большая белая цапля *Casmerodius albus* – новый гнездящийся вид Псковской области и Северо-Запада России // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Вып. 1485. С. 3369–3387.

Фетисов С.А., Стукальцов А.И., Волков С.М., Фёдорова Е.Г., 2010. Новые встречи большой белой цапли *Egretta alba* в Псковской области в 2008–2010 годах // Развитие туризма в Балтийском регионе: предпосылки, современное состояние и перспективы. Материалы междунар. общественно-науч. конф. Статьи и тезисы. Псков. С. 171–173.

Филатов Н.Н., Назарова Л.Е., Георгиев А.П., Семенов А.В., Анциферова А.П., Ожигина В.Н., Богдан М.И., 2012. Изменения и изменчивость климата европейского Севера России и их влияние на водные объекты // Арктика: экология и экономика. № 2. Вып. 6. С. 80–93.

Храбрый В.М., 2015. Наблюдения больших белых цапель *Casmerodius albus* в Лужском районе Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1230. С. 4631–4633.

Храбрый В.М., 2021. Новые встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Вып. 2032. С. 584–586.

Храбрый В.М., Бубырева В.А., 2020. Гнездование большой белой цапли *Casmerodius albus* на реке Паше в Волховском районе Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1953. С. 3379–3385.

Шемякина О.А., Яблоков М.С., 2013. Птицы заповедника “Полистовский” и сопредельных территорий // Вестник. Псковского университета. Серия: Естественные и физико-математические науки. Т. 2. С. 81–104.

Яковлева М.С., 2016. Встреча большой белой цапли *Casmerodius albus* на реке Иссе в Пушкиногорском районе Псковской области // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Вып. 1384. С. 5056–5057.

Яковлева М.С., 2017. Встречи большой белой цапли *Casmerodius albus* на реке Синей в Псковской обла-

сти // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Экспресс-выпуск 1484. С. 3358–3359.

Brandt J.F., 1880. Avium Provinciae Petropolitane Enumeratio. Aufzählung der in der Provinz Peterburg beobachteten Vögel // Journal fiir Ornithologie. V. 151. P. 225–253.

Celmiņš A., 2004. Lielā baltā gārņa Ardea alba invāzija Latvijā 2004 gadā vasarā // Putni dabā. V. 14. № 4. P. 12–16.

Cherenkov A.E., Kouzov S.A., Semashko V.Y., Tertitski G.M., Semashko E.V., 2016. Present status of Razorbills *Alca torda* in Russia: occurrence, population and migrations // Marine Ornithology. V. 44. № 2. P. 207–213.

Cramp S., Simmons K.E.L. (eds), 1977. The Birds of the Western Palearctic. V. 1: Ostrich to Ducks. Oxford–London–New-York: Oxford University Press. 722 p.

Kouzov S., Zaynagutdinova E., Sagitov R., Rychkova A., 2018. Nesting of Barnacle Goose (*Branta leucopsis*) in the Russian part of the Gulf of Finland // Arctic. V. 71. № 1. P. 76–88.

Kouzov S., Zaynagutdinova E., Kravchuk A., 2019. Late nesting makes Barnacle Geese Branta leucopsis sensitive to anthropogenic disturbance in the Russian part of the Baltic Sea // Wildfowl. V. 69. P. 160–175.

Kouzov S.A., Gubelit, Y.I., Kravchuk A.V., Koptseva E.M., Zaynagutdinova E.M., Nikitina V.N., 2021. Seasonal changes in the diet of Mute Swans Cygnus olor in the recently colonised eastern Gulf of Finland // Wildfowl. V. 71. P. 83–107.

Ławicki Ł., 2014. The Great White Egret in Europe: population increase and range expansion since 1980 // British Birds. V. 107. № 1. P. 8–25.

Lipsbergs J., Opermanis O., 2004. Nesekmīga lielo balto gārņu *Egretta alba* ligzdošana Engures ezerā 2002 // Putni dabā. V. 14. № 2. P. 8–10.

Zaynagutdinova E.M., Kouzov S.A., Batova P.R., Mikhailov Y.M., Kravchuk A.V., 2019. Spring migration stopovers of swans Cygnus sp. In the Russian part of the Gulf of Finland// Wildfowl. Special issue 5. P. 123–138.

Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N., Saveliev A.A., Smith G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer. 574 p.

BREEDING EXPANSION OF THE GREAT WHITE HERON (*CASMERODIUS ALBUS*, CICONIIFORMES, ARDEIDAE) IN THE NORTHWEST OF RUSSIA

S. A. Kouzov[1, *], V. M. Khrabry[2], S. V. Lukyanov[3], A. V. Kravchuk[1], Yu. Yu. Smirnov[3, 4], E. V. Abakumov[1]

[1]*St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia*

[2]*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia*

[3]*Russian State Hydrometeorological University, St. Petersburg, 195196 Russia*

[4]*All-Russian Research Institute of the Geology and Mineral Resources of the World Ocean, St. Petersburg, 190121 Russia*

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

The development of a warm phase in the climate since the middle of the last century and the improvement of conservation measures have led to a northward expansion of a large number of bird species originally distributed in the southern parts of the Palaearctic. The dispersal of the Great egret in Europe is a vivid illustration of this process. Throughout the last century, only rare records of single birds in Russia\s Northwest were known. At the beginning of this century, the breeding range of the species in the eastern Baltic States and Belarus came close to the borders of the region. Based both on original data and an analysis of scientific literature, the process of Great egret invasion to the Pskov, Leningrad, Novgorod and Tver regions and the Republic of Karelia, the status change from a rare stray to a common flyer, as well as the formation of the first Great egret breeding colonies in the Pskov and Leningrad regions are considered in detail. Features of the phenology of the species and the spatial distribution of its nesting settlements are given. An analysis of the climatic factors limiting the summer residence zone of the species is also presented.

Keywords: Great egret, invasion, spatial distribution, breeding biology, influence of climatic factors

EDN: BYNYPV
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 679–686

УДК 598.288.6

ОСОБЕННОСТИ ВОКАЛИЗАЦИИ И ПОВЕДЕНИЯ ПУСТЫННОЙ СЛАВКИ (*SYLVIA NANA*, SYLVIIDAE, AVES) В СВЯЗИ С ЕЕ ПОЛОЖЕНИЕМ В РОДЕ *SYLVIA*

© 2022 г. А. С. Опаев[a], *, А. В. Матюхин[a]

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

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

Поступила в редакцию 01.04.2021 г.
После доработки 03.08.2021 г.
Принята к публикации 04.08.2021 г.

Согласно молекулярно-генетическим данным, пустынная славка занимает обособленное положение в роде славок *Sylvia*. Чтобы подтвердить или не подтвердить это, мы описали вокализацию и некоторые особенности поведения пустынной славки, а затем сопоставили эти данные с материалами по славкам-завирушкам и серой славке. Оказалось, что пение пустынной славки своеобразно. У этого вида (1) маленький репертуар (1 тип песни на всех изученных фонограммах), (2) песни занимают узкий частотный диапазон, т.к. состоят из удлиненных тоновых звуков со слабовыраженной частотной модуляцией, (3) многие песни предваряет позывка. Все эти особенности отличают данный вид от других славок и подтверждают его обособленное положение в роде *Sylvia*. Некоторым своеобразием, возможно, характеризуется также территориальное поведение. А вот брачное поведение очень похоже на таковое у других славок.

Ключевые слова: пустынная славка, *Sylvia nana*, песня птиц, систематика птиц

DOI: 10.31857/S0044513422040092

Пустынная славка (*Sylvia nana* (Hemprich et Ehrenberg 1833)) распространена преимущественно в Средней и Центральной Азии, от Каспийского моря (включая дельту Волги и северо-восточный Иран) до центральной Монголии и северо-восточного Китая (Волчанецкий, 1954; Козлова, 1975; Cramp, 1992; Ковшарь, 2012; del Hoyo, Collar, 2016). Ранее в состав этого вида включали сахарскую славку (*Sylvia deserti*), оседло живущую на северо-западе Сахары. Сейчас эти два аллопатричных вида обычно считают отдельными, хотя и очень близкими (del Hoyo, Collar, 2016; Schweizer, 2020).

Положение пустынной славки в роде *Sylvia* понятно не до конца. В роде выделяют две группы видов (Blondel et al., 1996; Böhning-Gaese et al., 2003; Voelker, Light, 2011; Abdilzadeh et al., 2019). К первой относятся славка-черноголовка (*S. atricapilla*), садовая славка (*S. borin*) и несколько близких к ним африканских видов. Ко второй – все прочие славки, включая пустынную. Козлова (1975) сближала интересующий нас вид со славкой-завирушкой (*S. curruca* sensu lato). Данные по ДНК-ДНК гибридизации (Blondel et al., 1996) также говорят о некотором (но не очень близком) родстве со славкой-завирушкой, а также с певчей славкой (*S. hortensis*) и родственными им видам. По результатам секвенирования ряда генов, как митохондриальной, так и ядерной ДНК, пустынная славка не имеет близких родственников (за исключением сахарской славки) и занимает базальное положение во второй группе видов рода *Sylvia* (Böhning-Gaese et al., 2003; Voelker, Light, 2011; Abdilzadeh et al., 2019). Однако в одной работе анализ последовательности гена цитохрома *b* также сблизил пустынную славку со славкой-завирушкой (Abdilzadeh et al., 2019).

Таким образом, пустынная славка, вероятнее всего, обособленна относительно других славок. А значит она должна обладать теми или иными уникальными, отличными от других *Sylvia* особенностями. В этой связи полезно обратить внимание на вокализацию и поведение – ведь это группы признаков, которые у птиц эволюционируют быстрее других, т.е. по этим группам признаков родственные виды потенциально различаются в наибольшей степени (Панов, 1978). Наличие таких особенностей подтвердит обособленность пустынной славки, выявленную молекулярно-генетическими методами.

Обзор основных особенностей биологии пустынной славки сделал Ковшарь (2012). Однако

ее поведение изучено недостаточно полно (Cramp, 1992; Ковшарь, 2012), а вокализация описана лишь в самых общих чертах (Козлова, 1975; Cramp, 1992; Wallschläger, 1994; Ковшарь, 2012; Boesman, 2016).

В данном сообщении мы приводим сведения по вокализации и поведению пустынной славки. Наша задача состояла в том, чтобы выявить и подчеркнуть уникальные особенности этого вида, подтверждающие ее обособленное положение в роде *Sylvia*. Для этого мы провели пилотное сопоставление некоторых из представленных данных с аналогичными материалами по славкам-завирушкам (как, предположительно, относительно близким к интересующему нас виду), а также по серой славке (*S. communis*). Славок-завирушек мы при этом понимали как комплекс видов, включающий собственно славку-завирушку, или славку-мельничка (*S. curruca* sensu stricto), горную славку (*S. althaea*) и кашгарскую славку (*S. minula*) (Olsson et al., 2013; Votier et al., 2016).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены записи разных вокализаций пустынной славки с сайта xeno-canto.org. Всего проанализировано 11 фонограмм (от девяти разных птиц) общей длительностью около 8 мин. Эти записи содержат 41 песню (собственно песню и песню-“колокольчик”: см. ниже) и 36 позывок-трелей (см. ниже) (табл. 1). Для сравнения мы использовали записи пения трех видов славок: серой, горной и славки-мельничка (2 подвида с заметно различным пением). Эти записи сделаны Опаевым в Ростовской обл. (село Кагальник, 8–10 июня 2008 г.: 3 самца серой славки), Таджикистане (ущелье Кондара, 3–20 июня 2010 г.: 4 самца горной славки) и Казахстане (Алматинская обл., 1–4 мая 2015 г.: 4 самца туркестанской славки-мельничка *Sylvia curruca halimodendri*). Записи пения трех самцов европейского подвида славки-мельничка (*S. c. curruca*) загружены с сайта xeno-canto.org. Эти фонограммы получены в Нидерландах (запись XC140038) и Польше (записи XC236803 и XC562898).

Для визуализации и измерения песен и звуков использовали программу Syrinx PC version 2.6. При построении спектрограмм использовали окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье, равную 256 точкам. Для каждой песни и позывки пустынной славки измеряли длительность (с точностью до 0.01 с), нижнюю и верхнюю границы частотного диапазона (с точностью до 0.01 кГц) (разница последних двух параметров – это частотный диапазон песни). Названные частотные параметры являются не очень хорошими в том смысле, что в значительной степени зависят от качества записи и громкости сигнала (Zollinger et al., 2012) – т.е. погрешность измерения может быть довольно высока. Тем не менее в описательных целях они, несмотря на погрешность, по-нашему мнению подходят даже лучше других, т.к. позволяют получить общее представление о частотных параметрах песни того или иного вида.

У песен трех других видов славок измеряли только частотный диапазон. Для каждого самца измерено по 5 песен, а затем рассчитана медиана. Всего измерены частотные диапазоны 70 песен – серой славки, горной славки и двух подвидов славки-мельничка (суммарно – 14 самцов всех видов).

Полевые наблюдения за пустынной славкой проведены в Волго-Уральских песках, а именно – в северо-западном Казахстане (Уральская обл., Джангалинский р-н – ныне Жангалинский р-н Западно-Казахстанской обл.) в марте–мае 1977 г. в урочище Айбас и в мае 1984 г. в окрестностях стационара Кзыл-Капкан. Здесь пустынная славка занимает закрепленные пески, заросшие разреженной кустарниковой растительностью, в основном тамариском *Tamarix* sp. и джузгуном *Calligonum* sp. В понижениях местами растет пустынное высокотравье, где славки любят устраивать гнезда. Мы находили гнезда этого вида в зарослях песчаного овса, или волосенца кистистого (*Leymus racemosus*), а Гаврилов с соавторами (1968) указывают на песчаную полынь (*Artemisia arenaria*) как наиболее частое место гнездования в районе исследования.

Биология и фенология гнездования пустынной славки в Волго-Уральских песках неплохо изучены (Гаврилов и др., 1968; Матюхин и др., 2000; Матюхин, Пыхов, 2005). В 1960–1980 гг. она являлась здесь обычной птицей (Гаврилов и др., 1968; Матюхин, Пыхов, 2005). Впоследствии численность, судя по всему, сократилась. В 2007 г. Матюхин с коллегами проводил учеты птиц в песках Жангалинского р-на, в том числе с автомобиля. Пустынная славка была встречена лишь однажды: 12 июня 2007 г. в урочище Коктау (Матюхин и др., 2010). А наблюдая за птицами в том же урочище 9–13 мая 2010 г., Опаев (неопубл. данные) не отметил эту птицу вовсе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вокализация

В ходе наших наблюдений мы отметили у пустынной славки 4 основные вокализации: (1) позывка-трель, (2) песня, (3) песня-“колокольчик” и (4) песня во время токового полета. Три из них (кроме пения во время токового полета) имеются в интернет-коллекции сайта xeno-canto.org (рис. 1). Каждая из этих трех вокализаций была записана как на зимовках, так и на местах гнездования.

Позывка-трель – плотная секвенция коротких (около 20–30 мс) широкополосных звуков с гар-

Таблица 1. Каталог записей пустынной славки с сайта xeno-canto.org, использованных в работе

Дата, место	Номер	Колич. песен	Колич. позывок	Длительность, с	Автор
Oman, Muntasar oasis, 29.01.2010	XC44450	0	3	9	Herman van Oosten
Kazakhstan, Uygur Distict, Almaty Province, 15.05.2002*	XC49767	6	0	40	D. Farrow
Oman, Barr al Hikman, 17.11.2012	XC118140	1	27	68	Thijs Fijen
Kazakhstan, Shygan, 29.05.2011*	XC120526	6	0	71	Patrick Franke
Iran, Golestan, 01.03.2001	XC329367	3	5	84	Manuel Schweizer
Iran, Khar Turan National Park, Shahrud, Semnan, 18.04.2017	XC405207	5	0	28	Patrick Aberg
Iran, Khar Turan National Park, Shahrud, Semnan, 18.04.2017	XC405208	3	0	24	Patrick Aberg
Saudi Arabia, Al Madinah Province, 12.11.2018	XC446982	1	1	13	David Darrell-Lambert
Mongolia, Sevrei, Umnugovi, 28.05.2019*	XC481529	5	0	37	Frank Lambert
Mongolia, Sevrei, Umnugovi, 28.05.2019*	XC481530	9	0	76	Frank Lambert
Saudi Arabia, Judah, Al Ahsa, Eastern Province, 04.12.2020	XC607066	2	0	12	Gregory Askew

Примечания. Приведено общее количество позывок и песен (суммарно собственно песен и песен-“колокольчиков”) в каждой записи. Название локаций и автор записи указаны в том виде, в каком они представлены на сайте xeno-canto.org.
* – записи получены на местах гнездования.

моническим спектром заполнения. Медианная длительность у разных самцов (n = 4) нашей выборки 0.3–0.7 с, медианная нижняя граница частотного диапазона 1.4–1.7 кГц, а верхняя 6.9–7.9 кГц (всего измерено 36 позывок у четырех птиц). Во многих, но не во всех случаях первый звук трели удлинен (до 150 мс) и отличается по структуре от последующих (рис. 1, *б2*, *в1*).

Аналогичные позывки имеются в репертуарах других палеарктических славок (в т.ч. из группы славок-завирушек: наши наблюдения). Но обычно в них отсутствует удлиненный вступительный звук. Ситуации, в которых славки, в том числе пустынные, издают этот звук, многообразны. У пустынных славок позывку-трель чаще можно услышать при тревоге, а в некоторых случаях – также при взаимодействии самца и самки. Вероятно, это сигнал, указывающий на общий подъем “возбуждения” самца. Самки также издают позывку-трель, но значительно реже. Похожим образом используют позывку-трель и другие палеарктические *Sylvia*.

Особенность же пустынной славки в том, что у этого вида позывкой-трелью часто начинается песня, в том числе – песня-“колокольчик” (см. ниже). Для других славок (например, серой, славки-мельничка и горной) это не характерно.

Песня пустынной славки (рис. 1, *а1*, *а2*, *б1*) часто состоит из двух частей: позывки-трели (почти всегда – с удлиненным первым звуком) и основной части, представляющей собой секвенцию тоновых звуков (рис. 1, *а1*, *б1*). Нередки песни, состоящие только из основной части (рис. 1, *а2*). В нашей выборке с сайта xeno-canto.org они составили 59% (n = 17) и наблюдались у двух самцов из четырех (песни с позывкой-трелью зафиксированы у трех птиц). Медианная длительность песен с позывкой-трелью у разных самцов 1.1–1.6 с (n = 3), а без нее – 1.1–1.3 с (n = 2). Таким образом, пустынная славка может исполнять позывку-трель и основную часть песни порознь, а может объединять их в одну конструкцию. Данная особенность отличает этот вид от других славок.

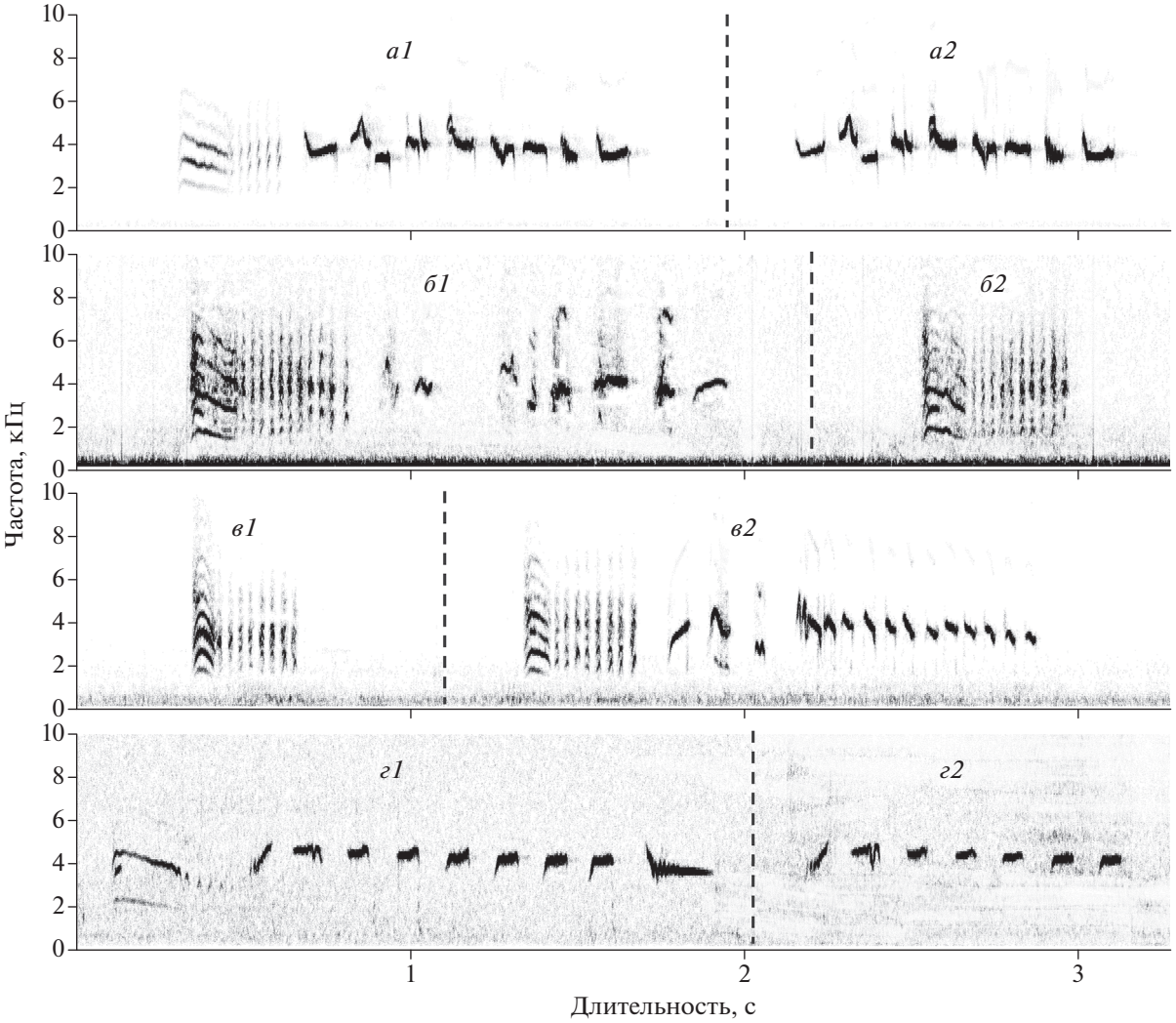


Рис. 1. Вокализация пустынной славки: песня со вступительной позывкой (*а1* и *б1*) и без нее (*а2*); песня-“колокольчик” со вступительной позывкой (*в2* и *г1*) и без нее (*г2*); позывки (*б2* и *в1*). Вокализации каждой строки, разделенные пунктирной линией, взяты из непрерывных фонограмм (с сайта xeno-canto.org) из: *а* – Казахстана (XC120526, 29.05.2011), *б* – Ирана (XC329367, 1.03.2001), *в* – Саудовской Аравии (XC446982, 12.11.2018), *г* – Монголии (XC481529, 28.05.2019). Фонограммы *б* и *в* получены на зимовке, *а* и *г* – на местах гнездования.

Еще одна особенность рассматриваемого вида кроется в структуре основной части песни. Она состоит обычно из 10–15 тоновых узкополосных звуков, большинство из которых незначительно модулированы по частоте. За счет такой структуры вся песня в целом занимает относительно узкий частотный диапазон. У четырех самцов медианная нижняя граница диапазона варьировала в пределах 2.2–3.1, а верхняя 4.3–5.5 кГц. По-иному устроена песня у других видов. В пении многих из них заметную долю составляют глубоко-модулированные по частоте тоновые звуки, а также широкополосные посылки с шумовым либо гармоническим спектром заполнения (рис. 2). Поэтому частотный диапазон их песен существенно шире (рис. 3). Судя по спектрограммам, приведенным в сводке Крэмпа (Cramp, 1992), сказанное справедливо и для других европейским *Sylvia*, а не только для славок-завирушек и серой славки.

Наконец, третьей особенностью пения пустынной славки является его структурная простота. Мы имеем в виду, что на всех изученных фонограммах выявлен только один стереотипный тип песни (хотя могут быть варианты: например, с позывкой-трелью и без нее). Конечно, данных недостаточно: самая длинная из изученных фонограмм содержала всего 14 песен. Однако такую простоту отмечают и другие авторы (Ковшарь, 2012). Что же касается других славок, то их репертуары обширнее, и на фонограммах это сразу заметно. Дело в том, что самцы серой славки, славки-мельничка и горной славки если и повторяют

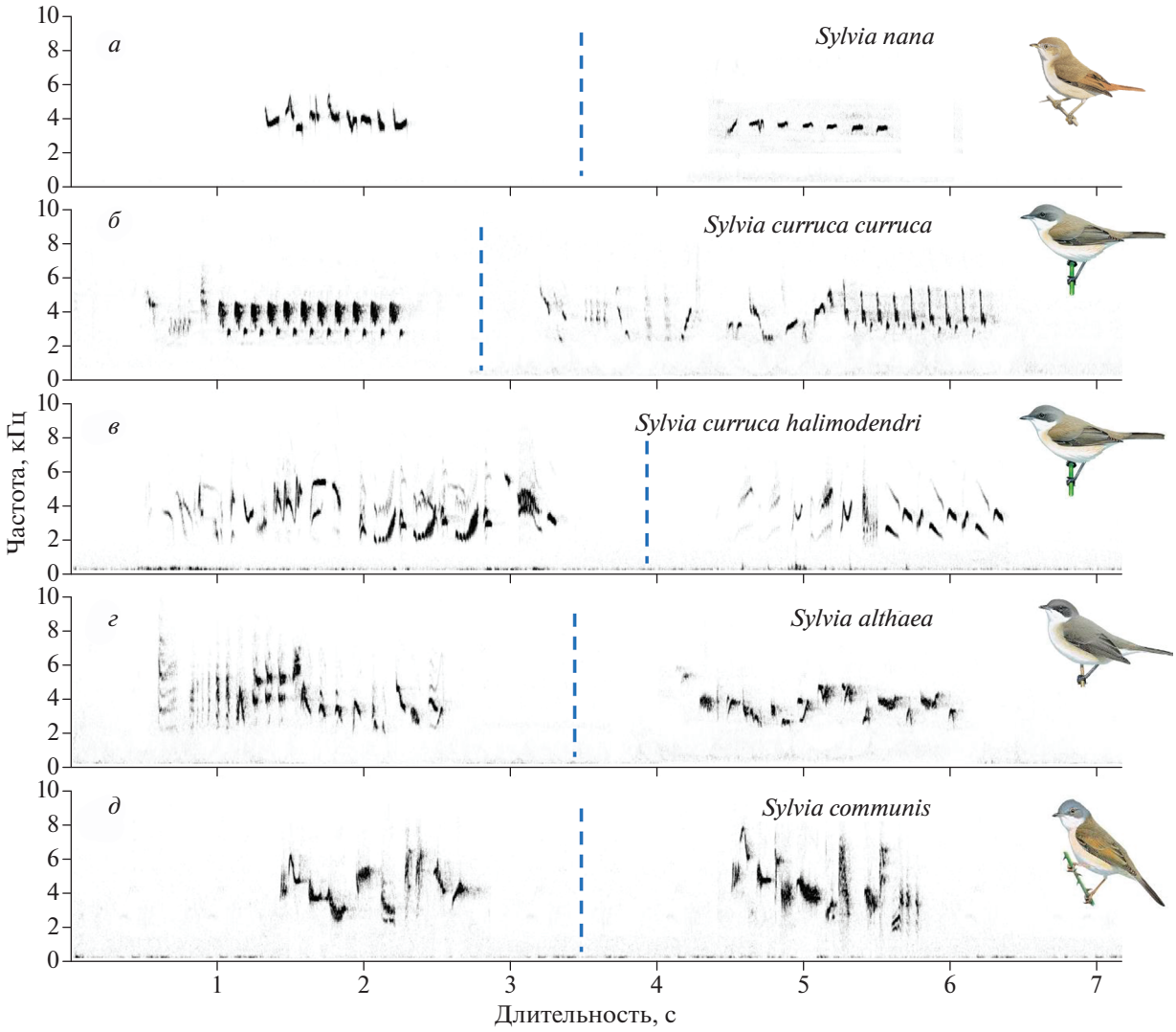


Рис. 2. Песни разных видов славок – для каждого вида представлено по две песни разных самцов: *а* – пустынная славка (приведены для примера две песни, представленные также на рис. 1, *а2* и *г2*); *б* – славка-мельничек (по фонограммам из Нидерландов и Польши с сайта xeno-canto.org); *в* – туркестанская славка-мельничек (по фонограммам Опаева из южного Казахстана); *г* – горная славка (по фонограммам Опаева с Памиро-Алая, Таджикистан); *д* – серая славка (по фонограммам Опаева из Ростовской обл.).

одну и ту же песню, то обычно не более 2–5 раз (наши наблюдения). Поэтому ни одна из просмотренных фонограмм этих видов не содержала песни только одного типа, как это было отмечено на всех записях пустынной славки. В литературе имеются довольно подробные сведения о пении серой славки и славки-мельничка (Balsby, 2000; Klit, 1999), а также очковой славки (*Sylvia conspicillata*) (Palmero et al., 2014). Манера пения этих видов дискретная, но стереотипные типы песен выделить не удается: в песне имеется вариабельная и более консервативная часть. Каждый самец имеет репертуар из многих типов звуков, которые он комбинирует в отдельные песни в соответствии с определенными правилами и собственными предпочтениями. Тем не менее изменчивость песен одной птицы может быть довольно высока. Конкретные размеры репертуаров звуков составляют: 33–111 типов у славки-мельничка (в среднем 66 типов: речь идет о “щебечущей” части песни; помимо нее имеется однообразный заключительный “стукоток”) (Klit, 1999), 33–67 типов у очковой славки (Palmero et al., 2014) и несколько сотен типов у серой славки (Balsby, 2000).

Песня-“колокольчик” напоминает звон маленького колокольчика (Волчанецкий, 1954). Этот звук очень характерен для пустынной славки, и его отмечают многие орнитологи (Ковшарь, 2012). Эта песня также может исполняться с позывкой-трелью (рис. 1, *в2*, *г1*) и без нее (рис. 1,

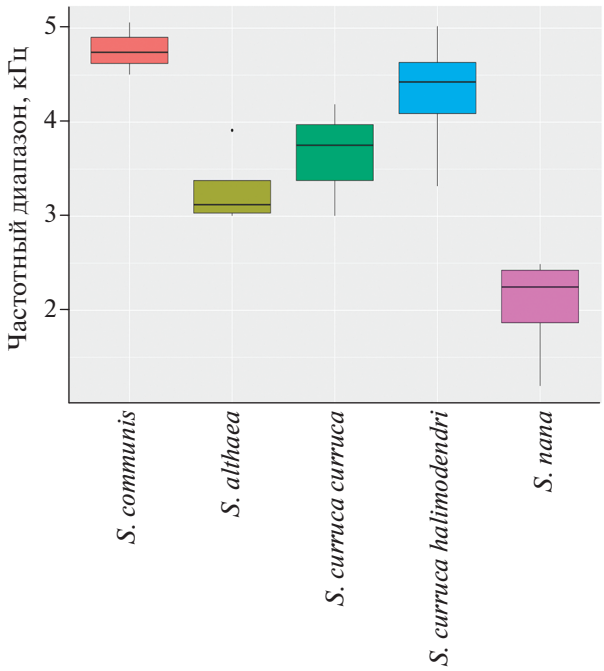


Рис. 3. Частотный диапазон песен четырех видов славок. Показаны медианы, квартили (цветные четырёхугольники) и разброс значений. График построен по медианным значениям для каждого индивидуума: всего 3–4 самца для каждого вида/подвида.

г2). У трех самцов (из четырех) все песни-“колокольчики” начинались позывкой-трелью, а у одного были песни как с этой позывкой, так и без. Основная часть песни-“колокольчика” (т.е. песня без позывки-трели) – это секвенция сходных по структуре тоновых звуков. Секвенция нисходящая: каждый последующий звук обычно ниже по частоте, чем предыдущий. В ряде случае основная часть песни-“колокольчика” может начинаться или заканчиваться звуками иной структуры (например: рис. 1, *в2*). Медианная длительность основной части песни-“колокольчика” у разных самцов (n = 4) нашей выборки 1.3–1.7 с, медианная нижняя граница частотного диапазона 2.4–3.3, а верхняя 5.1–5.3 кГц (всего измерено 24 песни четырех птиц). Таким образом, по сравнению с собственно песней, частотный диапазон песни-“колокольчика” у́же, кроме того, она смещена в более высокочастотную область. Явных аналогов песни-“колокольчика” у других славок мы не отметили.

Песню-“колокольчик” мы зафиксировали на четырех фонограммах. При этом на одной фонограмме ни разу не были отмечены одновременно и собственно песня и песня-“колокольчик”. Судя по нашим наблюдениям в природе, в репертуаре каждого самца пустынной славки имеется по меньшей мере один тип песни и один тип песни-“колокольчика”. Эти вокализации могут чередоваться в составе одной последовательности, но некоторые ситуативные различия между ними, вероятно, есть (поэтому в нашей выборке фонограмм они не встречены вместе в одной записи). Так, по нашим наблюдениям, песня-“колокольчик” чаще используется самцами при патрулировании границ.

По нашим наблюдениям, для пустынной славки характерны токовые полеты [по данным Ковшаря (2012), они отмечаются редко]. Представление о частоте токовых полетов дают следующие данные. 10–13 мая 1984 г. мы проводили наблюдения за гнездом пустынной славки, у которого держались самец и самка. Откладка яиц, судя по всему, была начата 14 мая: 15 мая в гнезде было 2 яйца. Наблюдения вели из скрадка в течение всего дня, подсчитывая песни, спетые самцом неподалеку от гнезда. Всего зафиксировано 597 песен, из них 11 (1.8%) были исполнены во время токового полета.

Токовой полет пустынной славки происходит так. Самец плавно набирает высоту, а затем с пением снижается. Траектория полетов изменчива: высота колеблется от 5–6 до 20 м (чаще – около 10 м), а длина полета (точнее – ее проекция на землю) – от 3 до 40 м. Самец начинает петь перед самой верхней точкой траектории и продолжает вокализировать при снижении. Записями пения при токовом полете мы не располагаем. По данным визуальных наблюдений, основу составляет удлиненный вариант обычной песни. Но часто, особенно в конце, можно услышать песню-“колокольчик”. Подобные токовые полеты известны и у ряда других палеарктических славок (Cramp, 1992). Так, они очень характерны для серой славки (Cramp, 1992; наши наблюдения), отмечены у туркестанской славки-мельничка (наши наблюдения в Алматинской обл. Казахстана в мае 2015 г.), но при этом крайне редки у европейской славки-мельничка (Cramp, 1992).

Особенности территориального и брачного поведения

Пустынная славка – территориальный моногамный вид (Ковшарь, 2012). В начале периода гнездования нами отмечено поведение, напоминающее патрулирование границ: самец перемещался по территории по одному и тому же маршруту. Конфронтации соседних самцов близ границ их участков мы наблюдали в мае 1984 г. Такие конфронтации могут происходить в виде драк (наблюдали 4 мая (дважды), 5 и 8 мая) либо ритуализованных конфликтов (отмечали 5 и 8 мая). В последнем случае при встрече двух самцов на границе они перемещались один возле другого по песку в течение 5–7 мин в одинаковых позах. Поза это своеобразна: хвост, перпендикулярный поверхности земли, периодически опускается вниз

и затем снова забрасывается вверх; голова и шея вытянуты вверх параллельно хвосту, отмечаются постоянные поклоны; крылья слегка приспущены и периодически вздрагивают. Интересно, что подобная поза однажды отмечена у славки-мельничка – при этом в целом поза не характерна для этого хорошо изученного вида (Cramp, 1992). У других славок указаний на такую мы не нашли, не наблюдали ее и мы сами. Отметим, что столь выразительные позы вообще редки у славок, моторика сигнального поведения которых выглядит довольно бедной. Таким образом, территориальное поведение пустынной славки возможно характеризуется некоторым своеобразием, но данных недостаточно.

В то же время некоторые черты брачного поведения пустынной славки очень похожи на таковые у других *Sylvia*. Как и у многих других видов, первыми прилетают самцы. Прежде чем пытаться привлечь самку, самец выстраивает на своем участке так называемое сигнальное гнездо. Сигнальное гнездо (обычно только одно) строят холостые самцы и серой славки и славки-мельничка. У всех этих трех видов такое гнездо отличается от готового гнезда только отсутствием выстилки лотка, которой занимается уже самка (Музаев, 1980, 1980а; Ковшарь, 2012). Во время строительства сигнального гнезда самец пустынной славки поет, часто довольно активно – как сразу же после укладки в гнездо очередной порции материала, так и в перерывах между строительством (Волчанецкий, 1954; Ковшарь, 2012). В целом аналогично ведут себя в такой ситуации и самцы серой славки. Любопытно, что, по нашим наблюдениям, они могут иногда петь даже с гнездовым материалом в клюве. У этого вида строительство сигнального гнезда тесно переплетено с демонстративным поведением, а при появлении самки такое строительство становится важным компонентом ухаживания (неопубл. наблюдения Опаева в Ростовской обл. в мае 2001–2002 гг.). Судя по всему, у пустынной славки в общих чертах все происходит таким же образом (Ковшарь, 2012).

Насиживают у пустынной славки оба партнера, причем у самца (как и у самки) образуется наседное пятно (Рустамов, 1954; Волчанецкий, 1954; Елисеев, 2003; Ковшарь, 2012). Явное наседное пятно образуется также у самцов славки-мельничка (и некоторых других видов), но не у самцов серой славки, которые также принимают участие в насиживании (Ефремов, Паевский, 1973).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном сообщении мы провели пилотное сопоставление вокализации и поведения пустынной славки с аналогичными признаками нескольких родственных видов. Оказалось, что заметным своеобразием отличается структура пения этого вида. Уникальные черты свойственны, возможно, также территориальному поведению.

В систематике воробьиных птиц, наряду с морфологией, широко используется анализ ДНК и вокализации – главным образом, пения (Martens et al., 2011; del Hoyo, Collar, 2016). Согласно современным представлениям в русле “интегральной таксономии” (“integrative taxonomy”: Sangster, 2018), систематическое положение таксона определено более четко тогда, когда разные группы признаков (например, молекулярно-генетические и акустические) соответствуют друг другу. А использование только одной группы признаков повышает вероятность ошибки. Мы проверили, подтверждают ли акустические и этологические данные обособленное положение пустынной славки в роде *Sylvia*, выявленное при анализе ДНК. По нашему мнению – подтверждают (главным образом, речь идет о структуре пения). Таким образом, пустынная славка, вероятно, действительно обособлена относительно других славок.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в организации и проведении полевых исследований мы благодарны Ф.Г. Бидашко и А.В. Парфенову, а также всему коллективу Уральской противочумной станции (г. Уральск, Казахстан).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волчанецкий И.Б., 1954. Род Славка // Птицы Советского Союза. Т. VI. М.: Советская наука. С. 330–387.

Гаврилов Э.И., Наглов В.А., Федосенко А.К., Шевченко В.Л., Татаринова О.М., 1968. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья (воробьиные) // Новости орнитологии Казахстана. Труды Института зоологии. Т. 29. Алма-Ата. С. 153–207.

Елисеев Д.О., 2003. К биологии пустынной славки (*Sylvia nana*) в северном Приаралье // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Санкт-Петербург. Вып. 3. С. 116–123.

Ефремов В.Д., Паевский В.А., 1973. Поведение насиживания и наседные пятна самцов у пяти видов птиц рода *Sylvia* // Зоологический журнал. Т. 52. Вып. 5. С. 721–728.

Козлова Е.В., 1975. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. Л.: Наука. 250 с.

Ковшарь А.Ф., 2012. Пустынная славка [*Sylvia nana* (Hemprich et Ehrenberg, 1833)] в Казахстане и Средней Азии: распространение, численность, биология // Орнитологический выпуск Казахстана и Средней Азии. Вып. 1. С. 139–164.

Матюхин А.В., Танитовский В.А., Шевченко В.Л., 2000. К биологии бормотушки (*Hippolais caligata*) и пустынной славки (*Sylvia nana*) в степях Западного Казахстана // Материалы междунар. симпозиума “Степи Северной Азии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке”. Оренбург. С. 253.

Матюхин А.В., Пыхов С.Г., 2005. О возможных последствиях влияния газодобывающей промышленности на фауну региона (на примере орнитофауны Астраханской области) // Экологические проблемы Полесья и сопредельных территорий. Материалы VII Междунар. науч.-практ. конф. Гомель. С. 120–125.

Матюхин А.В., Бидашко Ф.Г., Парфенов А.В., Верейкин В.И., 2010. К орнитофауне Волго-Уральского междуречья // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Междунар. орнитологической конф. Северной Евразии. Оренбург. С. 213–214.

Музаев В.М., 1980. Сравнительная экология, территориальное поведение и годовые циклы некоторых представителей рода *Sylvia* (Aves). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 21 с.

Музаев В.М., 1980а. Явление бигамии у серой славки // Доклады Высшей школы. Биологические науки. № 12. С. 38–42.

Панов Е.Н., 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.

Рустамов А.К., 1954. Птицы пустыни Кара-Кум // Ученые записки Туркменского университета. Вып. 2. С. 7–344.

Abdilzadeh R., Aliabadian M., Olsson U., 2019. A molecular assessment of the taxonomy of Iranian *Sylvia* warblers (Aves; Sylviidae) // Journal of Genetic Resources. V. 5. P. 149–162.

Balsby T.J.S., 2000. Song activity and variability in relation to male quality and female choice in whitethroats *Sylvia communis* // Journal of Avian Biology. V. 31. P. 56–62.

Blondel J., Catzeflis F., Perret P., 1996. Molecular phylogeny and the historical biogeography of the warblers of the genus *Sylvia* (Aves) // Journal of Evolutionary Biology. V. 9. P. 871–891.

Boesman P., 2016. Notes on the vocalizations of Desert Warbler (*Sylvia nana*) // HBW Alive Ornithological Note 260. In: Handbook of the Birds of the World Alive. Barcelona. http://www.hbw.com/node/1251590

Böhning-Gaese K., Schuda M.D., Helbig A.J., 2003. Weak phylogenetic effects on ecological niches of *Sylvia* warblers // Journal of Evolutionary Biology. V. 16. P. 956–965.

Cramp S. (ed.), 1992. The birds of the Western Palearctic. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. V. VI. Warblers. Oxford. 728 p.

del Hoyo J., Collar N.J., 2016. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. V. II. Passerines. Barcelona. 743 p.

Klit I., 1999. The function of song forms in the Lesser Whitethroat *Sylvia curruca* // Bioacoustics. V. 10. P. 31–45.

Martens J., Tietze D.T., Päckert M., 2011. Phylogeny, biodiversity, and species limits of passerine birds in the Sino-Himalayan region – a critical review // Ornithological Monographs. V. 70. P. 64–94.

Olsson U., Leader P.J., Carey G.J., Khan A.A., Svensson L., Alström P., 2013. New insights into the intricate taxonomy and phylogeny of the *Sylvia curruca* complex // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 67. P. 72–85.

Palmero A.M., Espelosín J., Laiolo P., Illera J.C., 2014. Information theory reveals that individual birds do not alter song complexity when varying song length // Animal Behaviour. V. 87. P. 153–163.

Sangster G., 2018. Integrative taxonomy of birds: the nature and delimitation of species // Tietze D.T. (ed.). Bird species. How they arise, modify and vanish. Basel. P. 9–38.

Schweizer M., 2020. Diversification and taxonomy of birds characteristic of the Palearctic desert belt // Dutch Birding. V. 42. P. 191–202.

Voelker G., Light J.E., 2011. Palaeoclimatic events, dispersal and migratory losses along the Afro-European axis as drivers of biogeographic distribution in *Sylvia* warblers // BMC Evolutionary Biology. V. 11 (163). P. 1–13.

Votier S.C., Aspinall S., Bearhop S., Bilton D., Newton J., Alström P., Olsson U., 2016. Stable isotopes and mtDNA reveal niche segregation but no evidence of intergradation along a habitat gradient in the Lesser Whitethroat complex (*Sylvia curruca*; Passeriformes; Aves) // Journal of Ornithology. V. 157. P. 1017–1027.

Wallschläger D., 1994. On the song of *Sylvia curruca, Sylvia nana* and *Sylvia communis* in Mongolia // Bioacoustics. V. 6. P. 80.

Zollinger S.A., Podos J., Nemeth E., Goller F., Brumm H., 2012. On the relationships between, and measurement of, amplitude and frequency in birdsong // Animal Behaviour. V. 84. P. e1–e9.

TAXONOMIC POSITION OF THE ASIAN DESERT WARBLER (*SYLVIA NANA*, SYLVIIDAE, AVES) BASED ON ITS VOCALIZATIONS AND SOCIAL BEHAVIOR

A. S. Opaev[1, *], A. S. Matyukhin[1]

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

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

Molecular evidence suggests that the Asian Desert Warbler (*Sylvia nana*) has no close extant relatives, except for *S. deserti*, the sister species to *S. nana*. In order to confirm this, we analyzed the vocalizations and social behavior of *S. nana*, also comparing them with those of the Lesser Whitethroat (*S. curruca*), Hume's Whitethroat (*S. althaea*), and the Common Whitethroat (*S. communis*). The song of the Asian Desert Warbler shows several peculiarities, including (1) a small repertoire size (only one song type in each recording), (2) a narrow song bandwidth, and (3) the presence of a trilled call immediately before the twitter part of the song. These song features make *S. nana* distinguished from other *Sylvia*, also confirming the absence of close relatives of this species. The territorial behavior of the Asian Desert Warbler seems to be peculiar as well, but no exact information is presently available. In contrast, both social and breeding behaviors are very similar to those of other *Sylvia*.

Keywords: Asian Desert Warbler, *Sylvia nana*, birdsong, bird's systematics

EDN: GVHTYN
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 687–692

УДК 569.73:591.522

НАХОДКА ТУРА (*BOS PRIMIGENIUS* BOJANUS 1825) В ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ АЗИИ

© 2022 г. П. А. Косинцев[a], *, А. З. Бейсенов[b], **, Д. О. Гимранов[a], ***

[a] *Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620008 Россия*

[b] *Научно-исследовательский центр истории и археологии Бегазы-Тасмола, Алматы, 050008 Казахстан*

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

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

****e-mail: djulfa250@rambler.ru*

Поступила в редакцию 23.04.2020 г.
После доработки 19.09.2021 г.
Принята к публикации 18.12.2021 г.

На археологическом памятнике Абылай (Казахский мелкосопочник, 49.15° с.ш., 75.07° в.д.) позднего голоцена (субатлантический период 1) найден зуб m3 крупного быка (*Bos*). Длина зуба 47.3 мм. Проведено сравнение его размеров с размерами аналогичных зубов голоценового тура (*Bos primigenius*) Европы и крупного рогатого скота (*Bos taurus*) Восточной Европы и Западной Сибири середины среднего и позднего голоцена (суббореальный и субатлантический периоды, энеолит, бронзовый век, ранний железный век, средневековье). Установлено, что размеры зуба из Абылая заметно больше размеров зубов крупного рогатого скота и соответствуют размерам зубов тура. На основании этого сделан вывод о принадлежности зуба туру. В районе Казахского мелкосопочника тур обитал в позднем голоцене (SA1). Это последний район обитания тура в Азии.

Ключевые слова: Bos primigenius, тур, голоцен, Азия, ареал, вымирание, зубы

DOI: 10.31857/S0044513422060058

Тур (*Bos primigenius* Bojanus 1825), вероятно, первый вид, который вымер в результате деятельности человека и для которого точно известна дата гибели последней особи – 1627 год (Боголюбский, 1959). В голоцене (климато-стратиграфическое членение голоцена принято по схеме Блитта-Сернандера) он был широко распространен в Европе и в значительно меньшей степени в Азии (Vuure, 2005). Ареал тура в Северной Азии занимал территории современных степной и юга лесостепной зон и доходил до Байкала (Громова, 1931). В Китае голоценовые остатки тура не найдены (Vuure, 2005). В раннем (пребореальный и бореальный периоды) и среднем (атлантический и суббореальный периоды) голоцене он был относительно многочислен в Передней Азии и Закавказье (Vuure, 2005) и, возможно, сохранился еще в Средней Азии (Батиров, 1987; Батыров, 1995). В Европе тур дожил, как уже отмечалось, до 1627 г., т.е. до конца позднего голоцена (субатлантический период 3). В Северной Азии самые поздние остатки тура датируются серединой суббореального периода (SB 2) (Косинцев, Кисагулов, 2018; Пластеева и др., 2020), в Передней Азии тур, вероятно, дожил до конца суббореального периода (SB 3) (Vuure, 2005).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основной проблемой при диагностике остатков тура является их морфологическое сходство с остатками крупного рогатого скота, так как тур – исходная форма для последнего (Clutton-Brock, 1999; Edwards et al., 2007; Loftus et al., 1994). Единственным диагностичным признаком, помимо ДНК, являются размеры костей. Это основано на том, что после доместикации тура у домашнего крупного рогатого скота во времени происходило уменьшение размеров костей (Цалкин, 1970; Bökönyi, 1974). Предложенные методики различения тура и крупного рогатого скота в ископаемом состоянии основываются на размерах рогов, зубов и костей (Громова, 1931; Паавер, 1965; Цалкин, 1970; Bökönyi, 1974; Vörös, 1987; Kobryn, Lasota-Moskalewska, 1989; Lasota-Moskalewska, Kobryn, 1990; Koenigswald, Menger, 2002; Vuure, 2005; Lynch et al., 2008; Prummel, Niekus, 2011; Wright, Viner-Daniels, 2013; Косинцев, Кисагулов,

Рис. 1. Изображение m3 тура (*Bos primigenius*) из поселения Абылай. Жевательная поверхность (вверху) и буккальная сторона (внизу).

2018). Но различия в размерах не являются абсолютными, а в значительной мере трансгрессируют. В частности, размеры костей домашних быков в значительной мере перекрываются с размерами костей коров тура (Цалкин, 1970). Это явление затрудняет отнесение к дикой или домашней формам значительного количества остатков рода *Bos* из местонахождений, расположенных в пределах исторического ареала тура (Vuure, 2005). В этих случаях к туру относят остатки, размеры которых превышают размеры соответствующих остатков крупного рогатого скота.

При изучении костных остатков из поселения раннего железного века Абылай в Центральном Казахстане (49.15° с.ш., 75.07° в.д.), был найден зуб m3 (№ 2901/179, место хранения – музей Института экологии растений и животных УрО РАН) представителя рода *Bos* очень крупных размеров (рис. 1). Зуб найден в раскопе 2018 г., в квадрате Г/6, на глубине 10–40 см. Измерение проведено по стандартной методике (Driesch, 1976). Коронка зуба, мм: длина 47.3, ширина 17.1. Зуб целый, желтовато-серого цвета, слабо фоссилизованный, принадлежал взрослой, но не старой особи. По цвету и степени фоссилизации не отличается от остальных зубов крупного и мелкого рогатого скота, найденных на поселении. Из раскопок этого поселения получена представительная коллекция костных остатков, почти все из которых принадлежат домашним формам (табл. 1).

Поселение Абылай находится на территории Каркаралинского р-на Карагандинской обл. Республики Казахстан (49.15° с.ш., 75.07° в.д.). Памятник изучается под руководством А.З. Бейсенова с 2016 г. Поселение, расположенное на южном склоне возвышенности, имеет площадь более 2000 м^2. В ходе археологических раскопок изучены несколько небольших жилых построек и крупная хозяйственная постройка, от которых сохранились каменные основания. В культурном слое найдены многочисленные фрагменты керамики от плоскодонных сосудов ручной лепки, а также несколько сотен каменных орудий. Весь археологический материал относится к тасмолинской культуре раннего железного века (Бейсенов и др., 2018), которая на основании археологических материалов и серии калиброванных радиоуглеродных дат датируется VIII–V вв. до н. э. (Бейсенов, 2017; 2018). По кости из поселения Абылай получена радиоуглеродная AMS дата 2448 ± 33 (UBA-743) лет назад, что соответствует позднему голоцену (первый этап субатлантического периода, SA 1).

Для определения таксономической принадлежности этого зуба был проведен анализ изменений длины m3 у тура Западной (Паавер, 1965; Цалкин, 1970; Wright, 2013; Wright, Viner-Daniels, 2015) и Восточной (Громова, 1931; Паавер, 1965; Цалкин, 1970; Журавлев, 2001) Европы и у крупного рогатого скота из археологических местонахождений энеолита, эпохи бронзы, раннего железного века и средневековья Восточной Европы (Цалкин, 1970, 1972; Тимченко, 1972; Давид, Чемыртан, 1979; Петренко, 1984; Журавлев, 2001; Косинцев, 2003) и Западной Сибири (Ахинжанов и др., 1992 Косинцев, 2000; данные авторов) (табл. 2). В анализ включены выборки из местонахождений широкого хронологического диапазона – среднего (суббореальный период, эпохи энеолита и бронзы) и всего позднего голоцена (субатлантический период, ранний железный век, средневековье) и с очень большой территории. Все это позволяет учесть возможное влияние

Таблица 1. Видовой состав костных остатков из раскопок поселения Абылай

Таксоны	Количество остатков
Лисица (*Vulpes vulpes* L. 1758)	2
Тур (*Bos primigenius* Bojanus 1825)	1
Сайга (*Saiga tatarica* L. 1758)	2
Собака (*Canis familiaris* L. 1758)	9
Лошадь домашняя (*Equus caballus* L. 1758)	502
Верблюд бактриан (*Camelus bactrianus* L. 1758)	4
Крупный рогатый скот (*Bos taurus* L. 1758)	654
Овца (*Ovis aries* L. 1758)	184
Коза (*Capra hircus* L. 1758)	8
Мелкий рогатый скот (*Ovis aries* L. 1758 и *Capra hircus* L. 1758)	826
Млекопитающие, ближе не определенные	3306

Таблица 2. Длина m3 у тура (*Bos primigenius*), крупного рогатого скота *Bos taurus* и тура (*Bos primigenius*) из поселения Абылай, мм

Таксон	*n*	min	max
Тур (*Bos primigenius*)[1]	43	38.0	57.0
Крупный рогатый скот (*Bos taurus*)[2]	872	27.0	45.0
Тур (*Bos primigenius*) (Абылай)	1	47.3	

Примечания. [1] Громова, 1931; Журавлев, 2001; Паавер, 1965; Цалкин, 1970; Wright, 2013; Wright, Viner-Daniels, 2015; [2] Ахинжанов и др., 1992; Давид, Чемыртан, 1979; Журавлев, 2001; Косинцев, 2000, 2003; Петренко, 1984; Тимченко, 1972; Цалкин, 1970, 1972; данные авторов.

вековой и географической изменчивости на размеры зубов.

В статье используются не калиброванные радиоуглеродные даты и уточненная схема периодизации голоцена А. Блитта – Р. Сернандера (Хотинский и др., 1991). Согласно этой схеме граница между средней суббореальной фазой (SB 2) и поздней суббореальной фазой (SB 3) проходит в районе даты 3270 ± 60 (ИГАН-734), граница между суббореальным и субатлантическим периодами проходит между 2500–2700 радиоуглеродных лет назад, граница между ранней субатлантической (SA 1) и средней субатлантической (SA 2) фазами – в районе даты 1880 ± 40 (ИГАН-737) лет назад (Хотинский и др., 1991).

В работе использованы остеологические коллекции, хранящиеся в музее Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Длину изучаемого зуба из Абылая (№ 2901/179) сравнили с длиной зубов тура и крупного рогатого скота (табл. 2). Наибольшая длина зуба у крупного рогатого скота составляет 45.0 мм, у тура минимальная длина составляет 38.0 мм, а максимальная 57.0 мм (табл. 2). Длина зуба из Абылая превосходит наибольшие размеры зуба у крупного рогатого скота на 2 мм и соответствует размерам зуба у тура. Это позволяет отнести зуб из Абылая к туру.

На территории юга Западной Сибири и Казахстана изучены костные остатки из 79 поселений, которые датируются концом среднего голоцена (суббореальный период 2 и 3 (SB 2 и SB 3), поздний бронзовый век, 4200–2600 л. н.) и началом позднего голоцена (начало субатлантического периода (SA 1), ранний железный век, 2600–1800 лет назад) (Кривцова-Гракова, 1947; Ахинжанов и др., 1992; Косинцев, 2003а; Outram, Каспаров, 2007; Девяшин, Косинцев, 2013; Гайдученко, Ломан, 2015; Бейсенов и др., 2018). Ранее на ряде поселений поздней бронзы Центрального Казахстана были найдены кости очень крупных быков. На поселении Алексеевское найдены плечевая и таранная кости (Кривцова-Гракова, 1947), на поселении Кент – четыре пястные кости (Outram, Каспаров, 2007), на поселении Конезавод III найдена пястная кость и на поселении Чаглинка – нижняя челюсть (Акинжанов и др., 1992). Все эти находки авторы исследований отнесли к туру. В Южном Зауралье кости тура найдены в нескольких археологических памятниках, датируемых серединой суббореального периода

(SB2, начало поздней бронзы; 3900–3700 л. н.) (Косинцев, Кисагулов, 2018). Здесь найдено два зуба m3, которые имеют длину 44.0 и 44.9 мм. Эти значения находятся на границе размеров зубов тура и крупного рогатого скота, поэтому авторы предположительно отнесли их к туру, но часть костей из этих местонахождений несомненно принадлежат этому виду (Косинцев, Кисагулов, 2018).

Остатки тура голоценового возраста известны из нескольких регионов Северной Азии. Самая ранняя находка происходит с берега р. Чумыш на Алтае и датируется самым началом голоцена 10241 ± 404, NSKA-01090 л. н. (пребореальный период, PB) (Васильев и др., 2016). Моложе кость из Тувы, которая имеет радиоуглеродную дату 9860 ± 160, СОАН-6336 л. н. (Лавров, Забелин, 2007), и кость из Южного Зауралья, по которой получена дата 8040 ± 160, СОАН-5754 л. н. (Пластеева и др., 2020), что соответствует раннему голоцену (PB). Самая восточная находка в Прибайкалье датируется 4966 ± 30, OxA23949 и 4940 ± 30, OxA23948 л. н. (Лозей и др., 2014). В Северной Азии известен ряд голоценовых находок остатков тура, которые не имеют более точного определения возраста. Они найдены в слоях среднего голоцена (неолит–поздняя бронза) археологического памятника Усть-Нарым в Восточном Казахстане (Черников, 1960). Менее определенный возраст (голоцен) имеют находки из многочисленных местонахождений в Казахстане (Кожамкулова, 1969), из аллювиальных отложений р. Урал (Верещагин, Громов, 1952), из озерных отложений Кулундинской степи (Верещагин, 1956). Известны изображения тура на скалах, которые датируются средним голоценом (Мариковский, 1953; Кадырбаев, Марьяшев, 1977; Francfort et al., 1993).

Проведенный выше анализ находок остатков тура в голоцене Северной Азии показывает, что до настоящего времени самые поздние достоверные находки датировались концом среднего голоцена или концом суббореального периода (SB 3, концом поздней бронзы). Возможно, что в Передней Азии тур доживал до рубежа среднего и позднего голоцена (рубеж суббореального и субатлантического периодов, SB3–SA1) (Vuure, 2005). Находка из поселения Абылай датируется началом позднего голоцена или субатлантическим периодом 1 (SA 1). Это самая поздняя датированная находка остатков тура в Азии.

Есть мнение о возможном обитании тура в алтайских степях, около города Кузнецка в начале XVIII в. (Верещагин, 1956; Гептнер, Наумов, 1961). Это заключение было сделано на основании сведений, приведенных английским путешественником Дж. Беллом в описании своих путешествий (Белевы путешествия ..., 1776). Позднее эти данные были критически проанализированы В. Кавески (Kawecki, 1974). Он показал, что они ошибочны и эта ошибка связана с неточным переводом. Русский перевод был сделан не с оригинального английского издания, а с переведенного французского издания. В оригинальном тексте речь идет о быках яка. В результате двух переводов “быки” “превратились” в туров. Косвенно это подтверждают описания путешествий в XVIII в. по этому району других ученых. В дневниках таких скрупулезных исследователей как Мессершмидт (Messerschmidt, 1964), Гмелин (Gmelin, 1751, цит. по: Соколов, Парнес, 1993), Паллас (Паллас, 1786, 1788, 1788а), есть описание яка, но нет никаких упоминаний о туре.

Приведенные выше данные показывают, что в районе Казахского мелкосопочника тур обитал в позднем голоцене (субатлантический период, фаза 1 (SA1)). Это последний район обитания этого вида в Азии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим рецензента, чьи замечания и рекомендации позволили значительно улучшить текст статьи.

Статья подготовлена в рамках гранта МОН РК, проект AP08857177.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахинжанов С.М., Макарова Л.А., Нурумов Т.Н., 1992. К истории животноводства и охоты в Казахстане. Алма-Ата: Гылым. 218 с.

Батиров А.Р., 1987. История формирования териофауны Средней Азии в голоцене. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Институт зоологии имени И.И. Шмальгаузена НАН Украины. 24 с.

Батыров Б.Х., 1995. История формирования териофауны Средней Азии в антропогене. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент: Институт зоологии АНРУ. 51 с.

Бейсенов А.З., 2017. Тасмолинская культура Сарыарки // Казахстан в сакскую эпоху: коллективная монография. Отв. ред. Бейсенов А.З. Алматы: Институт археологии им. А.Х. Маргулана. С. 59–100.

Бейсенов А.З., 2018. Тасмолинская культура Центрального Казахстана в исследованиях начала XXI века // Археология и давняя история Украины. Вып. 2. № 27. С. 385–395.

Бейсенов А.З., Гимранов Д.О., Ахияров И.К., Дуйсенбай Д.Б., 2018. Поселение сакского времени Абылай в Центральном Казахстане // Теория и практика археологических исследований. № 2. С. 157–178.

Белевы путешествия через Россию в разные азиятские земли, а именно: в Испаган, в Пекин, в Дербент, в Константинополь, 1776. Перевел с французского М. Попов. СПб. Ч. I. 250 с.

Боголюбский С.Н., 1959. Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Советская наука. 594 с.

Васильев С.К., Середнев М.А., Милютин К.И., Панов В.С., 2016. Сборы остатков мегафауны на реках Чумыш (Алтайский край), Чик и Обь в районе поселка Бибиха (Новосибирская область) в 2016 году // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Т. 22. С. 23–28.

Верещагин Н.К., 1956. О прежнем распространении некоторых копытных в районе смыкания евразийско-казахстанских и центральноазиатских степей // Зоологический журнал. Т. 35. № 10. С. 1541–1553.

Верещагин Н.К., Громов И.М., 1952. К истории позвоночных района нижнего течения реки Урал // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 9. Вып. 4. С. 1226–1269.

Гайдученко Л.Л., Ломан В.Г., 2015. Фаунистический комплекс поселения Донгал в Центральном Казахстане // Археология Западной Сибири и Алтая: опыт междисциплинарных исследований. Отв. ред. Тишкин А.А. Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та. С. 200–204.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., 1961. Млекопитающие Советского Союза. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. 777 с.

Громова В.И., 1931. Первобытный бык или тур (*Bos primigenius* Boj.) в СССР // Ежегодник Зоологического музея АН СССР. Т. 32. С. 293–364.

Давид А.И., Чемыртан Г.Д., 1979. Крупный рогатый скот энеолитических поселений на территории Молдавии // Микро- и макрофауна позднего кайнозоя юго-запада СССР. Отв. ред. Ганя И.М. Кишинев: “Штиинца”. С. 57–82.

Девяшин М.М., Косинцев П.А., 2013. Копытные млекопитающие среднего и позднего голоцена юго-востока Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. В. 2. № 22. С. 127–140.

Журавлев О.П., 2001. Остеологические материалы из памятников эпохи бронзы лесостепной зоны Днепро-Донского междуречья. Киев: Институт археологии НАНУ. 200 с.

Кадырбаев М.К., Марьяшев А.Н., 1977. Наскальные изображения хребта Каратау. Алма-Ата: Гылым. 229 с.

Кожамкулова Б.С., 1969. Антропогеновая ископаемая териофауна Казахстана. Алма-Ата: Институт зоологии АН Казахской ССР. 149 с.

Косинцев П.А., 2000. Костные остатки животных из укрепленного поселения Аркаим // Археологический источник и моделирование древних технологий: труды музея-заповедника Аркаим. Отв. ред. Зданович С.Я. Челябинск: Ин-т истории и археологии УрО РАН. С. 17–44.

Косинцев П.А., 2003. Животноводство у населения Самарского Поволжья в эпоху поздней бронзы // Материальная культура населения бассейна реки Самары в бронзовом веке. Отв. ред. Колев Ю.И., Кузнецов П.Ф., Мочалов О.Д. Самара: СГПУ. С. 126–146.

Косинцев П.А., 2003а. Типология археозоологических комплексов и модели животноводства у древнего населения юга Западной Сибири // Новейшие археозоологические исследования в России. Отв. ред. Антипина Е.Е., Черных Е.Н. М.: Языки славянской культуры. С. 157–174.

Косинцев П.А., Кисагулов А.В., 2018. Костные остатки тура и крупного рогатого скота из голоценовых местонахождений Южного Зауралья // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. № 1. С. 44–55.

Кривцова-Гракова О.А., 1947. Алексеевское поселение и могильник // Труды Государственного исторического музея. Т. XVII. С. 56–169.

Лавров А.В., Забелин В.И., 2007. Первобытный тур (*Bos primigenius*, Bovidae) в раннем голоцене Республики Тыва // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы V Всерос. совещания по изучению четвертичного периода. М.: ГЕОС. С. 208–209.

Лозей Р.Дж., Номоконова Т.Ю., Савельев Н.А., 2014. Радиоуглеродное датирование и фауна многослойной стоянки Бугульдейка II на Байкале (по материалам раскопок 2006-2008 гг.) // Известия Иркутского государственного университета. Серия Геоархеология. Этнология. Антропология. Т. 7. С. 18–36.

Мариковский П.И., 1953. Способы и объекты охоты по мотивам наскальных рисунков Чулакских гор (Казахская ССР) // Зоологический журнал. Т. 32. № 6. С. 581–592.

Паавер К.Л., 1965. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: [б.и.]. 449 с.

Паллас П.С., 1786. Путешествие по разным местам Российского государства. Ч. II, кн. 2. СПб.: Императорская академия наук. 571 с.

Паллас П.С., 1788. Путешествие по разным провинциям Российского государства. Ч. III, кн. 1. СПб.: Императорская академия наук. 624 с.

Паллас П.С., 1788а. Путешествие по разным провинциям Российского государства. Часть III, кн. 2. СПб.: Императорская академия наук. 480 с.

Петренко А.Г., 1984. Древнее и средневековое животноводство Среднего Поволжья и Предуралья. М.: Наука. 176 с.

Пластеева Н.А., Гасилин В.В., Девяшин М.М., Косинцев П.А., 2020. Голоценовое распространение и вымирание копытных в Северной Евразии // Зоологический журнал. Т. 99. № 5. С. 554–568.

Соколов В.Е., Парнес Я.А., 1993. У истоков отечественной териологии. М.: Наука. 412 с.

Тимченко Н.Г., 1972. История охоты и животноводства в Киевской Руси (Среднее Поднепровье). Киев: Наукова думка. 204 с.

Хотинский Н.А., Алешинская З.В., Гуман М.А., Климанов В.А., Черкинский А.Е., 1991. Новая схема периодизации ландшафтно-климатических изменений в голоцене // Известия академии наук СССР. Серия географическая. № 3. С. 30–42.

Цалкин В.И., 1970. Древнейшие домашние животные Восточной Европы. М.: Наука. 160 с.

Цалкин В.И., 1972. Фауна из раскопок андроновских памятников в Приуралье // Труды Московского общества испытателей природы. Т. 48. С. 66–81.

Черников С.С., 1960. Восточный Казахстан в эпоху бронзы. (Материалы и исследования по археологии СССР № 88). М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. 272 с.

Bökönyi S., 1974. History of domestic mammals in Central and Eastern Europe. Budapest: Akadémiai Kiadó. 597 p.

Clutton-Brock J., 1999. A natural history of domesticated mammals. Cambridge: Cambridge University Press. 238 p.

Driesch A. von den, 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Peabody Museum Bulletin 1. Cambridge: Peabody Museum Press. P. 138.

Francfort H.-P., Sacchi D., Sher J.A., Soleilhavoup F., Vidal P., 1993. Art rupestre du bassin de Minusinsk: nouvelles recherches franco-russes // Arts Asiatiques. V. 48. P. 5–52.

Gmelin J.G.D., 1751. Reise durch Sibirien. Von dem Jahr 1733 // Bd. 1. Göttingen: verlegts Abram Vandenhoecks seel., Wittwe. 362 p.

Kawecki W., 1974. Did the Ure-ox, *Bos primigenius* Bojanus, 1827, exist in Asia until the middle of the XVIIIth century? // Saugetitrkundliche mitteilungen. Bd. 22. № 3. P. 256–258.

Kobryn H., Lasota-Moskalewska A., 1989. Certain Osteometric Differences between the Aurochs and Domestic cattle // Acta Theriologica. V. 34. № 4. P. 67–82.

Koenigswald W., Menger F., 2002. Ein ungewöhnlich großer Schädel vom Auerochsen (*Bos primigenius*) aus dem letzten Interglazial von Groß-Rohrheim bei Darmstadt. Eiszeitalter Gegenwart. Bd. 51. P. 67–73.

Lasota-Moskalewska A., Kobryn H., 1990. The size of aurochs skeletons from Europe and Asia in the period from the Neolithic to the Middle Ages // Acta Theriologica. V. 35. № 1-2. P. 89–109.

Loftus R.T., MacHugh D.E., Bradley D.G., Sharp P.M., Cunningham P., 1994. Evidence for two independent domestications of cattle // Proc. Natl. Acad. Sci. V. 91. № 7. P. 2757–2761.

Lynch A.H., Hamilton J., Hedges R.E.M., 2008. Where the wild things are: Aurochs and cattle in England // Antiquity. V. 82. P. 1025–1039.

Messerschmidt D.G., 1964. Messerschmidt Forshungsreise durch Sibirien 1720–1728. Tagebuchaufzeichnungen, 1721–1722. Berlin: Akademie-Verlag. 380 p.

Outram A.K., Каспаров А.К., 2007. Первые результаты изучения остатков млекопитающих поселения Кент // Историко-культурное наследие Сары-Арки. Отв. ред. Ломан В.Г. Караганда: [б.и.]. С. 107–122.

Prummel W., Niekus M.J.L., 2011. The Late Mesolithic hunting of a small female aurochs in the valley of the River Tjonger (the Netherlands) in the light of Mesolithic aurochs hunting in NW Europe // Journal of Archaeological Science. V. 38. № 7. P. 1456–1467.

Vörös I., 1987. An aurochs (Bos primigenius Bojanus, 1827) skeleton from the mesolithic peat-bogs at Kecel – Rozsaberek // Folia Archaeologica. V. 38. P. 65–88.

Vuure C. van, 2005. Retracing the aurochs: history, morphology and ecology of an extinct wild ox. Sofia-Moscow: PENTSOFT. 431 p.

Wright E., 2013. The history of the European aurochs (*Bos primigenius*) from the Middle Pleistocene to its extinction: an archaeological investigation of its evolution, morphological variability and response to human exploitation: A thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy. University of Sheffield. 343 p. https://etheses.whiterose.ac.uk/6572/1/Wright%202013%20Thesis.pdf

Wright E., Viner-Daniels S., 2015. Geographical variation in the size and shape of the European aurochs // Journal of Archaeological Science. V. 54. P. 8–22.

FINDING THE AUROCHS (*BOS PRIMIGENIUS* BOJANUS 1825) IN THE LATE HOLOCENE OF ASIA

P. A. Kosintsev[1, *], A. Z. Beisenov[2, **], D. O. Gimranov[1, *]**

[1]*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620008 Russia*

[2]*Begazy-Tasmola Research Center for History and Archaeology, Almaty, 050008 Kazakhstan*

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

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

****e-mail: djulfa250@rambler.ru*

A m3 tooth of a large bovid (*Bos*) was found at the Late Holocene (Subatlantic period 1) archaeological site of Abylay (49.15° N, 75.07° E) in Kazakhstan. The tooth 47.3 mm in length was compared to the size of similar teeth of the Holocene aurochs (*Bos primigenius*) from Europe and cattle (*Bos taurus*) from Eastern Europe and Western Siberia of the Middle and Late Holocene (Subboreal and Subatlantic periods; Eneolithic, Bronze Age, Iron Age, Middle Ages). Our results show the size of the tooth from Abylay as being noticeably larger than that of the cattle and is similar to the size of the teeth of the aurochs. Based of this result, we come to the conclusion that the tooth belonged to an aurochs. This observation suggests that the aurochs lived in the area of the Kazakh Uplands during the Late Holocene (Subatlantic 1). This seems to have been the last area inhabited by aurochs in Asia.

Keywords: fossil aurochs, Kazakhstan, Asia, range, extinction, teeth

EDN: BZSMGF
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 693–702

УДК 562/569

ИСКОПАЕМЫЙ ВОЛК (*CANIS* SP.) ИЗ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ИНДИГИРКА, ВЕРХНИЙ ПЛЕЙСТОЦЕН ЯКУТИИ

© 2022 г. В. В. Плотников[a], *, А. В. Протопопов[a], **, Наоки Сузуки[b], *, Люве Дален[c], ******

[a] *Государственное бюджетное учреждение Академия наук Республики Саха (Якутия), Отдел изучения мамонтовой фауны, Якутск, 677007 Россия*

[b] *The Jikei University School of Medicine Institute for High Dimensional medical Imaging, Tokyo, 163-8001 Japan*

[c] *Department of Bioinformatics and Genetics of Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 10405 Sweden*

**e-mail: v.plotnikov1979@gmail.com*

***e-mail: a.protopopov@mail.ru*

****e-mail: naosuzukijk@ybb.ne.jp*

*****e-mail: love.dalen@nrm.se*

Поступила в редакцию 09.05.2021 г.
После доработки 21.08.2021 г.
Принята к публикации 22.08.2021 г.

Приведены описания мумии головы и части шеи ископаемого волка (*Canis* sp.), найденных в августе 2018 г. на берегу р. Тирехтях (Якутия). Сохранность находки (мягкие ткани, шерсть, мышечная ткань, кожный покров) позволяет определить цвет шерсти и ее длину на разных участках головы и шеи. Кроме того, путем компьютерной томографии и программ с 3D-визуализацией удалось измерить череп, не нарушая целостность объекта и сохраняя его аттрактивность. Согласно результатам исследований, отделение головы от туловища происходило под воздействием мерзлоты. Следы воздействия древнего человека или каких-либо животных на образец не обнаружены. Судя по размерам и степени стирания обнажившихся зубов, а также по соотношению общей ширины и ширины пульпарной полости верхнего клыка, индивидуальный возраст исследуемого образца составляет от 1 до 1.5 лет. Абсолютный возраст находки соответствует каргинскому времени позднего плейстоцена.

Ключевые слова: Canis lupus, палеоэкология, экстерьер, индивидуальный возраст, едома

DOI: 10.31857/S0044513422060083

В северной части территории Республики Саха (Якутия) широко распространена многолетняя мерзлота, недра которой способствуют сохранению костных и трупных остатков ископаемых животных позднего плейстоцена. Естественное обнажение таких пород (едома) можно наблюдать на берегах рек, озер и морей, где в результате эрозии мерзлых грунтов, начиная с середины июня и до начала октября, вытаивают остатки древних животных. Одним из известных местонахождений мамонтовой фауны является р. Тирехтях, на берегах которой образуются естественные едомы, богатые костными и трупными остатками. Река Тирехтях, правый приток р. Индигирки в ее среднем течении, протекает в 40 км к северо-востоку от пос. Белая Гора Абыйского р-на (68°35′15.4509″ с.ш., 147°05′29.5704″ в.д.) (рис. 1). В августе 2018 г. на берегу р. Тирехтях была обнаружена мумия головы позднеплейстоценового волка (*Canis* sp.). Автор находки А. Бандеров сообщил, что туши волка обнаружено не было. Находка головы взрослого ископаемого волка с сохранившимися мягкими тканями и шерстью является большой удачей для палеонтологии, т.к. ее сохранность позволяет изучить ранее неизвестные внешние (экстерьер) и внутренние анатомические особенности этого вида.

Цель исследования – определить индивидуальный возраст, время обитания, морфологические отличия от современного волка. При предварительном осмотре головы установлено, что мягкие ткани (морда, ухо, мышечная ткань, кожный покров), хотя и сильно сублимированы, сохранили естественное анатомическое расположение. Отделение головы от туловища было на уровне четвертого шейного позвонка, по-види-

Рис. 1. Карта местонахождения ископаемого волка № WL01: ▲ – местонахождение.

мому, под воздействием мерзлотных процессов. Как известно, льды, пронизывающие многолетнюю мерзлотную толщу, имеют свойство расширяться, при этом "расчленяя" естественно сложившиеся почвенные горизонты. В ходе этого погребенные палеонтологические находки подвергаются разрушению. Например, мерзлота при движении ломает даже довольно массивные бивни мамонтов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы опубликованные материалы по черепам ископаемых волков из нескольких местонахождений с территории Якутии и западной части России, а также материалы изучения современного волка (Бибиков, 1985; Бондарев, 2012; Боескоров, Барышников, 2013; Бондарев, Оводов, 2013).

Краниологические измерения черепов выполнены штангенциркулем с точностью до 0.01 мм. Промеры головы волка № W01 проведены по материалам компьютерной томографии (модель томографа "Siemens Somatom Emotion 16 slice") в компьютерной программе RadiAnt DICOM Viewer (version 2020.2 (64–bit)) с 3D-визуализацией. Для измерений использована методика, разработанная von den Driesch (1976) с дополнениями (Боескоров, Барышников, 2013).

Обозначения зубов: I, i – верхние и нижние резцы; C, c – верхние и нижние клыки; P, p – верхние и нижние премоляры; M, m – верхние и нижние моляры.

Радиоуглеродное датирование мумии головы волка проведено в двух лабораториях: Institute of Accelerator Analysis Ltd., г. Токио (Япония) и Beta Analytic Inc., г. Маями, штат Флорида (США) – 28 319 ± 110 BP (IAAA–181499) и 28 150 ± 150 BP (Beta–507802) соответственно.

Томографические исследования и виртуальные измерения черепа № W01 проведены в Институте высокоточной медицинской визуализации Университета Джикей в г. Токио (The Jikei University School of Medicine Institute for High Dimensional medical Imaging).

Объект исследования – мумия головы позднеплейстоценового волка № WL01 (рис. 2*А*). Шерсть на голове (исключая область темени, левого глаза и левой стороны верхней челюсти) сохранилась. Цвет шерсти неоднородный – серый, коричневый, светло-желтый и рыжий, в области темени кончики остевых волос темного цвета. В области шеи шерсть довольно густая и длинная. Начиная от уровня глаз и до нижнего края нижней челюсти шерсть образует подобие "бакенбарды" (рис. 2*А*, красная стрелка), данная особенность характерна и для современных волков. У современных волков гамма цветов шерсти довольно разнообразная от светло-серого, светло-желтого, охристого до белого (Бибиков, 1985). Шерсть исследуемого волка в основном светло-желтых оттенков, кроме шерсти на морде (коричневый) и на задней части ухо (темно-серый). Со-

Таблица 1. Длина шерсти *Canis* sp.

Длина шерсти в разных частях головы, мм	№ WL01	Чучело волка из ЯГОМИиКНС им. Ем. Ярославского № б/н	АО ФАПК “Сахабулт”	Момский р-н
“Бакенбарды”	74–88	67–69	33–80 / 56.5	67–74
Шея	88–89	85–86	58–102 / 80	68–82
Темя	26–41	17–19	14–32 / 23	19–29
Загривок	96–130	65–68	67–104 / 85.5	106–115
Внешняя поверхность уха	5.8–10	67	4–10 / 7	–
Внутренняя поверхность уха	23–35	21–33	22–62 / 42	–

Примечания. Для каждого промера над чертой min–max, под чертой *M* – среднее значение. *n* – число особей. То же для табл. 2–4.

хранившиеся вибриссы темно-коричневого цвета. В целом, шерсть желтого, коричневого цвета с рыжим оттенком – возможно, следствие химического воздействия вмещающих грунтов, а естественный окрас волка был более светлым. В качестве примера можно привести окраску современного волка из центральной Якутии, чучело которого выставлено в Якутском государственном объединенном музее истории и культуры народов Севера им. Ем. Ярославского (ЯГОМИиКНС им. Ем. Ярославского). Окраска шерсти на голове этого волка довольно однотонна, т.е. нет резких переходов в темные оттенки, кроме того, область морды, глаз, темени и задней части уха имеют желтоватый оттенок. Промеры длины шерсти на разных участках головы и шеи представлены в табл. 1.

Покрытое шерстью правое ухо сохранило естественные пропорции. Левая ушная раковина сильно деформирована и прижата к голове, шерсть на ней не сохранилась. Морда с левой стороны деформирована, на ней обнажены верхние и нижние (I, i) резцы и (C, c) клыки (рис. 2*В*, 2*Г*). Остальные зубы, не доступные визуальному осмотру, были изучены посредствам компьютерной программы (RadiAnt DICOM Viewer (version 2020.2 (64–bit)) (рис. 2*Б*). На верхней челюсти сохранились резцы (I3, I2, I1, I1, I2, I3), клыки (C1), предкоренные зубы (P1, P2, P3, P4), коренные зубы (M1, M2), на нижней челюсти резцы (i3, i2, i1, i1, i2, i3), клыки (c1), предкоренные зубы (p1, p2, p3, p4), коренные зубы (m1, m2, m3), размеры зубов представлены в табл. 2, 3. Все зубы в незначительной степени подвержены стиранию (рис. 2*Б*, 2*В*, 2*Г*). В области основания языка сохранилась подъязычная кость (hyoideum) (рис. 2*В5*). Сохранились четыре шейных позвонка – atlant, episrtopheus, 3 vertebra cervicalis, 4 vertebra cervicalis (рис. 2*В1–4*). В черепной коробке сохранился сильно сублимированный мозг, а также сохранились язык, гортань и мышцы шеи. Размеры черепа и нижней челюсти представлены в табл. 4, 5.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Волк (*Canis lupus*) является представителем мамонтовой фауны позднего плейстоцена. В эпоху позднего плейстоцена (во второй ее половине) волк был широко распространен на территории Евразии и Северной Америки, костные остатки этого животного находят практически во всех местонахождениях (Верещагин, 1985; Khalke, 1999). Предком современного волка считают *Canis etruscus* Major 1877 из позднего плиоцена и раннего плейстоцена Европы (Torre, 1979; Сотникова, 1989; Аристов, Барышников, 2001). *C. lupus* как вид берет свое начало с середины среднего плейстоцена Европы. В позднем плейстоцене ареал *C. lupus* занимает огромное пространство от Испании и Британских о-вов на западе до Чукотки и Японии на востоке (Боескоров, Барышников, 2013).

Для определения индивидуального возраста исследуемого волка нами была использована методика Номоконовой с соавторами (Nomokonova et al., 2020) идентификации возраста по коэффициенту закрытия пульпарной полости зубов собак, найденных на археологических стоянках. По этой методике коэффициент закрытия пульпарной полости верхнего клыка исследуемого волка

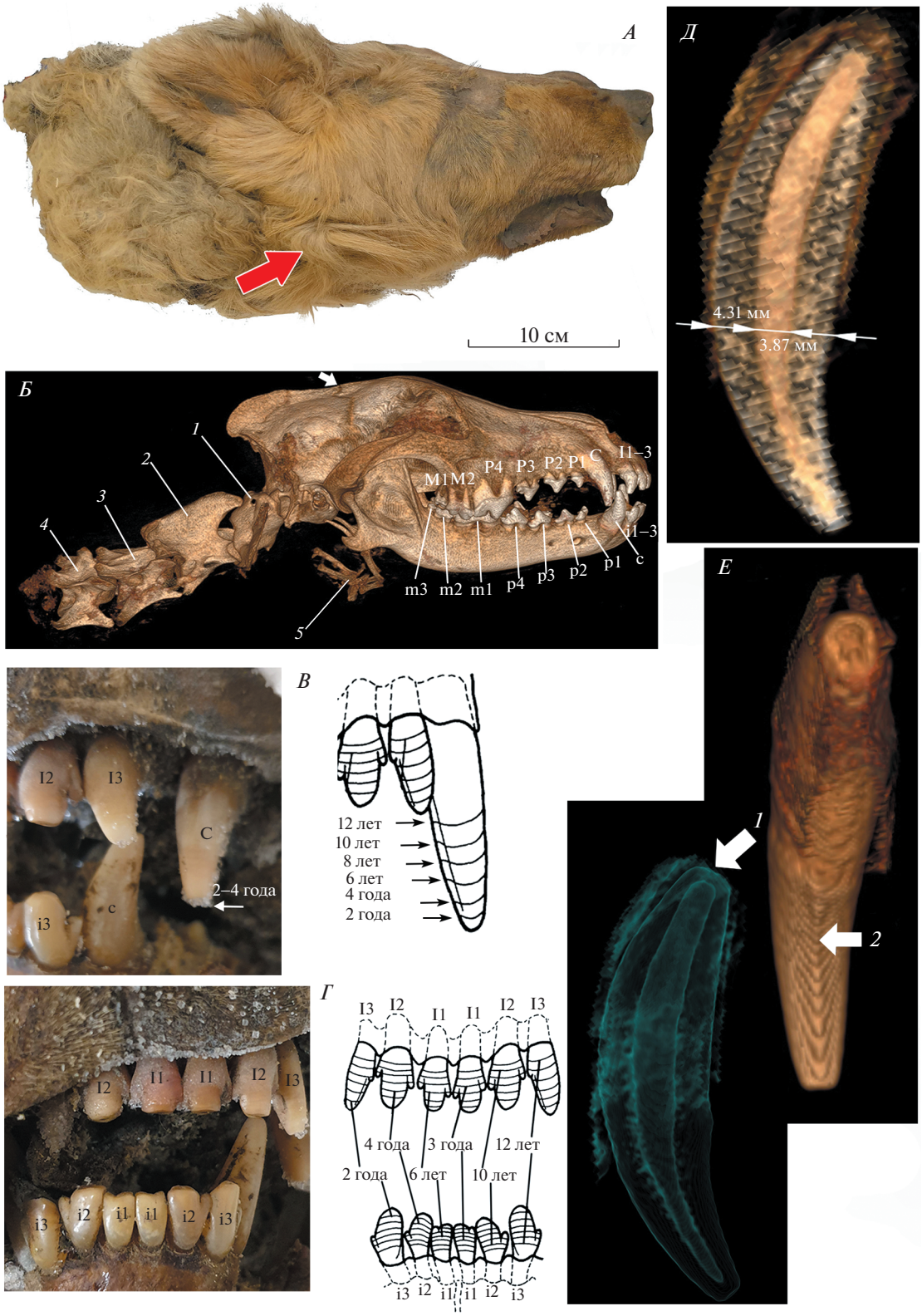


Рис. 2. Мумия головы ископаемого волка: *А* – общий вид головы с правого бока (красная стрелка указывает на “бакенбарды”); *Б* – 3D-визуализация черепа и шейных позвонков (*1* – atlant, *2* – epistropheus, *3* – III cerv. vert, *4* – IV cerv. vert, *5* – hyoideum, верхние (I1 – 3, C, P1 – 4, M1 – 2) и нижние зубы (i1 – 3, p1 – 4, m1 – 3)); *В*, *Г* – обнажившиеся передние зубы (Gipson et al., 2013); *Д* – продольный срез верхнего клыка; *Е* – верхний клык (*1* – закрытая пульпарная полость, *2* – задний эмалевый гребень).

Таблица 2. Размеры верхних зубов

Промеры, мм		№ WL01	Ископаемые волки (n = 5)*	Современные волки*	
				самцы (n = 17)	самки (n = 11)
Длина C1–M2		106.9	91.1–108.4 / 102.28	98.2–116 / 109.55	96.8–118 / 105.02
Длина P1–M2		91.6	76.5–89.7 / 85.36	82.1–95.4 / 91.09	79.4–90 / 85.20
Длина P2–M2		79.6	–	74–94 / 81.19	72.3–77.2 / 75.86
Длина P4–M2		46.3	–	47–52 / 50.34	42.5–50 / 46.82
Длина M1–M2		22.3	–	24.6–29 / 26.77	22–24.3 / 23.59
Длина P1–P4		71.7	–	60.3–72.4 / 68.27	59.5–69.4 / 64.83
C1	Длина	11.3	13–16 / 14.18	14.6–17.6 / 16.34	13.4–16.3 / 15.40
	Ширина	7.71	8–11 / 9.16	8.2–10 / 9.07	7.8–10.1 / 9.15
P1	Длина	7.57	7.4–8.5 / 7.6	–	–
	Ширина	5.54	4.5–8.5 / 6.22	–	–
P2	Длина	13.3	14.8; 4.6	13.4–16.1 / 15.04	13.4–15.1 / 14.23
	Ширина	5.76	6.4; 6.7	6.2–7.4 / 6.69	5.8–6.3 / 6.12
P3	Длина	15.8	16.8–18 / 17.4	15.6–8.5 / 17.40	15.1–16.7 / 16.07
	Ширина	6.65	7–10 / 8.2	7.1–8.5 / 7.66	6.5–8.1 / 7.05
P4	Длина	23.7	24.6–27 / 25.5	26–29 / 27.65	24.6–27.5 / 26.43
	Ширина	14.0	11.2–14.8 / 13.2	12.5–15.2 / 13.92	11.4–13.8 / 13.08
M1	Длина	16.5	16–21.3 / 18.4	16.2–19 / 17.54	14.5–17 / 16.07
	Ширина	20.8	19.5–22 / 20.7	20.3–23.8 / 22.51	20.6–23 / 22.14
M2	Длина	9.20	8.3–10 / 9.5	9–10.7 / 10.02	8.7–10.2 / 9.61
	Ширина	12.5	11.7–13.4 / 12.7	13–15.4 / 14.53	13.2–15.4 / 14.38

* Боескоров, Барышников, 2013.

Таблица 3. Размеры нижних зубов

Промеры, мм		№ WL01	Ископаемые волки (n = 8)*	Современные волки*	
				самцы (n = 18)	самки (n = 11)
Длина c1–m1		96.4	96–109.4 / 103.57	96.8–116 / 106.59	99.4–104.3 / 101.52
Длина p1–m1		77.2	76–86.4 / 81.63	74.8–94 / 84.86	79–81.2 / 79.82
Длина p1–m2		89.9	89–99.5 / 93.35	86–101 / 95.66	89.7–92 / 90.56
Длина p1–p4		49.4	49–57.1 / 54.06	47–59 / 54.69	51–54.8 / 52.28
Длина m1–m3		43.9	54–50.6 / 47.7	44.2–51.2 / 48.78	44.2–47.2 / 46.05
c1	Длина	12.4	14.5–16.7 / 15.86	14.3–17 / 15.73	14.1–16 / 14.76
	Ширина	7.94	8.5–11 / 9.3	9.2–11.7 / 10.28	8.7–9.6 / 9.21
p2	Длина	14.2	12.2–13.8 / 12.6	12.3–14.2 / 13.33	12.2–13.1 / 12.87
	Ширина	6.43	5.8–7 / 6.4	6–6.8 / 6.51	5.9–6.5 / 6.24
p3	Длина	14.6	13.6–15.6 / 15.2	13.1–6.2 / 14.98	13.9–14.7 / 14.24
	Ширина	6.52	6.2–8 / 6.8	6.4–8 / 7.14	6–6.7 / 6.38
p4	Длина	16.6	15.3–16.3 / 15.84	15.5–18.3 / 17.09	15.6–16.5 / 16.01
	Ширина	7.43	7.2–9 / 8.02	8–9.1 / 9.61	7.5–8.6 / 7.92
m1	Длина	28.2	28–30.7 / 29.7	28–33.1 / 30.96	28–31 / 29.63
	Ширина	11.6	9.5–13 / 11.9	10.6–13.4 / 12.12	11.2–12 / 11.65
m2	Длина	12.0	10.7–13.6 / 11.1	11.4–14.1 / 12.80	11.3–12.7 / 11.95
	Ширина	8.74	7.8–9.4 / 8.1	8.8–10.5 / 9.65	8.7–9.8 / 9.17

* Боескоров, Барышников, 2013.

№W01 составляет 30.96% (при общей ширине клыка 125 мм и ширине пульпы 387 мм), что соответствует возрасту 9–12 мес. Визуальное сравнение профиля черепа исследуемого волка с таковыми палеолитических собак (Germonpré et al., 2017) позволяет обнаружить явное различие в форме лобной кости в профиль и длине/ширине морды, т.е. по этому признаку исследуемый образец соответствует волку, а не собаке. Но по данным Никольского с соавторами (2018), упомяну-

Таблица 4. Размеры черепов

Промеры, мм	№ WL01	Плейстоценовые волки		Современные волки*	
		Якутия (n = 7)*	Алтай (n = 5)**	самцы (n = 17)	самки (n = 11)
Общая длина	241.1	240–260 / 248.6	241	239–272 / 257.41	228–266 / 245.92
Кондилобазальная длина	226.9	223.5; 228.3	226.7	225–255 / 242.94	219–253 / 232.78
Основная длина	213.1	211–231 / 219.3	212.8	215–240 / 228.26	208–232 / 219.83
Скуловая ширина	123.4	130	138.7	126–151 / 141.29	122–149.5 / 136.96
Длина носовых костей	93.2	83.4–92 / 88.2	87.1	84–103 / 95.47	84.5–98 / 91.5
Длина твердого нёба	120.2	113–121.4 / 120.2	–	112–128 / 121.24	113–129 / 118.96
Ширина в клыках	43.3	46–49.2 / 47.8	48.6	41–48 / 46.07	40.3–49.2 / 44.78
Межглазничная ширина	41.1	39.6–51 / 47.1	–	41.6–52.4 / 45.77	40.4–51.7 / 45.54
Заглазничная ширина	37.4	46; 40	43.3	39.8–47 / 43.81	39–47.6 / 43.15
Ширина мозговой капсулы	67.5	70; 67.4	–	63.4–71 / 67.38	63–68.3 / 66.48
Высота у слухового барабана	79.4	85; 81.2	–	75.8–94 / 84.48	76–93.2 / 84.06
Высота затылка от нижнего края затылочного отверстия	75.7	60.5; 58	–	55–67.2 / 59.64	54.2–63.4 / 60.73
Высота затылка от верхнего края затылочного отверстия	59.7	41.8; 39	–	36–44 / 39.55	35.5–45 / 41.39
Длина слухового барабана	30.4	27–30 / 29	–	28–33.4 / 30.39	29.2–33.4 / 31.53
Ширина слухового барабана	22.0	19.3; 22.3	–	19–22.3 / 20.27	19–22 / 20.69

* Боескоров, Барышников, 2013; ** Бондарев, Оводов, 2013.

тые выше различия в строении черепов представителей рода *Canis* не являются абсолютными признаками для определения подвидовой принадлежности, т.к. эти признаки встречаются и у “собакоподобных” волков, и у обычных волков. По мнению этих авторов (Никольский и др., 2018), у некоторых образцов, найденных на палеолитических стоянках, были обнаружены признаки неотении. Исходя из вышесказанного методика Номоконовой с соавторами (2020) вполне может быть использована при изучении экземпляра № W01 с учетом особенностей географического расположения находки в позднем плейстоцене и неотении.

По данным Клевезаль (2007), пульпарная полость клыков у волков Квебека закрывается примерно в возрасте 9 мес., а у волка на Дальнем Востоке она закрывается раньше (Юдин, 1992), поэтому возраст животного с уже закрытым апикальным отверстием корня клыка определяется

Таблица 5. Размеры нижней челюсти

Промеры, мм	Ископаемые волки		Современные волки*	
	№ WL01	р. Алазея, р. Берелех*	самцы (n = 18)	самки (n = 14)
Наибольшая длина нижнечелюстной кости	169.8	178.3–195.5 / 190.26	173–201 / 191.13	176–190.2 / 181.88
Длина от заднего края альвеолы клыка до конца углового отростка	153.3	–	150.2–178 / 168.94	153–167 / 159.96
Длина зубного ряда c1–m3	117.2	114.3–127.6 / 121.12	114–131 / 122.89	113–122 / 118.53
Высота в венечном отростке	66.2	71–81 / 76.48	69–89 / 79.22	69–81 / 73.39
Высота за m1 (по лабиальному краю)	30.2	30.4–34.2 / 33.02	27–35 / 30.53	27–32.2 / 29.81
Высота перед p2	22.3	26.3–31 / 29.2	23.3–29 / 26.21	23–25.4 / 24.26

* Боескоров, Барышников, 2013.

по толщине дентина (на уровне десны): при толщине более 4 мм – возраст больше года (Parker, Maxwell, 1986). У исследуемого волка апикальное отверстие закрыто (рис. 2*E1*), а толщина дентина и ширина пульпарной полости на уровне десны составляют 431 и 387 мм соответственно. По графику Parker, Maxwell (1986) для определения возраста волка по толщине дентина, возраст волка №W01 составляет около полутора лет.

Учитывая сказанное выше, индивидуальный возраст исследуемого волка составляет от 1 года до 1.5 лет. С другой стороны, по степени стертости клыков (C, c) и резцов (I, i), в сравнении со схемой, приведенной на рис. 2*B*, 2*Г* по данным о современных волках (Бибиков, 1985; Gipson et al., 2000), индивидуальный возраст исследуемого волка соответствует 2–4 годам. Но с учетом некрупных размеров черепа волка № W01 по сравнению с размерами ранее изученных черепов волков с местонахождений мамонтовой фауны и размерами черепов современных волков (табл. 4, 5) (Боескоров, Барышников, 2013), а также принимая во внимание недостаточную точность визуального определения степени стертости зубов (рис. 2*B*, 2*Г*) (I, i, C, c), авторы склоняются к возрасту 1–1.5 лет. По данным Gipson et al. (2000), задние гребни верхнего клыка начинают стираться в 1–2 года. На томограмме данный гребень четко прослеживается, но определить степень стертости невозможно (рис. 2*E2*). Тем не менее наличие данного гребня (его не стертость) уже может свидетельствовать о молодости животного.

О молодом возрасте также косвенно свидетельствуют не облитерированные черепные швы (рис. 1*B*, белая стрелка), хотя по данному показателю у этого вида довольно велика индивидуальная изменчивость (Клевезаль, 2007).

Уцелевшее ухо треугольной формы, слегка закругленное сверху. Длина правого уха от основания до кончика составляет примерно 11 см; ширина уха, чуть выше основания, – 7.6 см. У современных волков в возрастной группе от 10 мес. до двух лет и старше длина уха практически не различается как у самцов, так и у самок. У самцов 11.78 ± 3.74/12.69 ± 0.21 см, у самок 11.78 ± 3.74/12.06 ± 0.27 см (Бондарев, 2012). По форме и размерам ухо исследуемого волка не отличается от ушей современных.

По радиоуглеродным датировкам (28 319 ± 110 (32 472–31 908 calBP) (IAAA–181 499) и 28 150 ± 150 (32 560–31 480 calBP) (Beta–507 802), исследуемый волк обитал в эпоху каргинского межледниковья (около 50 до 25 тыс. л.н.), около 32–28 тыс. л.н. (максимум потепления), когда лиственнично-березовые редколесья и ерники продвигались к северу примерно на 100–200 км. Климатические условия этой эпохи в целом были несколько более мягкими, чем современные, хотя отличались более засушливыми и жаркими летними периодами (Лазарев и др., 1998). В позднем плейстоцене, затем и в голоцене волк, являясь экологически пластичным видом, обитал практически по всей Евразии (Протопопов, 2017), включая северную, центральную и южную часть современной территории Якутии.

Сравнение длины шерсти на разных участках головы и шеи показывает отличие исследуе-

мого образца от современных волков (табл. 1). Большáя длина шерсти, возможно, является следствием адаптивной эволюции вида под влиянием окружающей среды. Как было упомянуто выше, волк № W01 обитал во времена потепления, но с учетом географического положения точки находки (выше 70° с.ш.), возможно, зимняя температура воздуха в этом регионе достигала довольно низких показателей.

Сравнение размеров черепа, нижней челюсти и зубов (верхние и нижние) с таковыми современных волков показало, что исследуемый образец меньше современных представителей вида по большинству показателей. В размерах черепа исследуемый волк превосходит современных по высоте затылка, длине зубного ряда (P1–P4) и ширине слухового барабана (последнее соответствует максимальным значениям современных волков) (табл. 2). По-видимому, исследуемый волк, имея более массивный сагиттальный гребень, обладал мощными жевательными мышцами. Нижняя челюсть уступает по всем размерным параметрам нижней челюсти современных и позднеплейстоценовых волков (табл. 5), что противоречит результатам более ранних исследований (Боескоров, Барышников, 2013). Этот фактор можно объяснить молодым возрастом животного, т.е. волк еще не достиг максимальных значений для данного вида.

По мнению Боескорова и Барышникова (2013), позднеплейстоценовый волк являлся своеобразной экоморфой “охотника и падальщика”, обитал в более суровых условиях, чем современный волк, и, возможно, потреблял (грыз) больше костей и нападал на более крупную добычу. К примеру, позднеплейстоценовый волк (в стаях) добывал пищу не только активным поиском и преследованием жертв, но мог быть и потребителем разнообразной падали (в качестве основного вида питания), в том числе остатков трапез пещерных львов (Боескоров, Барышников, 2013) и палеолитического человека (Никольский и др., 2018).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за предоставленный материал инженеру исследователю Отдела изучения мамонтовой фауны Академии наук Республики Саха (Якутия) И.С. Павлову и научному сотруднику ГБУ РС(Я) “Якутский государственный объединенный музей истории и культуры народов Севера им. Ем. Ярославского” В.В. Бочкареву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов А.А., Барышников Г.Ф., 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб. 560 с. (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН. Вып. 169).

Бибиков Д.И., 1985. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука. 572 с.

Боескоров Г.Г., Барышников Г.Ф., 2013. Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. СПб.: Наука. 199 с.

Бондарев А.Я., 2012. Морфологическая характеристика волка (*Canis lupus*) западной и средней Сибири // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. № 1 (87). С. 30–34.

Верещагин Н.К., 1985. Происхождение и история волка // (Бибиков Д.И., ред.) Волк. М.: Наука. С. 11–20.

Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.

Лазарев П.А., Боескоров Г.Г., Томская А.И., Гарутт Н.В., Васильев Е.М., Каспаров А.К., Родионов Г.Н., 1998. Млекопитающие антропогена Якутии. Якутск: ЯНЦ СО РАН. 158 с.

Никольский П.А., Сотникова М.В., Никольский А.А., Питулько В.В., 2018. Взаимоотношения волка и человека в арктической Сибири 30000 лет назад по материалам Янской палеолитической стоянки: ранняя стадия одомашнивания // Stratum plus. V. 1. P. 231–262.

Бондарев Н.Д., Оводов А.Я., 2013. О размерах черепов современных и плейстоценовых волков (*Canis lupus* L.) Алтая // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. № 8 (106). С. 69–70.

Протопопов А.В., 2017. Динамика наземных экосистем Якутии в позднем плейстоцене и голоцене. Якутск: Алаас. 432 с.

Сотникова М.В., 1989. Хищные млекопитающие плиоцена–раннего плейстоцена. М.: Наука. 123 с.

Юдин В.Г., 1992. Волк Дальнего Востока России. Благовещенск: ДВО РАН. 312 с.

Genmonpré M., Fedorov S., Danilov P., Galeta P., Jimenez E.-L., Sablin V., Losey R., 2017. Paleolithic and prehistoric dogs and Pleistocene wolves from Yakutia: identification of isolated skull // Journal of Archeological Science. V. 78 P. 1–19.

Gipson P.S., Ballard W.B., Nowak R.M., Mech L.D., 2000. Accuracy and Precision of Estimating of gray wolves by tooth wear // The Journal of wildlife management. V. 64. № 3. P. 752–758.

Kahlke R.-D., 1999. The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta faunal complex in Eurasia (large mammals). Fenske Companies: Rapid City, USA. 219 p.

Nomokonova T., Losey R.J., McLachlin K. Bachura O.P., Gusev A.V., Kosintsev P.A., Fedorova N.V., Sablin M.V., 2020. Age estimation of archaeological dogs using pulp cavity closure ratios // Journal of Archaeological Science. V. 123: 105252. P. 1–11.

Parker G.R., Maxwell J.W., 1986. Identification of pups and yearling wolves by dentine width in the canine // Arctic. V. 39. № 2. P. 180–181.

Torre D., 1979. The Ruscinian and Villafranchian dogs of Europe // Bollettino Societa Paleontologica Italiana. T. 18. P. 162–165.

FOSSIL WOLF (*CANIS* SP.) FROM THE MIDDLE REACHES OF THE INDIGIRKA RIVER, LATE PLEISTOCENE OF YAKUTIA

Valerii V. Plotnikov[1, *], Albert V. Protopopov[1, **], Naoki Suzuki[2, *], Love Dalen[3, ****]**

[1]*Academy of Sciences of the Sakha (Yakutia), Department of the Study of Mammoth Fauna, Yakutsk, 677007 Russia*

[2]*Jikei University School of Medicine, Institute for High Dimensional Medical Imaging, Tokyo, 163-8001 Japan*

[3]*Department of Bioinformatics and Genetics, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 10405 Sweden*

**e-mail: v.plotnikov1979@gmail.com*

***e-mail: a.protopopov@mail.ru.*

****e-mail: naosuzukijk@ybb.ne.jp*

*****e-mail: love.dalen@nrm.se*

The head and part of the neck of a fossil wolf (*Canis* sp.) preserved mummified in permafrost and found in August 2018 on the banks of Tirekhtyakh River, Yakutia are described. The preservation of the fossil (soft tissue, wool, muscle tissue, skin) makes it possible to determine the colour of the fur and its length in different parts of the head and neck. In addition, using both computerized tomography and 3D visualization software, the skull was possible to measure, still maintaining the object's integrity and original properties. The research results show that the separation of the head from the body must have occurred under the impact of permafrost. Ice penetrating permafrost tends to expand, "dismembering" the naturally formed soil horizons. In the course of this, the faunal contents of the horizons are destroyed. For example, the permafrost breaks massive tusks when it moves. Traces of the activity of neither ancient man nor any animals have been found. Based on size, the degree of wear of the exposed teeth, as well as the ratio of the total width to the width of the pulp cavity of the upper canine, the individual age of the sample under study ranged from 1 to 1.5 years. The absolute age of the record corresponds to the Karginian time of the Late Pleistocene.

Keywords: Canis lupus, palaeoecology, exterior, individual age, ehdome

EDN: RVKZOA
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 703–708

УДК 599.742.4:599.735.3(571.56)

СЛУЧАИ ОХОТЫ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) НА КАБАРГУ (*MOSCHUS MOSCHIFERUS*, CETARTIODACTYLA, MOSCHIDAE) В ЯКУТИИ

© 2022 г. А. В. Аргунов[a], *, Д. И. Тирский[b], **

[a]*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677007 Россия*
[b]*Государственный природный заповедник "Олекминский", Олекминск, 678100 Россия*
**e-mail: argal2@yandex.ru*
***e-mail: td1961@mail.ru*

Поступила в редакцию 23.03.2021 г.
После доработки 02.05.2021 г.
Принята к публикации 14.05.2021 г.

В Якутии в 1990–2021 гг. зарегистрирован 31 случай охоты соболя на кабаргу. Успешность охоты соболя на кабаргу повышается в многоснежные зимы. На добыче кабарги специализируются в основном крупные взрослые самцы соболя. В половозрастном составе умерщвленных жертв хищника самок больше, чем самцов (1 : 4.5), доля сеголеток минимальна. Наибольшее количество нападений соболя на кабаргу регистрируется во второй половине зимы (83.3%) и достигает максимума в феврале. Соболь обычно добывает крупную жертву при сокращении доступа к обычным объектам пищи (мышевидные грызуны, ягоды, орехи и др.) и по мере нарастания мощности снежного покрова.

Ключевые слова: Якутия, соболь, кабарга, хищник, жертва, половой, возрастной состав, факторы среды обитания

DOI: 10.31857/S0044513422040031

Соболь – типичный полифаг, использующий животную и растительную пищу (Соболь ..., 1973; Бакеев и др., 2003; Зырянов, 2009; и др.). По эволюционно сложившейся трофической специализации этот хищник приспособлен добывать, главным образом, мелких млекопитающих и птиц (Соболь ..., 1973). Крайне редко регистрируются случаи его нападения на более крупную добычу (кабаргу), которые, однако, отмечаются в разных регионах северной части ареала вида – в России (Москов, 1973; Зырянов, Кожечкин, 1990; Бакеев и др., 2003; Приходько, 2003; Смирнов и др., 2003; Зайцев, 2006; Зырянов, 2009; Доманов, 2012; Кожечкин, Каспарсон, 2013; Олейников, Зайцев, 2014; и др.).

В Якутии сведения о преследовании и охоте соболя кабаргу в литературе отсутствуют. В данном сообщении впервые приводятся данные о нападениях соболя на кабаргу в Якутии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные собраны авторами в Южной (Олекминский заповедник) и Центральной Якутии в 1990–2021 гг. Всего на маршрутах зарегистрирован 31 случай охоты соболя на кабаргу. Более детальные сведения о фактах добычи соболем кабарги получены в Олекминском заповеднике (табл. 1). Здесь на отрезке вдоль русла р. Олекма протяженностью 135 км проводились постоянные наблюдения и в разные годы обнаружено 14 умерщвленных соболем кабарог. На этом отрезке вдоль реки защитные стации кабарги в виде береговых скал с отстоями имеют протяженность 52 км. В среднем течении р. Амга (Центральная Якутия) на маршруте 40 км по ее руслу, где в течение двух зим (2007/2008 и 2020/2021 гг.) зарегистрировано 15 нападений соболя на кабаргу, имеются 5 выходов крутых береговых скал с отстоями. Еще два нападения соболя на кабаргу зарегистрированы в феврале 2021 г. на Верхоянском хребте. Численность соболя в Якутии в 2011–2019 гг. составляла в среднем 248 тыс. экз., плотность – 0.8–3.7 особей на 10 км^2 (Сафронов и др., 2020). Плотность населения кабарги в наиболее свойственных ей местообитаниях в Олекминском заповеднике и долине р. Амга составляет порядка 5–7 особей на 10 км^2. Численность кабарги в Якутии в период 2010–2016 гг. по данным зимних маршрутных учетов (ЗМУ) колебалась от 8.9 до

Таблица 1. Случаи добычи соболем кабарги в Олекминском заповеднике в период 1990–2018 гг.

№	Период наблюдений	Пункт регистрации	Пол и возраст жертвы	Останки жертвы	Пол хищника
1	15.03.1990	Устье р. Крестях (приток р. Олекма)	Молодой самец	Шерсть, часть головы, копыта	Пол хищника неизвестен
2	05.03.1995	р. Бедердях (правый приток р. Олекма)	Самка	Шерсть, часть кишечника, задняя часть туловища	Пол хищника неизвестен
3	23.10.2007	Левый берег р. Олекма	Молодая самка	Часть головы, позвоночник, три ноги	Крупный самец
4	30.07.2009	Левый берег р. Олекма	Самка 2–3 лет	Объедена часть головы и передние ноги	Крупный самец
5	05.02.2014	р. Юрюс-Меле (левый приток р. Олекма)	Самка-сеголеток	Копыта и содержимое желудка	Крупный самец
6	15.11.2016	р. Олекма, устье р. Тас-Меле	Молодая особь, пол не определен	Шерсть и два копыта	Крупный самец
7	12.12.2016	Окр. о. Теллех на р. Олекма	Молодая особь 1–2 лет	Шерсть, задняя часть туловища	Пол хищника неизвестен
8	12.03.2017	Устье р. Ытылах (правый приток р. Олекма)	Сеголеток	Берцовые кости, позвоночник и копыта	Крупный самец
9	12.03.2017	р. Олекма	Самка взрослая	Объедена задняя часть туловища	Крупный самец
10	12.03.2017	р. Олекма	Самка-сеголеток	Объедена частично (туша почти целое)	
11	12.03.2017	Устье р. Ыакай (правый приток р. Олекма)	Самка взрослая	Задняя нога с копытом, шерсть и содержимое желудка	Пол хищника неизвестен
12	30.12.2017	р. Олекма, устье р. Бес-Юрях	Молодая самка	Шерсть и копыта	Крупный самец
13	06.02.2018	Окр. о. Теллех на р. Олекма	Самка взрослая	Задняя часть туши с внутренностями	Крупный самец
14	15.01.2018	Левый берег р. Олекма	Самка взрослая	Туша съедена частично	Самец

44 тыс. экз. (Аргунов и др., 2017), а в 2019 г. оценивалась в 46 тыс. особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Соболь способен добывать кабаргу в разные периоды года, но чаще хищник охотится на свою жертву в многоснежные зимы (Москов, 1973; Бромлей, Кучеренко, 1983; Приходько, 2003; Смирнов и др., 2003; Доманов, 2012; Кожечкин, Каспарсон, 2013; Олейников, Зайцев, 2014; и др.), когда доступ к потенциальным пищевым объектам (мышевидные грызуны, ягоды, орехи и др.) крайне затруднен. Это подтверждается данными о нападениях соболя на кабаргу в многоснежные зимы 2007/2008 и 2020/2021 гг. в Центральной Якутии, когда высота снежного покрова достигала 60–80 см. Так, в ноябре–феврале 2007/2008 г. в среднем течении р. Амга на маршруте протяженностью 40 км с устья р. Сылгылыр до устья р. Сибикте на льду реки обнаружены останки 8 кабарог, задавленных соболем. Еще одна тяжело раненая и обессиленная взрослая самка со вцепившемся в ее спину соболем была встречена здесь в середине ноября. А в январе–феврале 2021 г. в течение месяца на том же маршруте жертвами соболя стали три особи кабарги. Еще три кабарги, выбежавшие на лед речки при преследовании соболями, были обнаружены на боковых притоках р. Амга. В одном случае соболь, запрыгнув на кабаргу, грыз шею животного, в двух других случаях хищники, не отставая, преследовали своих жертв, держась от них на короткой дистанции. Соболи отстали только после того, как к ним вплотную приблизились люди на снегоходе. Такие случаи охоты со-

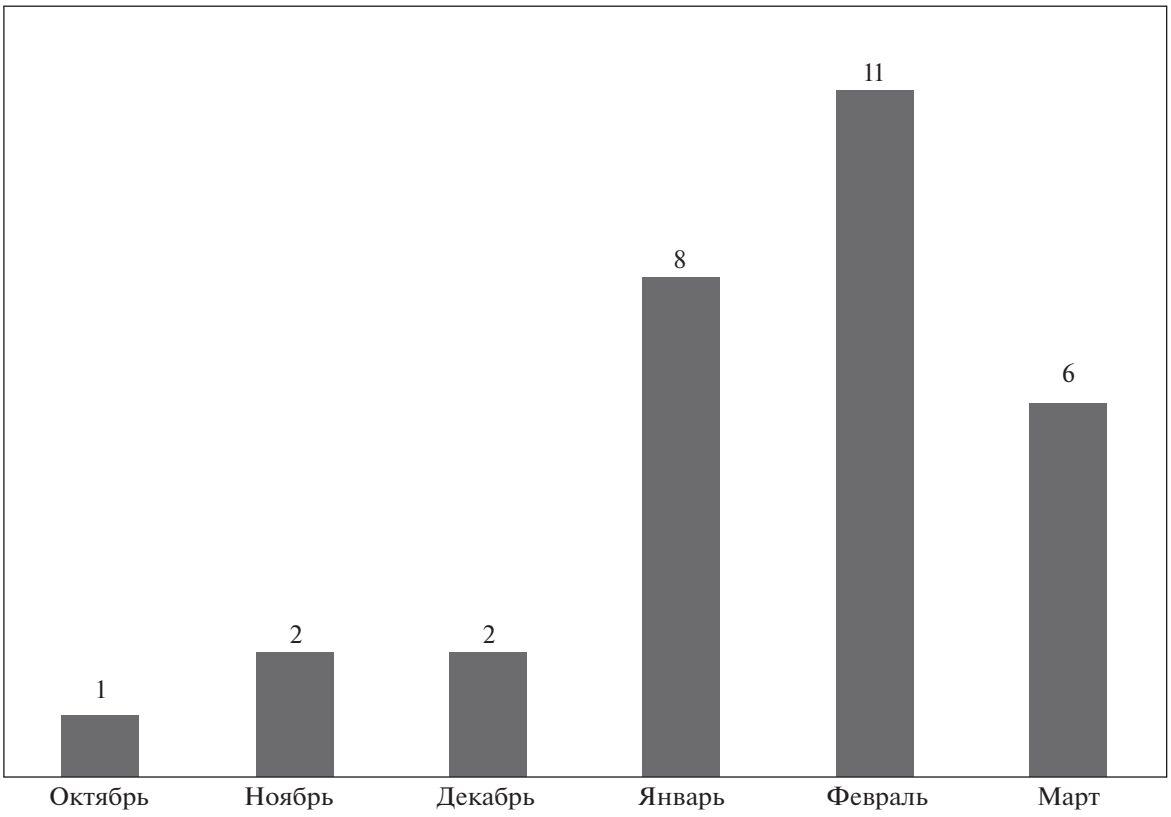


Рис. 1. Число случаев добычи соболем кабарги в Якутии (n = 30) в разные месяцы снежных периодов 1990–2021 гг.

боля зарегистрированы на этом участке только дважды за 30 лет постоянных наблюдений (сообщение председателя родовой общины "Кырбыкан" Иванова А.П.). Подобные случаи охоты соболя при аномально высоком снежном покрове отмечены в заповеднике "Столбы" (Красноярский край) зимами 2000/2001 гг. и 2009/2010 гг., когда жертвами хищников стали 5 и 16 кабарог соответственно (Смирнов и др., 2003; Кожечкин, Каспарсон, 2013).

В бесснежный период эпизоды добычи соболем кабарги регистрируются единично. Известен случай, когда в Сихотэ-Алинском заповеднике (Приморский край) 30 июля 2008 г. на сеголетка кабарги напал соболь, но охота хищника прервалась с появлением людей. Соболь успел нанести сеголетку прокусы у основания уха, на боку и около хвоста (Олейников, Зайцев, 2014). В Олекминском заповеднике также зарегистрирован один случай добычи хищником кабарги в бесснежный период (табл. 1). Останки молодой кабарги (предположительно, возрастная группа 2–3 года), задавленной соболем, обнаружены 30 июля 2009 г. на левом берегу р. Олекма в 700 м выше устья р. Мердон. Судя по размерам экскрементов и следам хищника на песке, кабарга была убита крупным соболем самцом. У своей жертвы хищник объел части головы и передних ног.

Таким образом, даже при достаточном количестве обычной пищи в летний период, соболь способен разнообразить рацион, охотясь на крупную жертву, что дополнительно характеризует широту трофической специализации вида.

Тем не менее соболь добывает кабаргу главным образом в зимний период (Москов, 1973; Смирнов и др., 2003; Доманов, 2012; Кожечкин, Каспарсон, 2013; Олейников, Зайцев, 2014). В Якутии этот хищник активизировал преследование и успешно добывал кабарог по мере нарастания мощности снежного покрова. Из всех зарегистрированных случаев охоты с октября по март (n = 30) наибольшее их число приходилось на многоснежную вторую половину зимы, достигая максимума в феврале (рис. 1). В первой половине зимы (октябрь–декабрь) доля удачных охот составила 16.7%, во второй половине зимы (январь–март) – 83.3% от всех случаев.

В половозрастном составе жертв соболя (n = 14) в Якутии самки кабарог преобладали над самцами (9 : 2), число сеголетков составило 3 особи. На юге Дальнего Востока число самок кабарги в добыче соболя также было больше (6 : 2), а на Ал-

тае этот показатель составлял (4 : 3) (Олейников, Зайцев, 2014). В заповеднике “Столбы” из 16 кабарог, добытых зимой 2008/2009 г., взрослых самцов было 4 особи, взрослых самок – 2 особи, сеголетков – две особи и один самец в возрасте 1–2 лет, пол других определить не удалось (Кожечкин, Каспарсон, 2013, цит. по: Олейников, Зайцев, 2014). Сравнительно малое число сеголетков и то, что соотношения самцов и самок в добыче соболя в Якутии и в других регионах были разные, позволяют предположить неизбирательность в добыче соболем кабарог разного пола и возраста. Вероятно, встречаемость жертв разного пола и возрастных групп в добыче хищника зависит от обилия и структуры группировок кабарги в каждой части ее ареала.

В Олекминском заповеднике на кабаргу охотились в основном самцы соболя, которые добыли 10 из 14 зарегистрированных жертв, в остальных случаях пол хищника не установлен (табл. 1). В 2017 г. только в первой декаде марта на маршруте длиной 35 км по р. Олекма найдены останки 4 кабарог, задавленных соболем (табл. 1), причем две особи были умерщвлены одним и тем же соболем-самцом. Первой жертвой этого соболя оказалась взрослая самка кабарги, у которой хищник объел только заднюю часть, оставив нетронутой остальную часть туши. Второй жертвой была самка-сеголеток, которая была съедена соболем частично. Туша этого сеголетка найдена возле левого берега Олекмы в 300 м от предыдущей жертвы. Можно сделать вывод (учитывая половой диморфизм и сложность охоты на кабаргу), что в Якутии, как и в других регионах, на охоте на крупную добычу специализируются в основном самцы (Олейников, Зайцев, 2014). Однако самки соболя тоже способны добывать кабаргу. В заповеднике “Столбы” известны три случая охоты самок соболя на кабаргу в зимние периоды 2000/2001 и 2009/2010 гг. В двух случаях жертвами хищников стали взрослые самки (Смирнов и др., 2003; Кожечкин, Каспарсон, 2013).

При умерщвлении кабарги соболь, как правило, запрыгивает на спину животного и наносит зубами многочисленные рваные раны на шее и затылке жертвы. В начале февраля 2021 г. на Верхоянском хребте в один и тот же день около автомобильной дороги вдоль горной реки, на большом расстоянии одна от другой, были обнаружены две израненные кабарги (самец и самка), пострадавшие от нападения двух разных соболей. У обоих соболи изгрызли шею и затылок, около раненой самки на снегу повсюду были разбросаны сгустки крови и клочья шерсти. При подходе людей эти тяжело раненые животные не смогли подняться с лежки. Добыче соболем кабарги обычно предшествует долгая и упорная погоня. Отмечены случаи погони протяженностью от 455 до 2500 м, в среднем 1419 м (Олейников, Зайцев, 2014). При этом путь хищника изобилует частыми нападениями, соболь пытается запрыгнуть на спину, удержаться на кабарге, прокусывая уязвимые части тела жертвы. Известны случаи, когда соболь во время погони нападал на кабаргу 31 раз, но животному удалось вырваться от хищника (Олейников, Зайцев, 2014). В другом случае соболю удалось умертвить свою жертву только после 45 нападений (Москов, 1973).

Добытую кабаргу соболь нередко утилизирует полностью, оставляя лишь кости, шерсть животного и содержимое желудка. В Олекминском заповеднике хищники объедали практически всю тушу животных в половине случаев из 14 (табл. 1). Соболи, как и в других регионах (Зырянов, 2009; Кожечкин, Каспарсон, 2013; и др.), особенно при отсутствии крупных конкурентов (Олейников, Зайцев, 2014), неоднократно возвращались к останкам кабарог, нередко устраивали убежища рядом с ними. У р. Олекма 6 февраля 2018 г. такое убежище было обнаружено среди береговых камней. Следующей ночью к останкам кабарги подходила росомаха, но, не доходя 5 м, ушла обратно.

Выход на скальный отстой, что спасает кабаргу при нападении некоторых видов хищников, не всегда обеспечивает ей защиту от соболя (Олейников, Зайцев, 2014). В заповеднике “Столбы” в январе–феврале жертвами самца соболя стали сразу 3 кабарги (взрослый самец, самка и молодой зверь), скатившиеся вниз со скалы под натиском хищника (Кожечкин, Каспарсон, 2013). Стереотип оборонительного поведения кабарги составляет бегство от соболя вниз по склону, выход к речкам, что характерно почти для всех наблюдений охот (Смирнов и др., 2003; Кожечкин, Каспарсон, 2013; Олейников, Зайцев, 2014). По данным Москова (1973), на р. Чуе (левый приток р. Хор, Хабаровский край) кабарга несколько раз, уходя от соболя, выбегала на наледь и след лыжни на льду реки. Очевидно, такие действия могут обеспечить кабарге большую возможность избежать гибели, если она выбежит на малоснежный участок наледи, русла реки, где сможет передвигаться гораздо быстрее соболя, чем по глубокому рыхлому снегу в лесу. Бегство по застывшей воде наледи, а также своеобразное отстаивание в полынье, нередко спасают кабаргу от соболя (Москов, 1973; Олейников, Зайцев, 2014).

Однако в условиях холодного климата Якутии зимой такая стратегия защиты кабарги от соболя не всегда эффективна. Температура воздуха зимой нередко снижается до – 50–60°С, происходит глубокое промерзание почвы, озер и водото-

ков, отсутствуют полыньи и наледи на реках. Незамерзающие участки на водотоках встречаются лишь в горной и горно-таежной провинции Южной и Северо-Восточной Якутии. В Центральной Якутии они отсутствуют. По нашим данным, все успешные охоты соболя на кабаргу заканчивались в прирусловой части рек в местах, где отсутствовали полыньи и крупные наледи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Соболь, как и другие хищники, добывающие кабаргу (волк, лисица, рысь, росомаха, харза), выполняет определенную биоценотическую роль в системе "хищник–жертва". Однако соболь не может быть отнесен к облигатным для кабарги хищникам. Преследование и добыча им кабарги в Якутии, как и в других регионах северной части ареала кабарги, активизируются только в некоторые многоснежные зимы при сокращении доступа к обычной пище. При этом некоторые соболи могут в большей мере специализироваться на ловле крупной добычи независимо от сезона года. Не исключена также возможность более значительного хищнического воздействия соболя на популяцию кабарги в бесснежный период года, которая из-за сложности наблюдения еще недооценена.

Оборонительное поведение кабарги может успешно реализоваться при уходе от хищника на приречные участки при наличии зимой больших наледей, открытой воды полыней. Поэтому в разных частях своего ареала кабарга имеет разные шансы спасения от нападений соболя в связи с тем, что защитные свойства местообитаний разные и зависят от наличия не только скальных отстоев, но прежде всего наледей и незамерзающих участков русел рек. Так, случаи регистрации жертв соболя в более южных частях ареала кабарги редки (Олейников, Зайцев, 2014), а на севере ареала в Якутии в многоснежные зимы встреч жертв этого хищника значительно больше, что связано преимущественно с недостатком защитных условий приречных местообитаний.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны за предоставленные сведения о хищничестве соболя А.П. Иванову и А.С. Коноровскому.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБПК СО РАН по проекту "Причинно-следственные основы динамики почвенного покрова и наземных экосистем криолитозоны на территории распространения легких пород в Центральной Якутии для разработки фундаментальных основ охраны квазиравновесных криоксерогенных территорий" (тема № 0297-2021-0044; рег. номер АААА-А21-121012190036-6) и Государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту "Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий" (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР № 121020500194-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аргунов А.В., Степанова В.В., Охлопков И.М., 2017. Динамика численности и использование ресурсов диких копытных в таежной части Якутии // Аграрный вестник Урала. № 7 (161). С. 4–11.

Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А., 2003. Соболь. Вятка: Кировская областная типография. 336 с.

Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П., 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука. 305 с.

Доманов Т.А., 2012. Распространение и численность кабарги (*Moschus M. moschiferus* Linnaeus, 1758) на хребте Тукурингра // Амурский зоологический журнал. Т. 4. № 2. С. 197–207.

Зайцев В.А., 2006. Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. 120 с.

Зырянов А.Н., 2009. Соболь Средней Сибири. Красноярск. 256 с.

Зырянов А.Н., Кожечкин В.В., 1990. Случаи нападения соболя на кабаргу // Вопросы охотоведения в Сибири. Красноярск. С. 69–74.

Кожечкин В., Каспарсон А., 2013. Поведение копытных и хищников в условиях многоснежной зимы // Охота и охотничье хозяйство. № 4. С. 14–16.

Москов В.А., 1973. Соболь и кабарга // Охота и охотничье хозяйство. № 4. С. 18–19.

Олейников А.Ю., Зайцев В.А., 2014. Охота соболя (*Martez zibellina*) на кабаргу (*Moschus Moschiferus*) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 119. № 6. С. 20–28.

Приходько В.И., 2003. Кабарга: происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация. М.: Геос. 443 с.

Сафронов В.М., Величенко В.В., Охлопков И.М., 2020. Популяционные особенности и промысел соболя в Якутии // Вестник охотоведения. Т. 17. № 2. С. 81–88.

Смирнов М., Туманов И., Кожечкин В., 2003. Кабарга и ее враги // Охота и охотничье хозяйство. № 9. С. 2–4.

Соболь, куница, харза, 1973. М.: Наука. 240 с.

CASES OF SABLE (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) HUNTING ON MUSK DEER (*MOSCHUS MOSCHIFERUS*, CETARTIODACTYLA, MOSCHIDAE) IN YAKUTIA

A. V. Argunov[1, *], D. I. Tirsky[2, **]

[1]*Institute of Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of the Sciences, Yakutsk, 677007 Russia*

[2]*Olekminsky State Nature Reserve, Olekminsk, 678100 Russia*

**e-mail: argal2@yandex.ru*

***e-mail: td1961@mail.ru*

In Yakutia, 31 cases of sable hunting for musk deer were registered in 1990–2021. The success of sable hunting for its prey is increased in snowy winters. Large adult sable males mainly specialize in the hunt for musk deer. There are more females than males in the sex and age composition of the predator's killed prey (1 : 4.5), the proportion of youngsters being the minimal. The largest number of sable attacks on musk deer is recorded in the second half of winter (83.3%) and reaches the maximum in February. Sable switches to large prey while reducing access to common food items (mouse-like rodents, berries, nuts, etc.) as the snow cover grows.

Keywords: predator, prey, sex, age composition, environmental factors

EDN: QRFCCC
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 709–717

УДК 599.742.41:591.53

ПИТАНИЕ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) В РАЗНЫЕ СЕЗОНЫ ГОДА В БОЛЬШЕХЕХЦИРСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

© 2022 г. К. Н. Ткаченко*

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,
Хабаровск, 680000 Россия
**e-mail: carnivora64@mail.ru*

Поступила в редакцию 27.03.2021 г.
После доработки 15.06.2021 г.
Принята к публикации 03.08.2021 г.

Исследовано сезонное питание соболя (*Martes zibellina* L. 1758) на основе материала, собранного в 1987–1996, 1998–2002, 2008, 2009, 2011, 2012 и 2014 гг., преимущественно в Большехехцирском заповеднике. Популяция соболя на хребте Хехцир, западную часть которого занимает заповедник, восстановлена искусственно, и соболи обитают здесь практически изолированно от видового ареала на Сихотэ-Алине. Основные объекты питания соболя в любое время года – млекопитающие (частота встреч (ч.в.) = 94.1%, кормовой коэффициент (К) = 84.8%), в частности полевки. Их роль среди его кормов зимой (ч.в. = 84.9%, К = 80.9%), весной (ч.в. = 82.0%, К = 80.0%), летом (ч.в. = 81.6%, К = = 71.3%) и осенью (ч.в. = 90.6%, К = 74.8%) различается очень незначительно. Растения – следующая после млекопитающих группа кормов, имеющая очень большое значение в рационе соболя (ч.в. = 26%, К = 12.4%). Он поедает семена и плоды 10 видов растений во все сезоны года, но решающее значение в его питании имеют семена и плоды кедра корейского (*Pinus koraiensis*), актинидии коломикта (*Actinidia kolomikta*) и омелы окрашенной (*Viscum coloratum*). Главное место среди растительных кормов соболя летом занимают плоды актинидии (ч.в. = 18.4%, К = 12.2%), осенью – семена кедра (ч.в. = 25.2%, К = 11.1%) и зимой – плоды омелы (ч.в. = 8.5%, К = 7.5%). Птицы – второстепенная группа кормовых объектов (ч.в. = 1.5%, К = 0.9%). Доля птиц в рационе соболя немного возрастает летом. Дополнительная сезонная группа кормов соболя – насекомые. Они (жуки – жужелицы, мертвоеды) играют заметную роль в его питании летом. Моллюски, мед и остатки пищи, выбрасываемые человеком, – случайные корма. Моллюски в небольшом количестве отмечены в рационе соболя летом, мед – зимой.

Ключевые слова: питание, сезонность, хребет Хехцир, Дальний Восток России

DOI: 10.31857/S0044513422040110

В настоящее время соболь (*Martes zibellina* L. 1758) – многочисленный вид Большехехцирского заповедника. Обычный на хребте Хехцир в XIX столетии (Маак, 1861) соболь был впоследствии полностью истреблен в результате неумеренного промысла (Казаринов, 1973). В целях акклиматизации на Хехцире было выпущено 157 соболей, отловленных в Верхнебуреинском р-не Хабаровского края: 43 особи в 1953 г., 105 особей – в 1954, 9 – в 1956 (Павлов и др., 1973). В настоящее время соболь широко распространен практически по всей территории заповедника (Казаринов, 1973; Долгих и др., 1993). На Хехцире, представляющем горно-лесной остров, образовалась жизнеспособная популяция, относительно изолированная от видового ареала на Сихотэ-Алине (Ткаченко, 2012) малооблесенными равнинными пространствами, преимущественно заболоченными, шириной 50–75 км (Васильев и др., 1985). Так, на лесо-луговых участках левобережья р. Чирки к югу от заповедника следы соболя отмечались редко и не далее 1.5 км от его границы.

На всем протяжении ареала детально изучено только зимнее питание соболя, в основном в промысловый сезон. Сведения о его летнем питании фрагментарны (Насимович, Тимофеев, 1973). Заметно не изменилась ситуация и до настоящего времени. Так, в большинстве работ подробно освещалось только зимнее питание соболя в разных местах ареала, в частности на Дальнем Востоке (Дулькейт, 1957; Абрамов, 1967; Казаринов, 1973а; Дубинин, 2010; Чепрасов, Мордосов, 2011; Монахов, 2016; Xu et al., 1996 и др.). В некоторых публикациях сведения о рационе соболя давались без разделения на сезоны года, при этом в одних

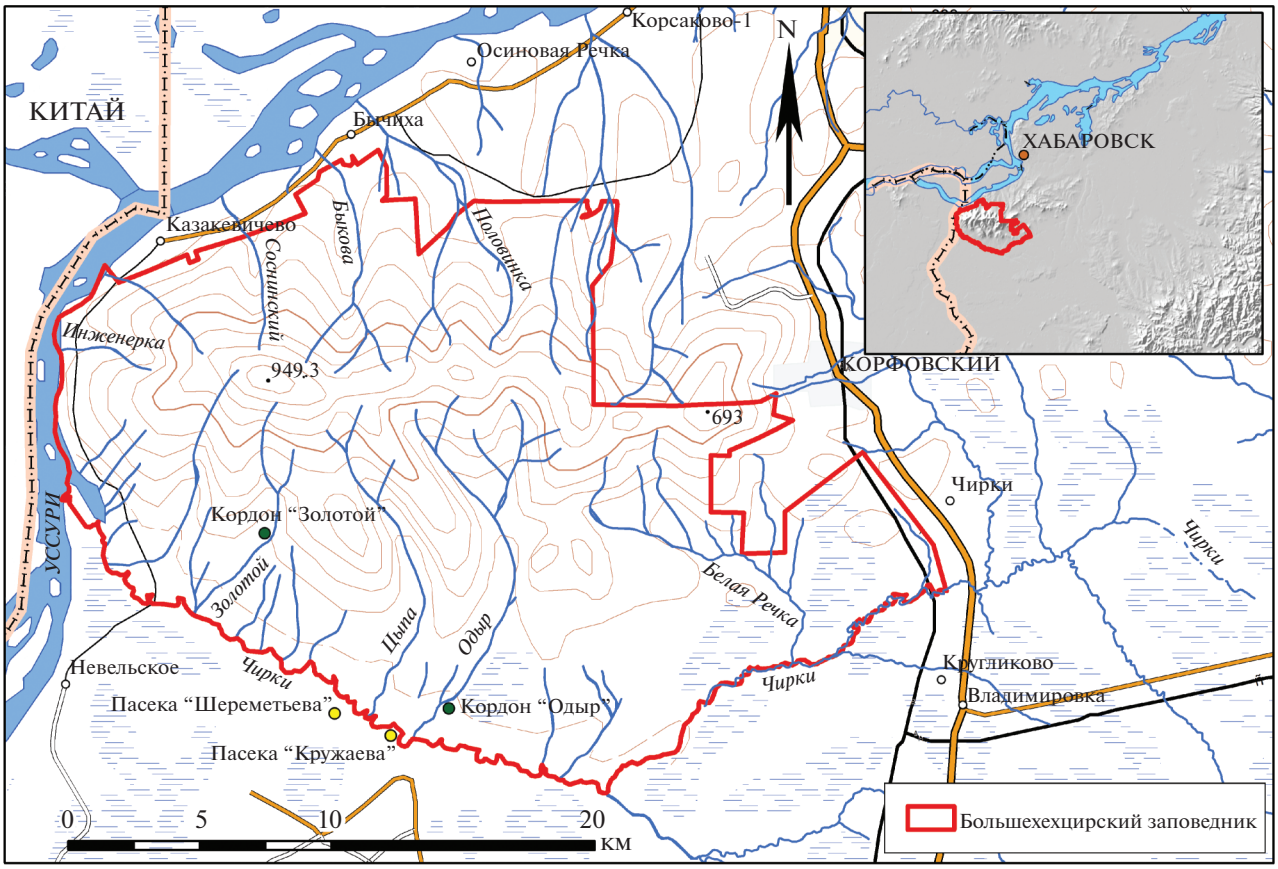


Рис. 1. Район исследований.

из этих публикаций не были указаны месяцы сбора материала (Бромлей, 1956; Даренский, 1982; Поддубная, 1995), в других – были обобщены данные за осенне-зимний период (Залесов, 1982) или за период август–февраль (Астафьев, 1990). Иногда исследователи при описании питания разделяли год на два сезона – зимний и летний (Раевский, 1947; Маковкин, 1979; Колобаев, Попов, 1990). Сезонный состав кормов соболя детально рассматривался весьма редко и только для отдельных частей его ареала, например для восточной части о-ва Хоккайдо в Японии (Murakami, 2003). Таким образом, несмотря на большое количество сведений по его питанию, информации о рационе соболя в теплое время года (весна, лето, осень) и подробного анализа сезонной смены кормов, особенно для юга Дальнего Востока, очень мало.

Район исследований. Большехехцирский заповедник (площадь 453.4 км^2), расположенный при устье р. Уссури в западной части хребта Хехцир, окружен многочисленными населенными пунктами, дачами, дорогами, сельскохозяйственными землями. В 15 км к северу от заповедника находится один из крупнейших городов Дальнего Востока – Хабаровск (рис. 1). В непосредственной близости от восточной границы заповедника расположены оживленные железнодорожная и автомобильная магистрали Хабаровск–Владивосток. Основной рельеф в заповеднике горный с мягкими сглаженными очертаниями (наибольшая высота 949.3 м над ур. м.) (Макаров и др., 1986). Преобладающий тип растительности лесной (Бабурин, Васильев, 1986).

Цель настоящей работы – характеристика питания соболя, а также анализ сезонной смены кормов и их значимости в его рационе в разные сезоны года в искусственно восстановленной (практически изолированной на хребте Хехцир) популяции в Большехехцирском заповеднике.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали круглогодично преимущественно в Большехехцирском заповеднике, а также в его охранной зоне (ширина 1 км). Автор проводил исследования в 1989–1996, 1998–2002, 2008, 2009, 2011, 2012 и 2014 гг. Кроме того, в его распоряжение С.В. Иванов передал 51 экз. высушен-

ных экскрементов соболя, собранных им в заповеднике в 1987–1989 гг.

Обработано 392 пробы экскрементов (из них только две найдены на сопредельной территории в непосредственной близости от северо-восточной границы заповедника). Среди разобранных экскрементов 106 экз. собрано зимой (декабрь–февраль), 78 – весной (март–май), 49 – летом (июнь–август) и 159 – осенью (сентябрь–ноябрь). Также осмотрены содержимое одного желудка, девять останков пищи; один раз по следам отмечена погоня соболя за зайцем-беляком (*Lepus timidus*).

Экскременты этикетировали на месте сбора, упаковывали в отдельные пакеты и в дальнейшем подвергали детальному изучению. Их (а также содержимое желудка) промывали в почвенном сите с диаметром отверстия 1 мм, просушивали и устанавливали видовую принадлежность по непереваренным остаткам пищи (шерсть, перья, кости, зубы, хитиновый покров, семена растений и т.д.). Глазомерно определяли объемное соотношение остатков разных животных и растений.

Соотношение пищевых объектов в экскрементах определяли методом подсчета частоты встреч (ч.в., %) остатков по их видовой принадлежности (Жарков и др., 1932) суммарно для каждого сезона и суммарно для всей выборки. В то же время вычисляли кормовой коэффициент (К, %), для этого частоту встреч (%) непереваренных остатков каждого из разных видов кормов в экскрементах умножали на объем этих остатков и делили на 100. Затем складывали полученные значения и от общей суммы определяли их процентное отношение (Иванова, 1962), также суммарно для каждого сезона и суммарно для всей выборки.

Для сравнения питания соболя по кормовому коэффициенту в разные сезоны года проводили статистический анализ с использованием χ^2-критерия (Плохинский, 1980). Значение $p < 0.05$ рассматривали как минимальный уровень, определяющий значимость.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав кормов соболя в Большехехцирском заповеднике очень разнообразен, это млекопитающие, птицы, насекомые, моллюски, растения, мед (рис. 2).

Млекопитающие – главные объекты в питании соболя круглогодично (ч.в. = 94.1%, К = 84.8%) (рис. 2). Среди них основу питания соболя во все сезоны года составляют полевки (ч.в. = 86.2%, К = 77.1% – суммарно для всей выборки). Их роль среди его кормов зимой (ч.в. = 84.9%, К = 80.9%), весной (ч.в. = 82.0%, К = 80.0%), летом (ч.в. = = 81.6%, К = 71.3%) и осенью (ч.в. = 90.6%, К = = 74.8%) различается настолько незначительно, что не подтверждается статистически (χ^2 = 2.6, df = 2, p > 0.20). Преимущественно поедаются красно-серая (*Craseomys rufocanus*) и красная (*Myodes rutilus*) полевки. Встречаемость остатков восточной полевки (*Alexandromys fortis*) в его экскрементах несколько ниже, чем остатков двух предыдущих видов вместе (табл. 1).

Северная пищуха (*Ochotona hyperborea*) поедается соболем неохотно (ч.в. = 5.6%, К = 5.3% – суммарно для всей выборки). Встречаемость ее остатков в экскрементах резко возрастает лишь весной. В этот сезон года из-за ухудшения кормовой базы соболь начинает больше охотиться на пищуху. Летом, когда много разнообразных кормов, она вообще отсутствует в его питании (табл. 1).

Очень редко и не во все сезоны года соболь поедает восточноазиатскую мышь (*Apodemus peninsulae*) и бурозубок (*Sorex* sp.) (табл. 1). В заповеднике на этих животных он специально не охотится и добывает случайно или при недостатке основных кормов.

Белка (*Sciurus vulgaris*) крайне редко добывается соболем. В заповеднике только один раз в марте 2002 г. были найдены останки белки, задавленной и съеденной соболем на льду ручья (левый приток р. Быкова).

Заяц-беляк не отмечен в питании соболя. Лишь однажды в начале апреля 1990 г. встречены следы погони соболя за зайцем, результаты которой не выяснены, вниз по заснеженному склону, спадающему справа к ручью Соснинскому.

Изредка соболь поедает павших и погибших копытных. Так, в желудке самки соболя, добытой браконьером в бассейне р. Половинки в марте 1996 г., найдена шерсть сибирской косули (*Capreolus pygargus*).

Остатки **птиц** редко отмечаются в экскрементах соболя (ч.в. = 1.5%, К = 0.9% – суммарно для всей выборки). Их значение несколько повышается летом (табл. 1, рис. 2), но статистически недостоверно ни по сравнению с показателями зимы (χ^2 = 1.1, df = 1, p > 0.20), ни по сравнению с показателями весны (χ^2 = 0.5, df = 1, p > 0.20). Осенью птицы среди кормов соболя не отмечены.

Летом соболь добывает не только взрослых птиц, но и разоряет их гнезда. Так, 29 июня 2014 г. автор наблюдал самку соболя, которая несла в пасти трех начавших оперяться птенцов мелкой воробьиной птицы для своего потомства (два соболенка). Убежище ее выводка находилось в дровянике кордона “Одыр” (рис. 1).

Среди найденных останков птиц – жертв соболей – зимой (январь–февраль) отмечены два рябчика (*Tetrastes bonasia*) и один седой дятел (*Picus canus*), весной (март) – один рябчик. Кроме того, соболь может поедать и трупы птиц. Так, 7 апреля 2000 г. в долине р. Инженерка автор на-

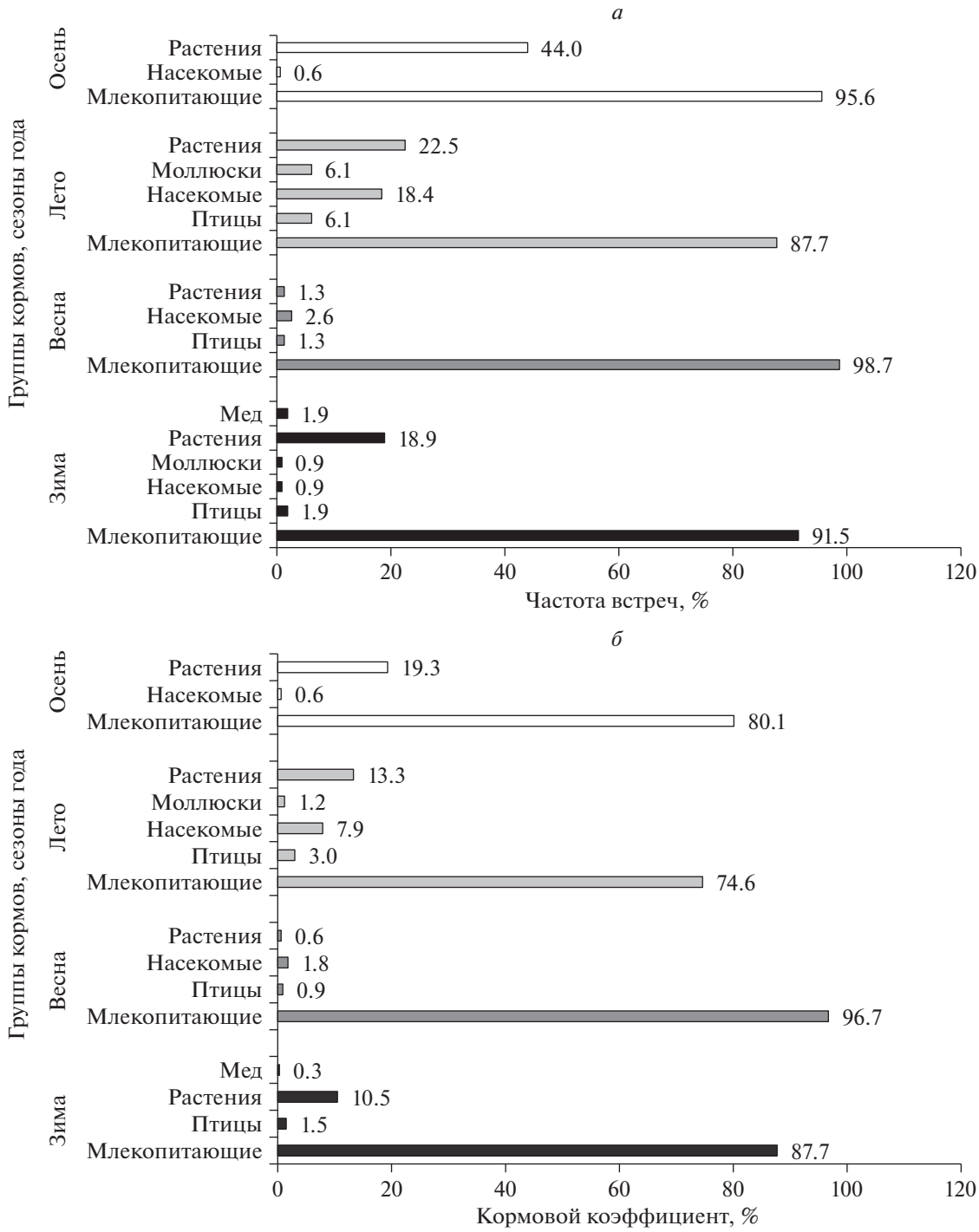


Рис. 2. Соотношения групп кормов в питании соболя по сезонам года, частота встреч (*а*) и кормовой коэффициент (*б*).

блюдал, как этот хищник выкопал из-под снега мертвого рябчика и поедал его.

Насекомые регистрировались в питании соболя круглый год (ч.в. = 3.3%, К = 1.6%). В экскрементах соболя, собранных зимой, фрагменты хитинового покрова насекомого – лесного клопа (Pentatomoidea) – обнаружены единично (табл. 1). Значение насекомых в его рационе повышается от весны к лету (различия не установлены – $\chi^2 = 0.3$, df = 2, $p > 0.20$), а осенью падает, что статистически подтвердилось ($\chi^2 = 8.5$, df = 1, $p < 0.005$) (рис. 2). Весной и летом соболь поедает жуков (Coleoptera) – жужелиц (Carabidae) и мертвоедов (Silphidae). Осенью среди его кормов из группы

Таблица 1. Встречаемость (ч.в., %) и кормовой коэффициент (К, %) объектов питания соболя в разные сезоны года в Большехехцирском заповеднике

Объект питания	Зима (n = 106)		Весна (n = 78)		Лето (n = 49)		Осень (n = 159)	
	ч.в.	К	ч.в.	К	ч.в.	К	ч.в.	К
Красно-серая и красная полевки	65.1	57.7	55.1	52.7	71.4	61.0	53.5	37.3
Восточная полевка	24.5	21.2	25.6	24.7	12.3	8.3	40.9	31.8
Полевки, ближе не определены	2.8	2.0	2.6	2.6	2.0	2.0	9.4	5.7
Восточноазиатская мышь	0.9	1.0	1.3	1.3	–	–	0.6	0.6
Грызуны, ближе не определены	–	–	–	–	6.1	3.3	1.3	0.8
Северная пищуха	5.7	4.7	15.4	15.4	–	–	2.5	2.3
Бурозубка, ближе не определена	1.9	0.1	–	–	–	–	1.9	0.6
Млекопитающие, ближе не определены	0.9	1.0	–	–	–	–	1.3	1.0
Птицы, ближе не определены	1.9	1.5	1.3	0.9	6.1	3.0	–	–
Жуки (жужелицы, мертвоеды)	–	–	2.6	1.8	18.4	7.9	–	–
Лесной клоп, ближе не определен	0.9	<0.1	–	–	–	–	–	–
Короткощекая оса, ближе не определена	–	–	–	–	–	–	0.6	0.6
Улитка, ближе не определена	0.9	<0.1	–	–	6.1	1.2	–	–
Кедр корейский	9.4	3.0	–	–	2.0	0.4	25.2	11.1
Актинидия коломикта	–	–	–	–	18.4	12.2	10.7	3.4
Виноград амурский	–	–	–	–	–	–	7.5	2.8
Лимонник китайский	–	–	–	–	–	–	1.9	0.6
Жимолость съедобная	–	–	–	–	2.0	0.7	–	–
Элеутерококк колючий	–	–	–	–	–	–	1.3	0.3
Шиповник, ближе не определен	–	–	–	–	–	–	0.6	0.2
Рябина амурская	–	–	1.3	0.6	–	–	1.3	0.3
Бархат амурский	–	–	–	–	–	–	0.6	<0.1
Омела окрашенная	8.5	7.5	–	–	–	–	3.1	0.6
Растения (плоды), ближе не определены	0.9	<0.1	–	–	–	–	–	–
Мед	1.9	0.3	–	–	–	–	–	–
Всего		100		100		100		100

Примечание. n – число экскрементов (всего n = 392), прочерк – объект питания не отмечен.

"насекомые" отмечена короткощекая оса (*Vespula* sp.). Экскременты соболя полностью состояли из остатков самцов и самок этих ос, а также их личинок, т.е. хищник разорил гнездо.

Среди **моллюсков** (ч.в. = 1%, К = 0.2% – суммарно для всей выборки) в экскрементах соболя крайне редко отмечались остатки раковин улитки (*Bradybaena* sp.): летом трижды и один раз зимой (табл. 1, рис. 2).

Растения. В Большехехцирском заповеднике плоды и семена растений – вторая по значимости группа кормов соболя после млекопитающих (ч.в. = 26%, К = 12.4% – суммарно для всей выборки). Они поедаются преимущественно летом, осенью и зимой, весной их доля крайне низкая (рис. 2). В питании соболя отмечены плоды и семена 10 видов растений. Среди них, в качестве кормовых объектов, решающее значение имеют только три вида: кедр корейский (*Pinus koraiensis*), актинидия коломикта (*Actinidia kolomikta*) и омела окрашенная (*Viscum coloratum*). Неоднократно остатки семян и плодов этих растений занимали 100% объема экскрементов. Роль каждого из этих кормов в рационе соболя неодинакова в разные сезоны года (табл. 1). В частности, летом в растительной пище хищника плоды актинидии занимают наибольшую часть. Причем он начинает поедать их еще несозревшими. Так, экскременты соболя, в которых содержались остатки плодов актинидии, автором отмечались с третьей декады июля, но созревают плоды актинидии в конце августа–начале сентября (Комарова и др., 2012). Осенью наиболее важным кормом становятся семена кедра корейского, второстепенным кормом –

плоды актинидии и винограда амурского (*Vitis amurensis*), что оказалось статистически значимым (χ^2 = 17.4, df = 2, p < 0.001). Зимой существенно возрастает роль плодов омелы окрашенной и снижается роль семян кедра (это подтвердилось статистически – χ^2 = 10.5, df = 1, p < 0.002). Поедать плоды омелы соболь начинает с октября. Пройдя его пищеварительный тракт, плоды сохраняют ярко-красную окраску. При этом от экскрементов соболя тяжи клейкой мякоти плодов омелы вытягивались до 70 см по его следам на снегу. Плоды лимонника китайского (*Schizandra chinensis*), жимолости съедобной (*Lonicera edulis*), элеутерококка колючего (*Eleutherococcus senticosus*), шиповника (*Rosa* sp.), рябины амурской (*Sorbus amurensis*) и бархата амурского (*Phellodendron amurensis*) очень редко поедаются соболем, и их можно считать дополнительными кормами (табл. 1).

Мед наиболее редкий объект питания соболя (ч.в. = 0.5%, К = 0.1% – суммарно для всей выборки), и отмечен в рационе только зимой (табл. 1, рис. 2). Так, 2 декабря 1998 г. в левобережной долине ручья Золотого в стволе живой осины (*Populus tremula*) диаметром 40 см обнаружено дупло с гнездом медоносной пчелы (*Apis mellifera*), куда залезал соболь и кормился сотами с медом. Они большей частью были съедены животным. Вероятно, в теплое время года рой пчел улетел с одной из пасек, расположенных в охранной зоне к югу от заповедника. Вход в дупло имел форму вертикально вытянутой щели высотой 25 см и шириной семь. Располагался он на высоте 140–150 см от поверхности земли. К дереву вели многочисленные, хорошо натоптанные тропы соболя. Вокруг ствола снег был сильно истоптан им (особенно большая площадка со стороны входа в дупло). В этом месте найдены мертвые пчелы, лежавшие на снегу, и экскременты соболя, содержавшие воск от сот.

Изредка соболь приближается к лесным кордонам и поедает пищевые отходы, выбрасываемые человеком. Так, 30–31 марта 1999 г. в разное время суток две особи, привлеченные остатками сгущенного молока и тушенки из вскрытых банок, которые были составлены на полу веранды кордона “Золотой”, проникали на эту веранду через приоткрытую дверь (в это время на кордоне жили два человека) (рис. 1). Предпочитали соболи сгущенное молоко, потому что банки из-под него всегда вылизывались начисто изнутри. По размерам следов, а также при помощи пленочной фотоловушки TrailMaster выяснено, что более крупный соболь приходил днем, более мелкий – ночью. Они хорошо различались по величине и форме горловых пятен.

Достоверные различия найдены между зимним и весенним питанием соболя (χ^2 = 11.5, df = 4, p < < 0.025), весенним и летним (χ^2 = 20.5, df = 4, p < 0.001), летним и осенним (χ^2 = 11.7, df = 4, p < < 0.02). Не отмечено различий лишь между осенним и зимним рационами (χ^2 = 5.4, df = 4, p > > 0.20). Различия обусловливаются не только неодинаковым соотношением кормов в питании соболя в разные сезоны года, но и определяющим значением основных. Так, зимой главную роль в рационе соболя играют корма из групп млекопитающих и растений, весной – только из группы млекопитающих, летом – из групп млекопитающих, насекомых и растений, осенью – из групп млекопитающих и растений. Осенью, как и зимой, основными группами кормов являются млекопитающие и растения, поэтому различий в рационах не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полевки – основной объект питания соболя в Большехехцирском заповеднике. При этом роль красно-серой полевки среди его кормов, очевидно, выше, чем красной, потому что она здесь более многочисленный вид (Долгих и др., 1993). В экскрементах соболя, собранных в заповеднике, остатки восточной полевки встречаются нередко (табл. 1). Это связано с тем, что она глубоко проникает в глубь лесов (основные места обитания соболя). По данным Долгих (1995), в горы восточная полевка вселяется по долинам рек (вплоть до каменноберезников главного водораздела Большого Хехцира, где образует устойчивые поселения). В годы пика численности и при длительных высоких паводках этот вид широко заселяет массивы широколиственных лесов (улов до 10–20% на 100 ловушко-ночей), частично оттесняя обитающую там красно-серую полевку (Долгих и др., 1993). Преобладание в питании соболя полевок характерно и для других частей его ареала. При этом в его рационе большое значение имеют красно-серая и красная полевки и, как правило, невысокое – серые полевки (Абрамов, 1967; Насимович, Тимофеев, 1973; Юдин, 1976; Чернявский, 1984; Дубинин, 2010; Сафронов, Аникин, 2000; Седалищев и др., 2011; Монахов, 2016; Xu et al., 1996; Bao et al., 2003 и др.).

Обычно пищуха редко встречается в питании соболя (Гептнер и др., 1967; Захаров и др., 2016; данные автора). Летом значение пищухи в питании соболя становится еще ниже (Гептнер и др., 1967), что сходно с данными автора (табл. 1).

Остатки восточноазиатской мыши редко отмечаются в экскрементах соболя в заповеднике (табл. 1). Близкие данные получены для других районов Приамурья и для гор Большого Хингана в Китае, где эта мышь совсем не отмечена в его осенне-зимнем рационе (Абрамов, 1967; Казаринов, 1973а; Залесов, 1982; Buskirk et al., 1996). Од-

нако в Среднем (Бромлей, 1956) и Южном Сихотэ-Алине (Маковкин, 1979; Поддубная, 1995), расположенных южнее Большехехцирского заповедника, восточноазиатская мышь – один из основных кормовых объектов соболя. Бурозубки, как правило, редко поедаются этим хищником (Чернявский, 1984; Поддубная, 1995; Чепрасов, Мордосов, 2011; Монахов, 2016; данные автора).

В заповеднике встречаемость остатков птиц в экскрементах соболя низка (табл. 1, рис. 2). Близкие значения получены в Сихотэ-Алинском заповеднике (Астафьев, 1990), но в Лазовском заповеднике птицы поедаются соболем гораздо чаще (Маковкин, 1979). На территории Большехехцирского заповедника они не отмечены в питании этого вида осенью (табл. 1), что сходно с данными с востока о-ва Хоккайдо в Японии (Murakami, 2003). Возможно, осенью, из-за обилия других кормов, в частности растительных, соболь охотится на птиц крайне редко.

Насекомые обычны в летнем питании соболя как в Большехехцирском заповеднике (табл. 1, рис. 2), так и в Зейском и Лазовском заповедниках (Маковкин, 1979; Колобаев, Попов, 1990).

Моллюски изредка отмечаются в питании соболя в заповеднике (табл. 1, рис. 2). Ранее лишь один раз указывалось, что хищник может добывать их случайно, хотя конкретные данные не были приведены (Абрамов, 1967).

Плоды и семена растений – одни из основных после млекопитающих объектов питания соболя, как в заповеднике, так и в других частях его ареала (Насимович, Тимофеев, 1973; Маковкин, 1979; Залесов, 1982; Астафьев, 1990; Murakami, 2003 и др.). В условиях заповедника они поедаются круглогодично. При этом плоды и семена разных видов растений имеют значение лишь в определенные сезоны года в заповеднике (табл. 1). Семена кедра корейского – один из основных растительных кормов соболя не только в заповеднике (табл. 1), но и в других местах Приамурья и Приморья (Маковкин, 1979; Залесов, 1982; Астафьев, 1990 и др.). Остатки плодов актинидии часто встречаются в экскрементах и желудках зверьков и, таким образом, имеют для соболя важное значение как в заповеднике (табл. 1), так и в более южных местах его обитания (Маковкин, 1979; Астафьев, 1990; Поддубная, 1995; Murakami, 2003). Омела окрашенная, как пищевой объект соболя, указывалась только для Большехехцирского заповедника (Ткаченко, 1997), для других районов юга Дальнего Востока России, где распространено это растение, оно не отмечено в его питании (Бромлей, 1956; Абрамов, 1967; Казаринов, 1973а; Маковкин, 1979; Астафьев, 1990; Поддубная, 1995).

В заповеднике мед для соболя, по-видимому, очень привлекательный, но крайне редкий кормовой объект (табл. 1, рис. 2). Это предположение косвенно подтверждают случаи, когда зимой соболи заходят на пасеки, расположенные в охранной зоне заповедника. Они проникают в омшаники, где в холодное время года хранятся ульи с пчелами, и питаются медом и самими пчелами. Так, в декабре 2008 г. вблизи пасеки “Кружаева” отмечены свежие следы соболя и найдены его экскременты, содержавшие воск от пчелиных сот, а также крыло и фрагменты хитинового покрова медоносной пчелы. В апреле 2016 г. на пасеке “Шереметьева” в омшанике обнаружен труп соболя, погибшего зимой (рис. 1). Хотя мед отмечен в питании соболя только зимой, но очевидно, им он может питаться в любое время года, когда его найдет.

Соболи, приходившие на кордон “Золотой”, вели себя очень сходно с животными, посещавшими охотничьи избушки, что было описано ранее (Бакеев и др., 2003). По данным этих авторов, соболи чаще подходят к избушкам в годы, когда отмечается недостаток традиционных кормов.

ВЫВОДЫ

Млекопитающие – основная (для всех сезонов года) группа кормов соболя в Большехехцирском заповеднике. Растения – следующая после млекопитающих группа кормов, которая также имеет очень большое значение.

Среди млекопитающих ведущую роль в питании соболя в любое время года играют полевки, преимущественно красно-серая и красная. Несколько меньше значение восточной полевки. Ко второстепенным пищевым объектам соболя относится северная пищуха, доля которой заметно повышается только весной. Остальные виды млекопитающих, используемые соболем в пищу, – дополнительные корма.

Соболь поедает семена и плоды 10 видов растений во все сезоны года, но важное значение имеют семена и плоды лишь трех видов – кедра корейского, актинидии коломикта и омелы окрашенной. При этом плоды актинидии главное место занимают летом, семена кедра – осенью и плоды омелы – зимой. Плоды винограда амурского – второстепенные объекты питания соболя осенью, плоды остальных шести видов растений – дополнительные. Доля растений в рационе соболя очень низка весной и наиболее велика осенью, когда созревают семена и плоды большинства видов. Плоды омелы окрашенной среди пищевых объектов отмечены только в Большехехцирском заповеднике.

Птицы – второстепенная группа кормовых объектов. В питании соболя они не зафиксированы только осенью. Доля птиц в рационе слабо возрастает летом.

Насекомые – дополнительная сезонная группа кормов. Они поедаются соболем в теплое время года (весна–осень), но наиболее характерны (жуки – жужелицы, мертвоеды) для летнего питания.

К случайным кормам соболя относятся моллюски, мед и остатки пищи, выбрасываемые человеком. Моллюски и мед – сезонные пищевые объекты, но моллюски отмечены в его рационе летом, мед – зимой. По-видимому, медом соболь может питаться в любое время года. Вероятно, это крайне редкий, но очень привлекательный корм. Моллюски и мед зарегистрированы в питании соболя только в Большехехцирском заповеднике.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А.М. Долгих (Большехехцирский заповедник), А.Ю. Олейникову (ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск) и С.Н. Шереметьеву за помощь в сборе материала, а также С.В. Иванову, предоставившему мне собранные им экскременты соболя для дальнейшего анализа. Я признателен А.С. Лелею (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток) за определение перепончатокрылых насекомых, А.М. Долгих (Большехехцирский заповедник) и В.Г. Юдину (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток) за содействие в определении мелких млекопитающих, А.В. Остроухову (ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск) за поддержку при составлении карты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов К.Г., 1967. Соболь в охотничьем хозяйстве Дальнего Востока. М.: Наука. 116 с.

Астафьев А.А., 1990. Сравнительное питание некоторых видов куньих Среднего Сихотэ-Алиня // Экологические исследования в Сихотэ-Алинском заповеднике. (Особенности экосистем пояса дубовых лесов). Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 104–116.

Бабурин А.А., Васильев Н.Г., 1986. Растительность // Флора и растительность Большехехцирского заповедника (Хабаровский край). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 184–209.

Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А., 2003. Соболь. 2-е изд., перераб. и доп. Вятка. 336 с.

Бромлей Г.Ф., 1956. Материалы по экологии соболя и харзы, распространенных в Приморском крае // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М.: Сельхозгиз. С. 5–19.

Васильев Н.Г., Матюшкин Е.Н., Купцов Ю.В., 1985. Большехехцирский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Дальнего Востока СССР. М.: Мысль. С. 130–146.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г., 1967. Млекопитающие Советского Союза. Морские коровы и хищные. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа. 1004 с.

Даренский А.А., 1982. Современное состояние и хозяйственное использование ресурсов соболя на юге Дальнего Востока, некоторые вопросы его экологии в Приморье и Приамурье // Охрана хищных млекопитающих Дальнего Востока. Владивосток. С. 49–52.

Долгих А.М., 1995. Новые места находок ранее известных видов. Фауна // Летопись природы Большехехцирского государственного природного заповедника 1994 года. Книга 25. Бычиха. С. 91–92.

Долгих А.М., Черных П.А., Ткаченко К.Н., 1993. Млекопитающие // Флора и фауна заповедников. Вып. 53. Позвоночные животные Большехехцирского заповедника (Аннотированные списки видов). М.: ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова РАН. С. 45–55.

Дубинин Е.А., 2010. О половом диморфизме в зимнем питании соболя (*Martes zibellina* L.) // Экология. № 3. С. 207–211.

Дулькейт Г.Д., 1957. Вопросы экологии и количественного учета соболя. М. 99 с.

Жарков И.В., Теплов В.П., Тихвинский В.И., 1932. Материалы по питанию лисицы (*Vulpes vulpes*) в Татарской республике // Работы Волжско-Камской зональной охотничье-промысловой биологической станции. Вып. 2. Казань. С. 14–22.

Залесов А.С., 1982. Особенности осенне-зимнего питания соболя Верхнего и Среднего Приамурья // Охрана хищных млекопитающих Дальнего Востока. Владивосток. С. 52–54.

Захаров Е.С., Сафронов В.М., Павлова А.И., 2016. Зимнее питание соболя (*Martes zibellina* L.) в Якутии // Достижения науки и техники АПК. Т. 30. № 11. С. 82–87.

Иванова Г.И., 1962. Сравнительная характеристика питания лисицы, барсука и енотовидной собаки в Воронежском заповеднике // Ученые записки Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина. № 186. С. 212–222.

Казаринов А.П., 1973. Фауна позвоночных Большехехцирского заповедника // Зоогеография. Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 11. Хабаровск. С. 3–29.

Казаринов А.П., 1973а. Южная и средняя части Дальнего Востока. Соболь // Соболь, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука. С. 104–110.

Колобаев Н.Н., Попов А.В., 1990. Соболь в Зейском заповеднике // Заповедники Амурской области. Благовещенск: АмурКНИИ ДВО АН СССР. С. 62–70.

Комарова Т.А., Орехова Т.П., Приходько О.Ю., 2012. Кустарники и деревянистые лианы Южного Сихотэ-Алиня: экологическая толерантность, развитие и продуктивность. Владивосток: Дальнаука. 203 с.

Маак Р., 1861. Путешествие по долине реки Уссури. СПб. 224 с.

Макаров Ю.М., Мельникова А.Б., Бабурин А.А., 1986. Физико-географическая характеристика // Флора и растительность Большехехцирского заповедника (Хабаровский край). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 4–12.

Маковкин Л.И., 1979. К питанию соболя на юге Приморья // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы всесоюзного совещания. М.: Наука. С. 284–286.

Монахов В.Г., 2016. Сравнительная характеристика зимнего питания соболя (*Martes zibellina*) и лесной

куницы (*Martes martes*, Carnivora, Mustelidae) в Приуралье // Зоологический журнал. Т. 95. № 9. С. 1087–1095.

Насимович А.А., Тимофеев В.В., 1973. Географические особенности питания. Соболь // Соболь, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука. С. 32–35.

Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г., 1973. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во. Кировское отделение. 536 с.

Плохинский Н.А., 1980. Алгоритмы биометрии. М.: изд-во Московского университета. 150 с.

Поддубная Н.Я., 1995. Насекомоядные, зайцеобразные, грызуны и трофически связанные с ними хищные млекопитающие лесов восточных склонов Южного Сихотэ-Алиня. Череповец: изд-во ЧГПИ им. А.В. Луначарского. 121 с.

Раевский В.В., 1947. Жизнь Кондо-Сосвинского соболя. М.: Главное управление по заповедникам. 222 с.

Сафронов В.М., Аникин Р.К., 2000. Экология соболя, *Martes zibellina* (Carnivora, Mustelidae), в Северо-Восточной Якутии // Зоологический журнал. Т. 79. № 4. С. 471–479.

Седалищев В.Т., Однокурцев В.А., Охлопков И.М., 2011. К экологии соболя (*Martes zibellina* L., 1758) Юго-Западной Якутии // Вестник охотоведения. Т. 8. № 2. С. 130–138.

Ткаченко К.Н., 1997. Особенности питания соболя и колонка в Большехехцирском заповеднике // III Дальневосточная конференция по заповедному делу. Владивосток: Дальнаука. С. 117.

Ткаченко К.Н., 2012. Соболь, колонок и американская норка в Большехехцирском заповеднике // Актуальные проблемы современной териологии. Новосибирск: ООО “Сибрегион Инфо”. С. 182.

Чепрасов М.Ю., Мордосов И.И., 2011. Материалы по питанию соболя в бассейне среднего течения р. Колыма // Вестник СВФУ. Т. 8. № 2. С. 36–41.

Чернявский Ф.Б., 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука. 388 с.

Юдин В.Г., 1976. Питание соболя и лисицы на острове Монерон // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Труды Биолого-почвенного института. Т. 37 (140). Владивосток. С. 131–134.

Bao X., Ma J., Zhang Y., 2003. Analysis of seasonal diet composition of sable (*Martes zibellina*) in Daxinganling mountains, northeastern China // Acta Theriologica Sinica. V. 23. № 3. P. 203–207.

Buskirk S.W., Ma Y., Xu L., Jiang Z., 1996. Diets of, and prey selection by, sables (*Martes zibellina*) in northern China // Journal of Mammalogy. V. 77. № 3. P. 725–730.

Murakami T., 2003. Food habits of the Japanese sable *Martes zibellina brachyura* in eastern Hokkaido // Mammal Study. V. 28. P. 129–134.

Xu L., Jiang Z., Ma Y., Jin A., Wang Y., Buskirk S.W., 1996. Winter food habits of sable (*Martes zibellina*) in Daxinganling mountains, China // Acta Theriologica Sinica. V. 16. № 4. P. 272–277.

THE SABLE’S DIET (*MARTES ZIBELLINA*, CARNIVORA, MUSTELIDAE) IN DIFFERENT SEASONS OF THE YEAR IN THE BOL’SHEKHEKHTSIRSKY NATURE RESERVE, KHABAROVSKY KRAI

K. N. Tkachenko*

Institute of Water and Ecology Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, 680000 Russia

**e-mail: carnivora64@mail.ru*

The seasonal diet of the Sable (*Martes zibellina* L. 1758) was studied based on material collected in 1987–1996, 1998–2002, 2008, 2009, 2011, 2012 and 2014, mainly in the Bol’shekhekhtsirsky Nature Reserve. The sable population of the Khekhtsir Mountain Ridge, the western part of which is occupied by the nature reserve, was artificially restored and it presently lives in isolation from the species’ main distribution area in the Sikhote-Alin Mountains. The main food items of the Sable at any time of the year are mammals (frequency of occurrence (f.o.) = 94.1%, feed ratio (F) = 84.8%), voles in particular. It chases voles a little more often in winter (December to February) (f.o. = 84.9%, F = 80.9%) and spring (March to May) (f.o. = 82.0%, F = 80.0%) than in summer (June to August) (f.o. = 81.6%, F = 71.3%) or autumn (September to November) (f.o. = 90.6%, F = 74.8%). Plants are the next most important food in the diet of the Sable following mammals: (f.o. = 26%, F = 12.4%). Sables eat seeds and fruits of 10 plant species in all seasons of the year, but those of only three plants are decisive: the Korean pine (*Pinus koraiensis*), the Actinidia kolomikta (*Actinidia kolomikta*), and the Korean mistletoe (*Viscum coloratum*). At the same time, actinidia fruits are the main vegetable food for the Sable in summer (f.o. = 18.4%, F = 12.2%), Korean pine seeds in autumn (f.o. = 25.2%, F = 11.1%), and mistletoe fruits in winter (f.o. = 8.5%, F = 7.5%). Birds are only minor among sable prey items (f.o. = 1.5%, F = 0.9%). The proportion of birds in the diet of the Sable is slightly increased in summer. Insects, mollusks and honey are only additional food items in the sable diet, all being seasonal. Only insects (ground beetles, carrion beetles) play significant roles in the diet in summer. Small shares of mollusks are recorded in the sable diet in summer, and of honey in winter.

Keywords: feeding, seasonality, Khekhtsir Mountain Ridge, Russian Far East

EDN: PZXKDM
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 6, с. 718–720

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

VIII СЪЕЗД ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ИМЕНИ А.М. НИКОЛЬСКОГО ПРИ РАН “СОВРЕМЕННЫЕ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЕВРАЗИИ” 3–9 ОКТЯБРЯ 2021 г.

VIII CONGRESS OF THE A.M. NIKOLSKY HERPETOLOGICAL SOCIETY OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES “CURRENT HERPETOLOGICAL RESEARCH IN EURASIA” 3–9 OCTOBER 2021

© 2022 г. Е. А. Дунаев[a], *, И. В. Доронин[b], **

[a] *Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, 125009 Россия*

[b] *Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия*

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

***e-mail: igor.doronin@zin.ru*

DOI: 10.31857/S0044513422060034

В 2021 г. исполнилось 30 лет Герпетологическому обществу имени А.М. Никольского при Российской академии наук (ГО). Оно стало преемником Всесоюзного герпетологического комитета при научном совете АН СССР “Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира”, которое было создано в 1962 г. В настоящее время общество объединяет 318 действительных члена из 11 различных государств. Среди них 110 кандидатов и 22 доктора наук.

С 3 по 9 октября 2021 г. на базе Звенигородской биостанции имени С.Н. Скадовского Биологического факультета МГУ состоялся VIII съезд ГО “Современные герпетологические исследования Евразии”. Съезд был организован согласно Уставу ГО и резолюции предыдущего VII съезда, проходившего с 8 по 12 октября 2018 г. в г. Махачкала на базе Дагестанского государственного университета (Ананьева и др., 2019).

Очередной Съезд был организован ГО, Звенигородской биостанцией имени С.Н. Скадовского, Биологическим факультетом МГУ, Зоологическим музеем МГУ, Зоологическим институтом РАН и Институтом проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова.

Место проведения можно назвать знаковым для герпетологов: здесь проходили студенческую практику многие наши коллеги и учителя. Так, первый президент ГО Илья Сергеевич Даревский (1924–2009), будучи студентом, изучал на биостанции обыкновенного (*Lissotriton vulgaris*) (его изображение стало эмблемой Съезда) и гребенчатого (*Triturus cristatus*) тритонов (Даревский, Ротт, 1996).

В работе Съезда приняли участие 154 участника, из них 51.3% студентов, аспирантов и школьников. Основная часть – сотрудники и учащиеся ВУЗов РФ (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Московский государственный педагогический университет, Санкт-Петербургский государственный университет, Российский государственный педагогический университет имени А.И. Герцена, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Российский университет дружбы народов, Казанский (Приволжский) федеральный университет, Калужский государственный университет имени К.Э. Циолковского, Томский, Дагестанский, Пензенский, Воронежский и Волгоградский государственные университеты), сотрудники институтов Российской академии наук (ЗИН РАН, ИПЭЭ РАН, ПИН РАН, ИНЦ РАН, ИЭРиЖУрО РАН, ИЭВБ РАН, ИБК РАН, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, ИБПС ДВО РАН). Ими было прочитано 107 докладов и представлено 23 стендовых сообщения.

К началу работы Съезда был издан традиционный сборник “Вопросы герпетологии” (Дунаев, Поярков, 2021), включающий 146 тезисов 313 авторов из 115 учреждений и организаций 21 государства мира: России, Австралии, Австрии, Азербайджана, Армении, Вьетнама, Германии, Индии,

Ирана, Испании, Казахстана, Китая, Мексики, Саудовской Аравии, Сербии, Словакии, США, Таиланда, Узбекистана, Украины и Чехии. Если в предыдущих изданиях прослеживалось доминирование экологических и морфологических исследований (Ананьева, 2016), то сейчас тенденция несколько изменилась: работы по систематике, филогении и видообразованию потеснили морфологическую тематику исследований, но доля экологических работ остается прежней.

На открытии Съезда был доложен отчет Президиума ГО о выполненной за период между последними съездами работе. Так, под эгидой общества был проведен ряд мероприятий: Вторые и Третьи чтения памяти И.С. Даревского (Санкт-Петербург, 2018, 2019), Вторая международная молодежная конференция герпетологов России и сопредельных стран, посвященная 100-летию отделения герпетологии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 2019), Международный (российско-японский) симпозиум “Гибридогенез и проблемы элиминации генома” (Екатеринбург, 2019 г.), Международная научная конференция “Земноводные и пресмыкающиеся Казахстана и сопредельных территорий”, посвященная юбилею почетного члена ГО Зои Карповны Брушко (Алматы, 2021 г.). Из-за ограничений, связанных с пандемией COVID-19, последнее в перечне мероприятие прошло в режиме online (Дуйсебаева и др., 2021), а проведение Третьей школы-конференции “Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, причины возникновения, теоретическое и практическое значение” перенесено на 2022 г. Опубликован сборник “Герпетологические и орнитологические исследования: современные аспекты”, посвященный 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005) (Санкт-Петербург-Москва, 2018), монография Н.Г. Крымова “Гекконы Австралии и Океании. Распространение. Содержание. Разведение” (Барнаул, 2021); продолжает выходить журнал “Современная герпетология”. Вся актуальная информация о работе ГО регулярно размещается на официальном сайте, обновленном в 2020 г. (https://www.zin.ru/societies/nhs/).

На пленарном заседании выступили О.А. Ермаков (соавторы О.В. Кукушкин, С.А. Луконина, Е.П. Симонов и И.В. Доронин) с докладом “Филогеография эндемичных ящериц Крыма”, П.П. Скучас – “Ранние этапы эволюции и происхождение современных групп саламандр (Lissamphibia, Caudata)”, Н.А. Поярков – “Прогресс таксономических исследований и биогеографический анализ герпетофауны Индокитая”, С.Н. Литвинчук – “Видообразование и гибридизация у амфибий Палеарктики”, Д.И. Берман (соавтор Н.А. Булахова) – “Подчиняется ли изменчивость сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) биогеографическим правилам?” и С.В. Огурцов – “Понять жабу: роль мотивационной составляющей в пространственном поведении амфибий”. Эти выступления отразили основную канву последовавших докладов Съезда.

В рамках секций “Систематика и филогения”, “Систематика и биогеография”, “Фауна регионов”, “Морфология и палеонтология”, “Биология развития”, “Экология, террариумистика и история герпетологии”, “Экология, физиология”, “Экология классическая”, “Этология”, “Этология и ориентация” и “Стендовые сообщения” был рассмотрен широкий круг вопросов, связанных с исследованиями эволюции, филогении, систематики, видообразования, зоогеографии, экологии, этологии, зоокультуры земноводных и пресмыкающихся. Особое внимание было уделено применению современных молекулярно-генетических и геоинформационных методов, проблемам охраны батрахо- и герпетофауны.

В принятой по итогам работы Съезда резолюции члены ГО признали работу Съезда успешной и плодотворной; выступили за недопустимость отсутствия охраны уникального природного комплекса Дагестана – озера Аджи и окрестных дюнных урочищ, а также за приведение действующих правил землепользования охранной зоной Сарыкумского участка Дагестанского государственного природного заповедника в соответствие с Постановлением Правительства РФ от 19.02.2015 № 138 для прекращения катастрофического влияния мощного антропогенного пресса и предложили пересмотреть правовой режим землепользования охранной зоны с целью сохранения редких видов земноводных и пресмыкающихся региона; отметили значительный прогресс в молекулярно-генетических исследованиях, активное включение в эту работу молодых ученых и расширение географии подобных исследований, прежде представленных, в основном, в традиционных научных центрах – Москве и Санкт-Петербурге; рекомендовали Комиссии по редким и находящимся под угрозой исчезновения животным, растениям и грибам при Министерстве природных ресурсов и экологии Российской Федерации рассмотреть вопрос включения гребенчатого тритона в Красную книгу РФ. Было рекомендовано также активизировать привлечение террариумистов и школьников к исследовательским герпетологическим работам; опубликовать на сайте общества и рекомендовать к использованию унифицированный список русских названий земноводных и пресмыкающихся фауны бывшего СССР; создать рабочие группы по изучению изменчивости сибирского углозуба и составлению кадастра численности пресмыкающихся отечественной фауны.

В завершающий день открытым голосованием были избраны почетные члены – всемирно из-

вестные герпетологи Даниил Иосифович Берман (Россия, г. Магадан), Вольфганг Бёме (Wolfgang Böhme) (Германия, г. Бонн), Лев Яковлевич Боркин (Россия, г. Санкт-Петербург), Валентина Фёдоровна Орлова (Россия, г. Москва) и Элла Моисеевна Смирина (Россия, г. Москва).

Полную информацию о содержании докладов, об авторах работ и организациях, которые они представляют, можно получить, ознакомившись со сборником тезисов Съезда, который доступен по адресу: https://www.zin.ru/societies/nhs/doc/VIII_NHS_The_Problems_of_Herpetology.pdf

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н.Б., 2016. Российская герпетология в XXI веке: анализ деятельности Герпетологического общества имени А.М. Никольского за 2000–2015 гг. по материалам съездов общества // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. № 3. С. 6–9.

Ананьева Н.Б., Доронин И.В., Мазанаева Л.Ф., 2019. VII съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (25). С. 5–11.

Даревский И.С., Ротт Н.Н., 1996. К биологии обыкновенного и гребенчатого тритонов // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Сборник научных трудов. Вып. 2. С. 21–28.

Дуйсебаева Т.Н., Доронин И.В., Арифулова И.И., Джелали П.А., Зима Ю.А., Чирикова М.А., 2021. Международная научная конференция “Земноводные и пресмыкающиеся Казахстана и сопредельных стран” 26–27 марта 2021 г. International scientific conference “Amphibians and Reptiles of Kazakhstan and adjacent countries” 26–27 March 2021 // Зоологический журнал. Т. 100. № 10. С. 1198–1200.

Дунаев Е.А., Поярков Н.А. (ред.), 2021. Вопросы герпетологии: VIII съезд Герпетологического общества имени А.М. Никольского при РАН “Современные герпетологические исследования Евразии”. Программа и тезисы докладов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 318 с.