

СОДЕРЖАНИЕ

Том 100, номер 5, 2021

Биссусный аппарат мидии тихоокеанской (<i>Mytilus trossulus</i> , Bivalvia, Mytilidae) из Японского моря <i>Е. Е. Вехова</i>	483
Новый вид рода <i>Coprophilus</i> Latreille 1829 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Грузии и Турции <i>М. Ю. Гильденков</i>	493
Первые сведения по биологии видов рода <i>Timia</i> Wiedemann 1824 (Diptera, Otitidae, Ulidiinae) <i>Н. П. Кривошеина, М. Г. Кривошеина</i>	499
Влияние изменений условий гнездования в Арктике на экспансию российской популяции белошейной казарки (<i>Branta leucopsis</i>) <i>С. Б. Розенфельд, С. В. Волков, Н. В. Рогова, Г. В. Куртаев, М. Ю. Соловьев</i>	510
Запись зимней спячки на поверхности резцов грызунов: внутривидовая изменчивость и межвидовые различия <i>Г. А. Клевезаль, В. А. Лобков, Д. В. Щепоткин</i>	524
Экспериментальные модели диадического оперантного поведения крыс в различных социальных контекстах <i>Е. П. Муртазина, И. С. Буянова (Матюлько), Ю. А. Гинзбург-Шук</i>	540
Маркировочная деятельность сибирской косули (<i>Capreolus pygargus</i> , Cervidae) в Центральной Якутии <i>А. В. Аргунов</i>	549
К вопросу о времени и среде обитания <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> Jäger 1839 (Mammalia, Rhinocerotidae) на Алтае и северо-востоке России <i>И. В. Кириллова, А. О. Вершинина, Э. П. Зазовская, О. Г. Занина, С. Катлер, П. А. Косинцев, Е. Г. Лаптева, О. Ф. Чернова, Б. Шапиро</i>	558
Сопоставление морфологической дифференциации командорских песцов (<i>Vulpes lagopus setenovi</i> , <i>Vulpes lagopus beringensis</i>) с межвидовым уровнем различий в родах <i>Urocyon</i> и <i>Vulpes</i> (Canidae) <i>О. Г. Нанова</i>	573
Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Pinnipedia). 1. Обзор <i>Е. А. Петров, А. Б. Купчинский, В. А. Фиалков, А. А. Бадардинов</i>	590

Contents

Volume 100, No 5, 2021

The Byssal Apparatus in the Pacific Mussel (<i>Mytilus trossulus</i> , Bivalvia, Mytilidae), from the Sea of Japan <i>E. E. Vekhova</i>	483
A New Species of the Genus <i>Coprophilus</i> Latreille 1829 from Georgia and Turkey (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) <i>M. Yu. Gildenkov</i>	493
First Data on the Biology of the Genus <i>Timia</i> Wiedemann 1824 (Diptera, Otitidae, Ulidiinae) <i>N. P. Krivosheina, M. G. Krivosheina</i>	499
The Impact of Changes in Breeding Conditions in the Arctic on the Expansion of the Russian Population of the Barnacle Goose (<i>Branta leucopsis</i>) <i>S. B. Rozenfeld, S. V. Volkov, N. V. Rogova, G. V. Kirtaev, M. Yu. Soloviev</i>	510
Hibernation Record on the Incisor Surface: Intra- and Interspecies Variations <i>G. A. Klevezal, V. A. Lobkov, D. V. Shchepotkin</i>	524
Experimental models of the dyadic operant behavior of rats in different social contexts <i>E. P. Murtazina, I. S. Buyanova (Matiulko), Yu. A. Ginzburg-Shik</i>	540
Siberian roe deer (<i>Capreolus pygargus</i> , Cervidae) marking activities in central Yakutia <i>A. V. Argunov</i>	549
On the Time and Environment of <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> Jäger 1839 (Mammalia, Rhinocerotidae) in the Altai and Northeastern Russia <i>I. V. Kirillova, A. O. Vershinina, E. P. Zazovskaya, O. G. Zanina, S. Cutler, P. A. Kosintsev, E. G. Lapteva, O. F. Chernova, B. Shapiro</i>	558
Cranium Variations between the Commander Islands' Arctic Foxes (<i>Vulpes lagopus semenovi</i> , <i>Vulpes lagopus beringensis</i>) and the Mainland Arctic Fox (<i>Vulpes lagopus lagopus</i>) in Comparison with Interspecies Variations in the Genera <i>Urocyon</i> and <i>Vulpes</i> (Canidae) <i>O. G. Nanova</i>	573
The Importance of Shore Rooms in the Life of the Baikal Seal (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Pinnipedia). 1. A Review <i>E. A. Petrov, A. B. Kupchinsky, V. A. Fialkov, A. A. Badardinov</i>	590

УДК 594.124

БИССУСНЫЙ АППАРАТ МИДИИ ТИХООКЕАНСКОЙ (*MYTILUS TROSSULUS*, BIVALVIA, MYTILIDAE) ИЗ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2021 г. Е. Е. Вехова*

Национальный научный центр морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток, 690041 Россия

*e-mail: evechova@gmail.com

Поступила в редакцию 18.03.2020 г.

После доработки 25.06.2020 г.

Принята к публикации 07.07.2020 г.

У промыслового вида мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus*) из Японского моря изучали особенности морфологии биссусного аппарата, биссусных нитей и биссусной бороздки ноги. Описаны этапы процесса биссусообразования и связанные с этим процессом особенности морфологического строения биссусной бороздки у *Myt. trossulus*. Показано, что биссус состоит из корня, стебля и биссусных нитей, которые в поперечном сечении имеют форму эллипса. Биссусная нить состоит из рифленой проксимальной части, которая начинается сразу за манжетой и составляет 1/3 ее длины, и относительно гладкой, упругой дистальной части (2/3 длины нити), заканчивающейся на дистальном конце прикрепительным диском. На поверхности прикрепительного диска располагаются три армирующих тяжа. Наблюдаемые особенности морфологии исследуемых структур обсуждаются с точки зрения пространственного распределения митилид в прибрежной зоне моря и успешного обитания *Myt. trossulus* на скалистых берегах с активным воздействием волн.

Ключевые слова: митилиды, мидии, *Mytilus trossulus*, биссус, биссусный аппарат, биссусные нити, биссусообразование, Японское море

DOI: 10.31857/S0044513421050147

Для выживания в прибойной зоне верхней сублиторали двустворчатые моллюски семейства Mytilidae на протяжении всей жизни используют способность прочно прикрепляться к субстрату посредством биссуса. Биссус возник у митилид в результате неотении (Yonge, 1962; Lee et al., 1990). Биссусное прикрепление дает митилидам ряд преимуществ перед другими двустворчатыми моллюсками с иным способом прикрепления. Наряду с прочной фиксацией, биссусное прикрепление обеспечивает более рассеянное и сглаженное воздействие волн на организм моллюсков, чем у прочно цементирующихся видов моллюсков. Помимо этого, при неблагоприятных условиях мидия может отбросить биссус и, переместившись в более пригодное местообитание, вновь прикрепиться к субстрату, образовав новый биссус с помощью желез ноги (Waite, 1983, 1997; Denny, 1987; Denny et al., 1998).

В настоящее время морфология биссусного аппарата митилид изучена методами сканирующей электронной микроскопии у многих представителей этого семейства. Среди них такие виды, как *Myt. edulis*, *Myt. galloprovincialis*, *Myt. californianus*, *Myt. coruscus*, *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus modiolus*, *Mod. metcalfei* и *Septifer bilocularis*

(Brown, 1952; Tamarin, Keller, 1972; Bairati, Vitellaro-Zuccarello, 1974; Allen et al., 1976; Banu et al., 1980; Price, 1983; Eckroat, Steel, 1993; Carrington, Gosline, 2004; Vekhova, 2019; Бергер и др., 1985; Вехова, 2007). В настоящее время методом сканирующей электронной микроскопии до сих пор остается не изученным строение биссусного аппарата, или биссуса, у мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus* Gould 1850). Многие виды рода *Mytilus* являются обрастателями. Они способны прочно прикрепляться к различным природным и антропогенным субстратам посредством биссуса. Исследование процесса повторного прикрепления некоторых видов митилид к разным субстратам показало, что наиболее успешно среди изученных видов митилид, таких как *Myt. coruscus*, *Myt. trossulus*, *C. grayanus*, *Mod. modiolus*, антропогенные субстраты (бетон, дерево и железо) колонизируются *Myt. trossulus* (Vekhova, 2006). Несмотря на то, что в настоящее время в научной литературе есть много информации о морфологической структуре биссусного аппарата различных видов митилид (Pujol et al., 1970; Price, 1983; Eckroat, Steel, 1993; Бергер и др., 1985), данные о структуре биссуса и его формировании у мидии *Myt. trossulus* вовсе отсутствуют в литературе.

Myt. trossulus широко представлен в донных сообществах Японского моря и играет важную роль в морских экосистемах. Этот вид является важным промысловым объектом и объектом марикультуры в Приморском крае России (Скарлато, 1981). Необходимо отметить, что *Myt. trossulus* как элемент оброста пирсов, офшорных сооружений и подводных частей кораблей наносит значительный экономический ущерб.

Цель работы – провести детальное исследование морфологии биссуса и строения биссусной бороздки ноги, а также изучить поведение при повторном прикреплении к субстрату у мидии тихоокеанской из залива Восток Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения особенности морфологии биссусного аппарата, биссусных нитей и биссусной бороздки ноги использовали мидий, собранных в 2018–2020 гг. с помощью водолазной службы Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН на глубине 1–1.5 м в заливе Восток Японского моря (42°53′03.35″ с.ш., 132°43′41.72″ в.д.) с крупных валунов и скал. 30 экз. мидии тихоокеанской содержали в лабораторных условиях в аквариуме с проточной морской водой с нормальной соленостью 33‰ и наблюдали за их поведением при прикреплении к субстрату. С помощью штангенциркуля с точностью до ± 0.1 мм измеряли длину раковины (L , мм). У 30 экз. мидий с длиной раковины 45–50 мм изучали морфологические особенности биссусных нитей и биссуса методами световой микроскопии (СМ). У каждой особи случайным образом брали по 30 неповрежденных нитей из разных частей биссусного стебля и измеряли исследуемые параметры. Под бинокуляром при окулярах ×8 и тубусе ×7 оценивали длину нитей (l , мм), ширину нитей в проксимальной (q , мкм) и дистальной частях (t , мкм), в местах перехода проксимального участка нити в дистальный (v , мкм) и дистального участка нити в диск (s , мкм), а также долю проксимального участка нити от всей ее длины (Dp , %), измеряли диаметр прикрепительного диска вдоль наибольшей и наименьшей осей, среднее арифметическое этих измерений внесено в табл. 1 как параметр (B , мм). Кроме этого, у каждой особи считали количество функционально активных и инертных (без диска) нитей.

Особенности внешнего строения биссусных нитей и биссусной бороздки ноги изучали методами сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Для этого использовали особей мидии тихоокеанской одного возраста с длиной раковины 46 ± 4 мм. Индивидуальный возраст моллюсков определяли по кольцам роста на наружной поверхности раковины (Золотарев, 1989). Для СЭМ образцы биссусных нитей и ноги фиксиро-

вали в 2.5% растворе глутаральдегида, приготовленном на 0.1 М какодилатном буфере (pH 7.4) в течение 2–4 ч при температуре 4°C. После этого образцы промывали в 0.1 М какодилатном буфере в течение 15–20 мин. Далее образцы обезживали в спиртах возрастающей концентрацией, постепенно доводя до чистого ацетона (Миронов и др., 1994). После этого образцы окончательно высушивали в диоксиде углерода по методике сушки в критической точке, используя прибор critical point dryer 030 фирмы “BAL-TEC”, помещали на поверхность алюминиевых столиков и напыляли хромом, используя вакуумный прибор для покрытия тонких мембран Q 150T ES. После чего особенности морфологии полученных образцов биссусных нитей и ноги мидии *Myt. trossulus* исследовали на сканирующем электронном микроскопе Carl Zeiss, Sigma 300 VP. На полученных изображениях делали различные промеры с помощью программы SmartTiff, которая входит в приложение для пользователей СЭМ Carl Zeiss, Sigma 300 VP.

Все полученные изображения редактировали с использованием графических программ Adobe Photoshop CS6, Corel Draw Graphics Suite X6 и Corel Photo Paint X6. Статистическую обработку данных выполняли на ПК по стандартным алгоритмам, реализованным в ППП Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общий план организации биссусного аппарата у мидии тихоокеанской

Результаты исследований показали, что у *Myt. trossulus* биссус состоит из корня, стебля и биссусных нитей, которые в поперечном сечении имеют форму эллипса и которые на дистальном конце оканчиваются прикрепительными дисками (рис. 1). Корень биссуса глубоко внедрен в проксимальную часть ноги (рис. 2). Стебель длиной 3 мм распространяется в вентральном направлении от корня и выходит из отверстия биссусной железы, расположенного в проксимальной части биссусной бороздки; из раковины биссус выходит наружу через биссусное зияние вентрального края раковины. От стебля отходят биссусные нити в двух направлениях – к макушке и к задней части раковины мидии. При детальном рассмотрении можно видеть, что стебель имеет ламеллярную структуру и окружен со всех сторон манжетами, которые дают начало биссусным нитям (рис. 3а). В центральной части пластинки стебля плотно упакованы в округлый сердечник и расположены под углом 90° относительно биссусной бороздки ноги. Стебель чаще всего несет лишь функционально активные нити, которые непосредственно участвуют в прикреплении моллюска (рис. 1, 3а). Оценка соотношения функционально активных

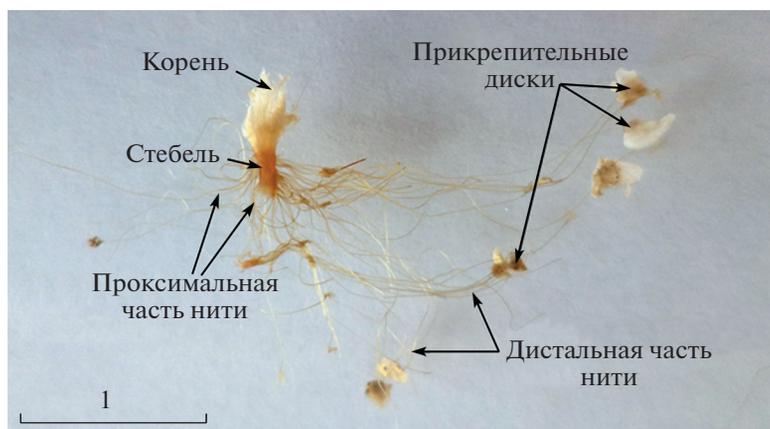


Рис. 1. Внешний вид биссусного аппарата у мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus*). Длина раковины моллюска 48 мм. Шкала 1 см.

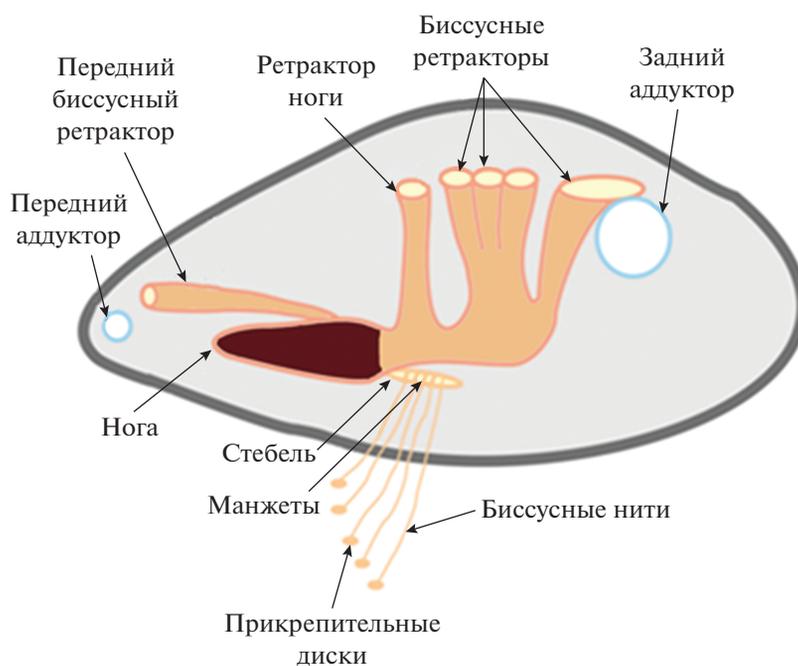


Рис. 2. Схема продольного сечения раковины, строения биссуса мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus*) и мышечной системы, участвующей в прикреплении мидии.

и инертных нитей на стебле у особей разного размера показала, что более 90% нитей вне зависимости от размера моллюска участвуют в прикреплении моллюска к субстрату.

Корень светло-желтого цвета, стебель окрашен в светло-коричневый цвет, а биссусные нити, как правило, в проксимальной части окрашены темнее, чем в дистальной, а в дистальной части — светло-бежевого цвета, при этом прикрепительные диски окрашены в темно-бежевый цвет (рис. 1).

Вновь образованные биссусные нити имеют светло-желтоватый тон (рис. 4з).

Биссусный аппарат располагается в ноге моллюска. Нога обычно небольшого размера, но благодаря развитой мускулатуре может значительно менять свои размеры; в форме языка, адаптирована для перемещения по твердому субстрату; как правило, хорошо пигментирована и имеет бордовый цвет (рис. 2). Нога имеет хорошо развитую систему мышц-ретракторов, прикрепленных к стенке раковины; при сокращении ретракторов

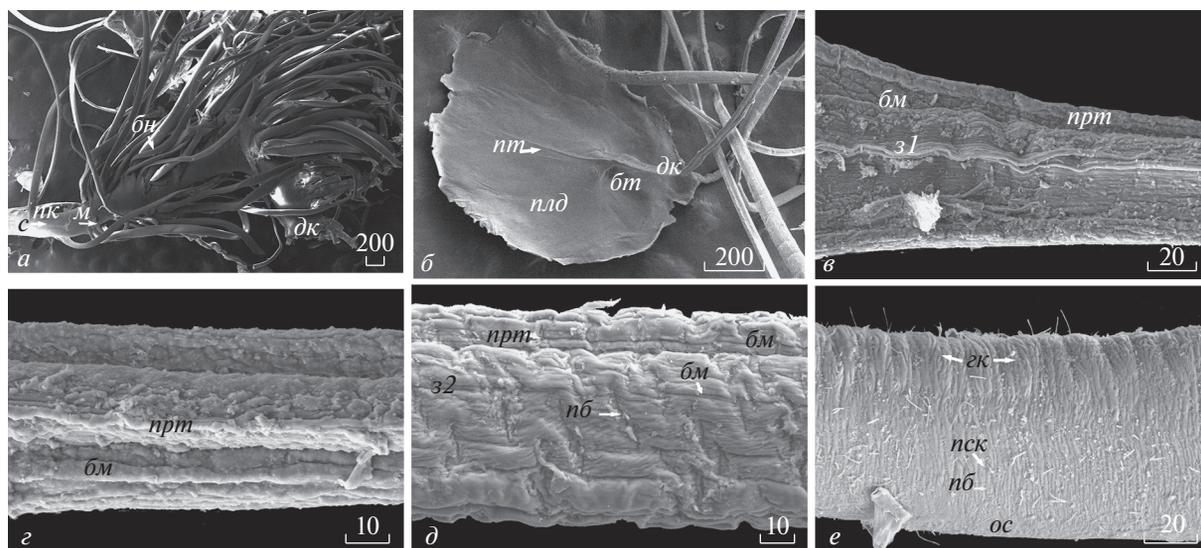


Рис. 3. Морфология биссусной нити мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus*) (СЭМ): *а* – участок стебля с охватывающими его манжетами, к которым прикрепляются биссусные нити; *б* – наружная поверхность прикрепительного диска; *в* – переходный участок диска в дистальный участок биссусной нити; *г* – дистальный участок биссусной нити; *д* – переход дистального участка в проксимальный участок биссусной нити; *е* – проксимальный участок биссусной нити.

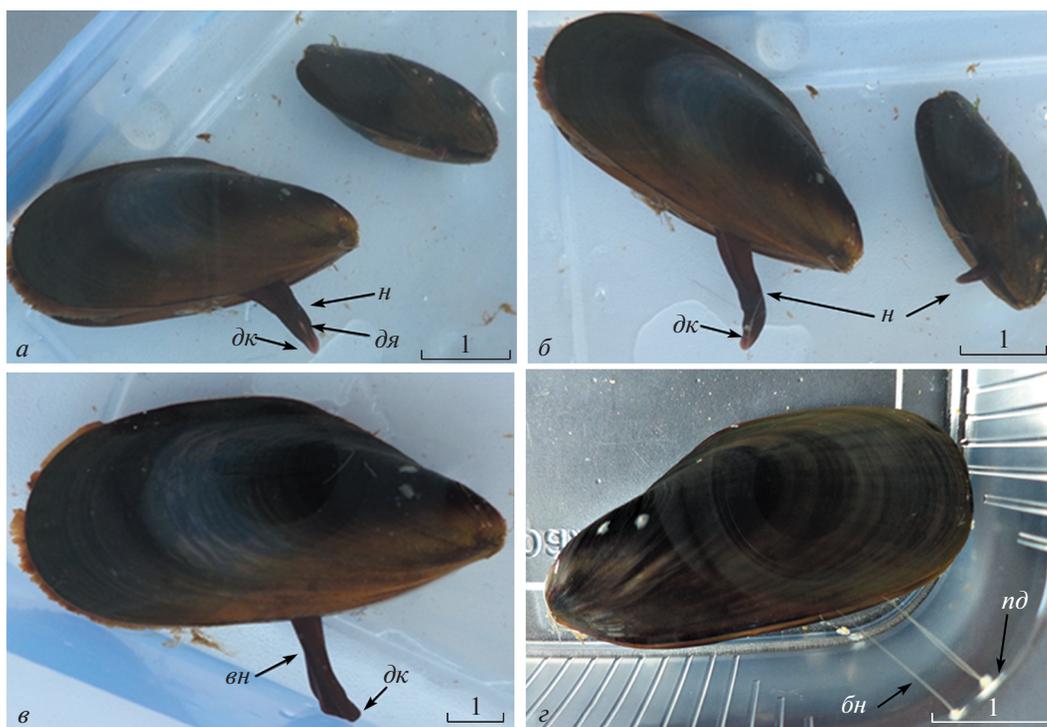


Рис. 4. Стадии процесса биссусообразования у мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus*): *а* – открепившаяся мидия переползает с помощью ноги на новое место; *б* – с помощью дистальной ямки на кончике ноги мидия ощупывает поверхность субстрата; *в* – перед прикреплением мидия прижимает дистальный конец ноги к субстрату и удлиняет ее в 3 раза; *г* – процесс формирования биссусных нитей оканчивается прикреплением мидии к субстрату и втягиванием ноги. Шкала 1 см.

тело моллюска подтягивается к субстрату. *Myt. trossulus* имеет 6 пар пучков мышц-ретракторов: пара передних ретракторов биссуса, пара ретракторов ноги и четыре пары задних ретракторов

биссуса. В процессе образования биссусной нити непосредственно участвует биссусная бороздка, расположенная на вентральной стороне ноги. На дистальном конце ноги с вентральной стороны

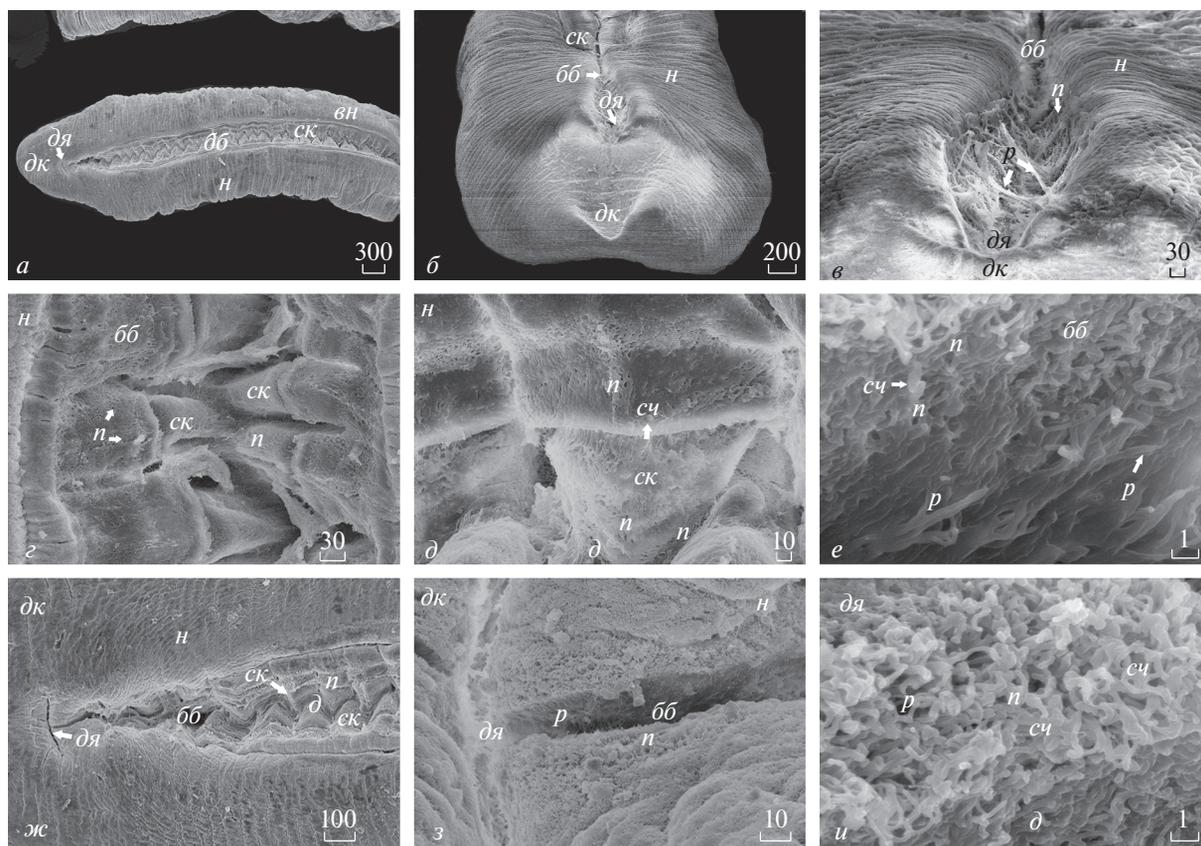


Рис. 5. Морфологическое строение биссусной бороздки ноги у мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus*) (СЭМ): *a* – внешний вид сверху вентральной поверхности ноги и биссусной бороздки; *б* – фронтальный вид дистального конца ноги; *в* – фронтальный вид увеличенного дистального конца ноги и дистальной ямки; *г* – увеличенный внешний вид сверху биссусной бороздки ноги; *д* – увеличенный внешний вид боковой стенки биссусной бороздки ноги; *е* – увеличенный внешний вид ресничек, булавовидных сосочков и пор на дне боковой поверхности стенки биссусной бороздки ноги; *ж* – внешний вид дистальной ямки на вентральной поверхности ноги с участком биссусной бороздки ноги; *з* – увеличенный внешний вид дистальной ямки на дистальном конце ноги; *и* – увеличенный внешний вид дна дистальной ямки ноги.

располагается дистальная ямка, дно и стенки которой покрыты ресничками и булавовидными сосочками (рис. 5*ж*, 5*и*).

Морфология биссусных нитей у мидии тихоокеанской

У исследованного вида митилид в пределах каждой биссусной нити условно можно выделить рифленую проксимальную часть, которая начинается сразу за манжетой и составляет 1/3 ее длины, и относительно гладкую, упругую дистальную часть (2/3 длины нити), заканчивающуюся на дистальном конце прикрепительным диском (рис. 1, 3, 4*г*). Как правило, ширина нити в проксимальной части в два раза больше, чем в дистальной части нити. Даже невооруженным глазом заметно, что ширина и характер поверхности биссусных нитей различаются на разных участках (рис. 1). Мы предприняли детальное исследование биссусных нитей в местах перехода дисталь-

ной части нити в прикрепительный диск (рис. 3*в*) и перехода проксимальной части нити в дистальную (рис. 3*д*), обозначив их соответственно зона 1 и зона 2 и (3*1* и 3*2*). Ширина перехода биссусной нити в прикрепительный диск у этого вида варьирует и составляет 38–86 мкм. Ширина перехода проксимальной части биссусной нити в дистальную часть варьирует и составляет 49–63 мкм.

Проксимальная часть нити. Поверхность проксимального участка нити покрыта многочисленными поперечными складками и мелкими бороздами, ориентированными почти перпендикулярно продольной оси нити (рис. 3*е*). Эти складки делают проксимальную часть нити растяжимой. Длина проксимального участка нити варьирует у этого вида и составляет 4.4–8.4% от общей длины биссусной нити. Ширина проксимального участка варьирует вдоль нити у каждой особи и различается в пределах вида (рис. 3*е*). Наибольшая ширина нити в проксимальном участке у *Myt. trossulus* составляет 109 мкм, а наименьшая – 54 мкм.

Одна из сторон проксимального участка нити имеет помимо основных мелких поперечных складок складчатую поверхность в виде гофрированной каймы (рис. 3е). Кайма представляет собой близко расположенные одна к другой складочки более мелкого порядка и с одной стороны нити может вовсе отсутствовать у некоторых экземпляров (рис. 3е). У *Myt. trossulus* наиболее широкая гофрированная кайма, которая составляет в среднем 21–28 мкм (рис. 3е), находится в центральной части проксимального участка биссусной нити. Степень компактности складок изменяется вдоль проксимального участка нити. Ширина основных поперечных складок в центральной части проксимального участка нити варьирует в среднем от 0.7 до 4 мкм (рис. 3е). Например, на 20 мкм длины проксимального участка нити приходится соответственно 12 поперечных складок.

Дистальная часть нити. Морфология места перехода проксимального участка нити в дистальный участок сочетает в себе их структурные черты (рис. 3д). Ширина нити здесь варьирует в диапазоне 38–51 мкм. Дистальный участок нити начинается после переходной зоны 32 (рис. 3д) и заканчивается участком перехода дистальной части в прикрепительный диск 31, где биссусная нить постепенно становится шире (рис. 3в). В поперечном сечении биссусная нить сплюснутая, имеет форму эллипса. Поверхность нити в дистальной части не складчатая, а испещрена мелкими бороздами (рис. 3в, 3г) и упругая (рис. 3г). Вдоль поверхности тянется хорошо заметный, плотный округлый тяж, занимающий латеральное положение на одной из сторон нити (рис. 3г). Участок нити с более мощным продольным тяжом и глубокими выраженными бороздками находится в центральной части дистального участка нити. Дистальная часть нити, как правило, в два раза уже проксимального участка нити. Кроме того, ширина дистальной части нити варьирует у каждой особи: в центральной области нить самая широкая и ее ширина здесь составляет 51 мкм, а наиболее тонкая нить в области переходной зоны с проксимальной частью – 31 мкм.

Нить в зоне перехода дистального участка в прикрепительный диск (32) слегка уплощенная, с бороздами и выраженными армирующими тяжами на поверхности (рис. 3б, 3в); ширина нити здесь 86 мкм.

Прикрепительный диск. На дистальном конце нить заканчивается прикрепительным диском, хорошо заметным невооруженным глазом (рис. 1, 3б). Он имеет вид уплощенной пластинки в форме эллипса. У *Myt. trossulus* продольная ось нити располагается под углом к плоскости диска (рис. 3б). Нижняя поверхность дисков повторяет контур субстрата и по внешней структуре напоминает застывшую пену.

На поверхности диска различимы округлые тяжи, которых обычно бывает от одного до трех (рис. 3б). Один мощный тяж распространяется по поверхности диска до половины длины прикрепительного диска, ориентирован вперед к макушкам раковины моллюска (рис. 3б). Наряду с ним, обычно различаются два боковых, менее выраженных тонких, коротких тяжа.

Процесс биссусообразования у мидии тихоокеанской

Лабораторные наблюдения в аквариумах за не прикрепленными к субстрату мидиями *Myt. trossulus* позволили отследить процессы движения и прикрепления. Мидия переползает на новое место с помощью ноги, при этом вытянутая нога высовывается из створок раковины (рис. 4а). Измерения показали, что длина ноги у мидии длинной раковины 45–50 мм на начальном моменте биссусообразования составляет 1 см. Мидия, совершая зигзагообразные движения ногами, ощупывает поверхность субстрата дистальным кончиком ноги, где располагается дистальная ямка биссусной борозды (рис. 4б). Затем мидия прижимает к поверхности субстрата дистальную ямку ноги, при этом нога удлиняется в 3 и более раз по сравнению с длиной ноги в состоянии покоя (рис. 4в). Этот процесс занимает от 1 до 5 мин. По-видимому, это связано с процессом формирования биссусной нити. Когда биссусная нить полностью сформирована в биссусной бороздке, нога сокращается, а на субстрате остается прикрепленный диск, от которого тянется биссусная нить (рис. 4г). Процесс образования пучка биссусных нитей может занять один месяц. *Myt. trossulus* может образовывать новый биссус и биссусные нити на протяжении всей жизни.

Морфология биссусной бороздки ноги у мидии тихоокеанской

Биссусные нити формируются в биссусной бороздке, расположенной вдоль центральной оси практически по всей длине вентральной стороны ноги мидии (рис. 5а, 5б). На дистальном конце ноги располагается узкая дистальная ямка (поперечная ширина 180 мкм) (рис. 5в, 5ж–5и). В этом месте нога более узкая. Биссусная бороздка ноги также сужается на дистальном конце (рис. 5ж). Ширина биссусной бороздки составляет 286–300 мкм (рис. 5а, 5в, 5г). Глубина биссусной бороздки составляет 70–250 мкм (рис. 5г, 5д). Стенки биссусной бороздки имеют складчатую поверхность и покрыты палочковидными ресничками и булавовидными выростами в виде сочковых (рис. 5г–5е). Ширина складок варьирует от 100 до 200 мкм. Поверхность складок и дна биссусной бороздки ноги покрыта многочислен-

ными порами (рис. 5e), представляющими собой протоки желез. Поверхность дна биссусной бороздки ноги мидии несет тончайшие булавовидные сосочки (их длина 3.4 мкм) и реснички (их длина 1.5–2 мкм).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования и анализ литературных данных свидетельствуют, что характерные участки биссуса (рис. 1), биссусных нитей (рис. 3) и их морфология сходны у *Myt. trossulus* и у исследованных видов митилид Японского моря — *Myt. coruscus*, *C. grayanus*, *Mod. modiolus* (Vekhova, 2019; Вехова, 2007). По нашим данным, размер прикрепительного диска у *Myt. trossulus* в среднем составляет 0.71–0.79 мм, у *Myt. coruscus* — 1.2, у *C. grayanus* — 0.7, а у *Mod. modiolus* — 0.9 мм. Сравнительный анализ свидетельствует, что у *Myt. trossulus* и *C. grayanus* эти различия носят случайный характер. Попарное сравнение свидетельствует о статистически значимых различиях в размере диска у остальных видов митилид. По длине биссусных нитей исследованные виды также различаются. Самые длинные биссусные нити имеют *Myt. trossulus* (23–31 мм) и *Mod. modiolus* (31 мм), а самые короткие — *Myt. coruscus* (22 мм) и *C. grayanus* (23 мм). Результаты попарного сравнения показали, что первый вид статистически значимо различается длиной нитей только с *M. coruscus*. Результаты исследования тонкого строения биссусных нитей у этих видов митилид позволили выявить существенные различия в размере их отдельных участков. Согласно этим данным ширина биссусной нити варьирует вдоль ее длины у этих видов митилид. У *Myt. trossulus* ширина дистальной части нити в центральной области составляет 31–51 мкм, у *Myt. coruscus* — 120–150, у *C. grayanus* — 40–70, у *Mod. modiolus* — 20–55 мкм. Статистически значимые различия в ширине дистальной части нити наблюдаются между *Myt. coruscus* и остальными видами, а также между *C. grayanus* и *Mod. modiolus*. Различия в ширине дистальной части нити между *Myt. trossulus* и *Mod. modiolus* носят случайный характер. Ширина нити в проксимальном участке составляет у *Myt. trossulus* 54–109 мкм, у *Myt. coruscus* — 220–250, у *C. grayanus* — 100–135, у *Mod. modiolus* — 50–110 мкм. Попарное сравнение показало, что между *Myt. trossulus*, *C. grayanus* и *Mod. modiolus* различия в ширине проксимального участка носят случайный характер. Статистически значимые различия в ширине проксимального участка обнаруживаются при сравнении *Myt. coruscus* со всеми видами. Наиболее широкая гофрированная кайма в центральной части проксимального участка нити у *Myt. trossulus* составляет в среднем 21–28 мкм (рис. 3e), у *Myt. coruscus* — 9–30, у *C. grayanus* — 5–16, у *Mod. modiolus* — 2–5 мкм.

Таким образом, результаты исследования свидетельствуют о разной степени армированности биссусных нитей и разной степени ее выраженности у разных видов. Подобные различия наблюдаются и в ширине проксимальных складок у исследованных видов митилид. У *Myt. trossulus* ширина основных поперечных складок в центральной части проксимального участка нити составляет в среднем 0.7–4 мкм (рис. 3e), у *Myt. coruscus* — 10–34, у *C. grayanus* — 3–13, у *Mod. modiolus* — 2–8 мкм. Самые широкие проксимальные складки наблюдаются у *Myt. coruscus*, самые узкие — у *Myt. trossulus*. Различие этого параметра нити между *C. grayanus* и *Mod. modiolus* носят случайный характер.

Отмечено (Bell, Gosline, 1996; Carrington, Gosline, 2004), что различия в биомеханических свойствах дистального и проксимального участков биссусной нити определяются различиями соответствующих участков коллагеновых волокон на молекулярном уровне. Различают упругий коллагеновый домен, который входит в состав дистального участка нити и имеет высокий предел прочности на разрыв (Bell, Gosline, 1996), а также растяжимый коллагеновый домен, который входит в состав проксимального участка биссусной нити и способен к растяжению в 15 и более раз. Благодаря этому биссусная нить может удлиняться на 120–140% от ее оригинальной величины (Allen et al., 1976; Waite, 1983). Биомеханические свойства биссусных нитей отражены в морфологических различиях структуры дистального и проксимального участков нити у митилид (Waite, 1983; Qin, Waite, 1995; Waite, 1997). Так, наиболее низкой прочностью характеризуется рыхлая, растяжимая проксимальная часть, где при создании механической нагрузки в 90–92% случаев обычно происходит разрыв нити. Это свойство присуще многим митилидам (Allen et al., 1976; Smeathers, Vincent, 1979; Eckroat, Steel, 1993; Bell, Gosline, 1996). Сравнительный анализ литературных данных показал, что характерная для мидии *Myt. trossulus* морфология строения биссуса и его частей (рис. 1, 3) были отмечены также у других представителей семейства Mytilidae: *Myt. galloprovincialis*, *Myt. edulis*, *Myt. californianus*, *Mod. mecalfei* и др. (Brown, 1952; Tamarin, Keller, 1972; Bairati, Vitellaro-Zuccarello, 1974; Allen et al., 1976; Banu et al., 1980; Price, 1983; Gosling, 1992; Eckroat, Steel, 1993; Bell, Gosline, 1996; Carrington, Gosline, 2004; Бергер и др., 1985).

В целом, строение биссусной нити наглядно отражает комплекс морфологических адаптаций, направленных на улучшение физической способности поверхности двустворчатого моллюска *Myt. trossulus* на поверхности субстрата. Эллипсоидная пластинка прикрепительного диска (рис. 3б) прочно фиксирует нить к поверхности субстрата, в то время как другой конец нити прочно связывается

с моллюском прикрепительной манжетой (рис. 3а), в виде обруча плотно охватывающей стебель биссуса со всех сторон. Между двумя этими “крепежами” находится участок нити, выполняющий функцию швартового каната, на дистальной части прочного и упругого (рис. 3з), а в проксимальной части чрезвычайно эластичного и растяжимого в продольном направлении (рис. 3е). Такое строение биссусной нити позволяет максимально поглощать механическое напряжение (Qin, Waite, 1995; Bell, Gosline, 1996; Gosline et al., 2002; Carrington, Gosline, 2004), вызванное воздействием волн, течений и других сил внешней среды (Denny, 1987; Denny et al., 1998). По-видимому, проксимальный участок амортизирует механические нагрузки (Bell, Gosline, 1996; Gosline et al., 2002; Carrington, Gosline, 2004), связанные с волновой активностью (Denny, 1987; Denny et al., 1998). Мощные, хорошо развитые ретракторы ноги позволяют натягивать биссусные нити, в результате чего моллюск плотнее прижимается к субстрату (рис. 2).

По данным Скарлато и др. (1967), в Японском море мидия тихоокеанская не образует промысловых скоплений в прибрежной зоне моря. Вместе с тем, этот вид, как и другой промысловый вид *Myt. edulis*, с успехом культивируется на искусственных субстратах (Gosling, 1992; Примаков и др., 2006). В природных условиях *Myt. trossulus* предпочитает селиться на скальных грунтах в прибойной зоне моря, как правило, на валунах на глубине 0.5–20 м (Скарлато, 1981). В связи с этим биссусные нити формируются на стебле биссуса мидии тихоокеанской в двух направлениях: вперед к макушке раковины и к заднему концу раковины, чтобы смягчить отраженное волновое воздействие, постоянно оказываемое на раковину (Denny, 1987; Denny et al., 1998). По-видимому, расположение переднего и боковых армирующих тяжелей на прикрепительном диске и степень их выраженности (рис. 3б) соответствуют направлению волнового воздействия на прикрепленную к субстрату мидию тихоокеанскую, которая испытывает фронтальное, отраженное и более или менее выраженные боковые воздействия волн (Denny, 1987; Denny et al., 1998).

Результаты исследования показали, что при внешнем сходстве морфологии биссуса и его частей у митилид разных видов размеры биссуса и биссусных нитей существенно различаются степенью армированности дисков и размером отдельных частей биссуса (Vekhova, 2019). Как и у других видов митилид, у *Myt. trossulus* формирование биссуса тесно связано с процессами, протекающими в биссусной бороздке (рис. 5а, 5б) (Carter et al., 2012; Скарлато, 1960) и дистальной ямке ноги (рис. 5ж, 5з) в момент формирования нити и ее прикрепления к поверхности субстрата (Pujol et al., 1970; Price, 1983; Waite, 1983). Эти различия

включают морфологические особенности биссусной бороздки ноги, ее размер и топографию поверхности (рис. 5). По-видимому, не последнюю роль здесь играют формы складок биссусной бороздки вдоль поверхности ноги и форма дистальной ямки, которые существенно различаются у разных видов митилид (рис. 5з–5и) (Eckroat, Steel, 1993). Известно также, что в процессе формирования биссусной нити важную роль играют количество секрета, вырабатываемого каждой железой ноги, и мгновенно попадание его через поры и протоки в биссусную бороздку ноги (рис. 5а), быстрота его смешивания в биссусной бороздке ноги посредством палочковидных ресничек и булавовидных сосочков, выстилающих дно и стенки этой бороздки ноги (рис. 5е), а также постепенное задубливание фенолами и последующее воздействие сокращений мощной мускулатуры ноги мидии (Bairati, Vitellaro-Zuccarello, 1974; Allen et al., 1976; Price, 1983).

Согласно литературным данным в ноге *Myt. edulis* локализовано 5 желез, участвующих в процессе биссусообразования (Pujol et al., 1970; Allen et al., 1976; Price, 1983; Waite, 1983). Можно предположить, что они участвуют в этом процессе и у *Myt. trossulus*. На дистальном конце ноги выше дистальной ямки находятся мукоциты, выстилающие поверхность ноги и вырабатывающие слизь, которая выходит на поверхность через поры при фиксации прикрепительного диска. Это мукоидная железа, которая секретирует мукополисахариды. Дистальную ямку окружает фенольная (или пурпурная) железа. Она секретирует небольшие глобулы, которые затем постепенно выводятся через протоки и примешиваются в дистальной части биссусной борозды к продукту секреции белой железы. Гранулы фенольной железы содержат полифенольный протеин и ортодифеноламин, представленный 3,4-дигидрокси фенолаланином (ДОФА), который участвует в процессе задубливания белка. От фенольной железы к основанию ноги, примыкая к биссусной бороздке и дистальной ямке, располагается энзимная (дополнительная) железа. Секреторные клетки этой фенольной железы содержат гранулы и большое количество орто-дифенолов. Они выделяются в биссусную бороздку и проявляют там фенолоксидазную активность. Как и в клетках фенольной железы, ортодифенольный компонент представлен протеином, содержащим α -ДОФА. Этот белок является предшественником β -коллагена, который используется при формировании наружной кутикулы каждой отдельной биссусной нити, прикрепительных дисков и манжет стебля. Белая (или коллагеновая) железа образована клетками, синтезирующими коллаген. Она самая большая по размеру и простирается от дистальной ямки до корня биссуса. Ее клетки содержат секреторные гранулы, которые проходят по нит-

чатых отросткам секреторных клеток прямо к дистальной ямке. Протоки имеют такой вид, чтобы выкачивать продукты секреции желез в биссусную бороздку и дистальную ямку. В проксимальной части ноги, в ее основании расположена биссусная железа, клетки которой синтезируют коллагеновые гранулы.

Таким образом, биссусные нити образуются в биссусной бороздке ноги по принципу отливки в фильерах. Эпителий, выстилающий каждую внутреннюю стенку фильера, образует небольшое количество складок – железистые островки. Они разделены мышечными пучками, которые играют важную роль в поддержке железы. Этот способ формирования нити заключается в выделении полимера через фильеры в виде тонких непрерывных нитей, которые затем вытягиваются в воздухе (Pujol et al., 1970).

Буквенные обозначения на рис. 3, 4 и 5: *бб* – биссусная бороздка ноги, *бм* – борозды мелкого порядка, *бн* – биссусные нити, *бт* – боковой тяж, *вн* – вентральная поверхность ноги, *гк* – гофрированная кайма, *д* – дно биссусной бороздки, *дк* – дистальный конец, *дя* – дистальная ямка, *з1* – переходная зона из диска в дистальный участок нити, *з2* – переходная зона из дистального в проксимальный участок нити, *м* – манжеты, *н* – нога мидии, *ос* – оппозитная сторона нити, *п* – поры в бороздке, *пб* – поперечная бороздка, *пд* – прикрепительный диск, *пк* – проксимальный конец, *плд* – пластинка диска, *прт* – продольный тяж, *пт* – передний тяж, *пск* – поперечная складка, *р* – реснички в биссусной бороздке, *с* – стелька биссуса, *ск* – складки биссусной борозды, *сч* – булавовидный сосочек биссусной бороздки ноги.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность Д.В. Фомину (Центр коллективного пользования Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) за помощь в использовании сканирующего электронного микроскопа Carl Zeiss, Sigma 300 VP. Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда содействия отечественной науке. Работа поддержана Малакологическим Обществом Лондона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бергер В.Я., Летунов В.Н., Вишевцов Г.В., Саранчова О.Л., 1985. Морфофункциональные и экологические аспекты биссусообразования у мидии (*Mytilus edulis* L.) // Экология обростания в Белом море. Л.: ЗИН АН СССР. С. 67–75.

Вехова Е.Е., 2007. Сравнительная морфология биссусных нитей трех представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 86. № 2. С. 154–162.

Золотарев В.Н., 1989. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 112 с.

Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А., 1994. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине: методическое руководство. СПб.: Наука. 400 с.

Примаков И.М., Лезин П.А., Иванов М.В., Кулаковский., 2006. Пути оптимизации марикультуры мидий в Белом море. М.: Товарищество научных изданий КМК. 72 с.

Скарлато О.А., 1960. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (Dysodonta). Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР. Т. 71. 150 с.

Скарлато О.А., 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 479 с.

Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др., 1967. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посъет (Японское море) // Исследования фауны морей. Т. 5. № 13. Р. 5–61.

Allen J.A., Cook M., Jackson D.J. et al., 1976. Observations on the rate of production and mechanical properties of the byssus threads of *Mytilus edulis* L. // Journal of Molluscan Studies. V. 42. № 2. Р. 279–289.

Brown C.H., 1952. Some structural proteins of *Mytilus edulis* // The Quarterly Journal of Microscopical Science. V. 93. Р. 487–502.

Bairati A., Vitellaro-Zuccarello L., 1974. The ultrastructure of the byssal apparatus of *Mytilus galloprovincialis*. II. Observations by microdissection and scanning electron microscopy // Marine Biology. V. 28. Р. 145–158.

Banu A., Shymasundari K., Hanumantha Rao K., 1980. The organization and chemistry of the byssus of some bivalves of the Waltair coast, India // The Veliger. V. 23. № 1. Р. 77–82.

Bell E.C., Gosline J.M., 1996. Mechanical design of mussel byssus material yield enhances attachment strength // The Journal of Experimental Biology. V. 199. № 4. Р. 1005–1017.

Carrington E., Gosline J.M., 2004. Mechanical design of mussel byssus: Load cycle and strain rate dependence // American Malacological Bulletin. V. 18. Р. 135–142.

Carter J.G., Harries P.J., Malchus N., Sartori A.F., Anderson L.C., Bieler R., Bogan A.E., Coan E.V., Cope J.C.W., Cragg S.M., Cartia-March J.R., Hylleberg J., Kelley P., Kleemann K., Kříž J., McRoberts C., Mikkelsen P.M., Pojeta J., Jr., Tëmkin I., Yancey T., Zieritz A., 2012. Illustrated Glossary of the Bivalvia. Treatise online № 48. V. 1. Р. 15.

Denny M.W., 1987. Lift as a mechanism of patch initiation in mussel beds // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 113. Р. 231–245.

Denny M., Gaylord B., Helmuth B., Daniel T., 1998. The menace of momentum: Dynamic forces of flexible organisms // Limnology and Oceanography. V. 43. № 5. Р. 955–968.

Eckroat L.R., Steel L.M., 1993. Comparative morphology of the byssi of *Dreissena polymorpha* and *Mytilus edulis* // American Malacological Bulletin. V. 10. Р. 103–108.

- Gosline J., Lillie M., Carrington E., Guerette P., Ortlepp C., Savage K., 2002. Elastic proteins: biological roles and mechanical properties // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. V. 357. № 1418. P. 121–132.
- Gosling E.M., 1992. The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture. Amsterdam: New York: Elsevier. Developments in aquaculture and fisheries science. V. 25. 590 p.
- Lee C.Y., Lim S.S.L., Owen M.D., 1990. The rate and strength of byssal reattachment by blue mussels (*Mytilus edulis* L.) // Canadian Journal of Zoology. V. 68. P. 2005–2009.
- Price H.A., 1983. Structure and formation of the byssus complex in *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia) // Journal of Molluscan Studies. V. 49. № 1. P. 9–17.
- Pujol J.P., Rolland M., Lasry S., Vinet S., 1970. Comparative study of the amino acid composition of the byssus in some common bivalve mollusks // Comparative Biochemistry and Physiology. V. 34. P. 193–201.
- Qin X., Waite J.H., 1995. Exotic collagen gradients in the byssus of mussel *M. edulis* // Journal of Experimental Biology. V. 198. P. 633–644.
- Smeathers J.E., Vincent J.F.V., 1979. Mechanical properties of mussel byssus threads // Journal of Molluscan Studies. V. 45. P. 219–230.
- Tamarin A., Keller P.J., 1972. An ultrastructural study of the byssal thread forming system in *Mytilus* // Journal of Ultrastructure Research. V. 40. P. 401–416.
- Vekhova E.E., 2006. Reattachment of certain species of mytilid bivalves to various substrates // Russian Journal of Marine Biology. V. 32. № 5. P. 308–311.
- Vekhova E.E., 2019. The adaptive morphology of byssus in *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus*, and *Modiolus modiolus* (Mytilidae, Bivalvia) from the Sea of Japan // Biology Bulletin. V. 46. № 9. P. 1030–1044.
- Waite J., 1983. Adhesion in byssally attached bivalves // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. V. 58. № 2. P. 209–231.
- Waite J.H., 1997. Marine bioadhesion: unraveling the chemistry // Journal of The Adhesion Society of Japan. V. 33. № 5. P. 186–194.
- Yonge C.M., 1962. On the primitive significance of the byssus in the Bivalvia and its effects in evolution // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 42. № 1. P. 113–125.

THE BYSSAL APPARATUS IN THE PACIFIC MUSSEL (*MYTILUS TROSSULUS*, BIVALVIA, MYTILIDAE), FROM THE SEA OF JAPAN

E. E. Vekhova*

A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia

*e-mail: evechova@gmail.com

In the commercial Pacific mussel species (*Mytilus trossulus*) from the Sea of Japan, features of the morphological structure of the byssal apparatus, byssal threads and byssal groove of the foot are studied. Steps in the process of byssal thread formation and characters of the morphological structure of the byssal groove related to this process are described in *Myt. trossulus*. The byssal apparatus is shown to consist of a root, a stem, and byssal threads, the latter in cross-section being ellipsoid in shape. A byssal thread consists of a corrugated proximal part located immediately behind the cuff and is 1/3 of its length, and a relatively smooth and whippy distal part taking 2/3 of the thread length and ending with an attachment disk at the distal end. On the surface of the attachment disk, three reinforcing cords are situated. The morphological features observed in these structures are discussed in terms of the peculiar distribution of mytilids in marine coastal zones, a successful habitat of *Myt. trossulus* being rocky shores with active wave activities.

Keywords: mytilids, mussels, *Mytilus trossulus*, byssus, byssal apparatus, byssal threads, byssal thread formation, the Sea of Japan

УДК 595.763.33

НОВЫЙ ВИД РОДА *COPROPHILUS* LATREILLE 1829 (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE) ИЗ ГРУЗИИ И ТУРЦИИ

© 2021 г. М. Ю. Гильденков*

Смоленский государственный университет, Смоленск, 214000 Россия

*e-mail: mgildenkov@mail.ru

Поступила в редакцию 08.03.2020 г.

После доработки 27.06.2020 г.

Принята к публикации 29.06.2020 г.

Описан новый вид *Coprophilus (Zonyptilus) turcicus* sp. n. из Грузии и Турции. Проиллюстрированы отличия нового вида от *Coprophilus (Zonyptilus) pennifer* (Motschulsky 1845) и *Coprophilus (Zonyptilus) rufipennis* (Reitter 1894).

Ключевые слова: Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae, *Coprophilus*, новый вид, Грузия, Турция

DOI: 10.31857/S0044513421050044

Coprophilus – небольшой род, с учетом новой синонимии и последних описаний (Herman, 2001; Schülke, Smetana, 2015; Гильденков, 2015, 2019, 2019a, 2020; Gildenkova, 2016, 2017, 2017a) насчитывает 29 видов, из которых 2 обитают только в Неарктике, 26 в Палеарктике, 1 вид общий. Из Европы известно всего 6 видов, 13 видов встречаются только в Гималаях и на Тянь-Шане, а 3 вида только на Дальнем Востоке и в Японии. Довольно широко распространены лишь 4 вида: *Coprophilus* (s. str.) *striatulus* (Fabricius 1792), *C. (Zonyptilus) pennifer* (Motschulsky 1845), *C. (Z.) schubertii* (Motschulsky 1860) и *C. (Z.) marginalis* (Reitter 1894). Значительная изменчивость многих видов *Coprophilus* (Гильденков, 2019, 2019a, 2020; Gildenkova, 2017a) определяет высокое таксономическое значение строения гениталий самцов.

При обработке материалов по роду *Coprophilus* нами были изучены типовые экземпляры, которые хранятся в коллекции Зоологического музея МГУ (ZMUM). Лектотип *Coprophilus (Zonyptilus) pennifer* (Motschulsky 1845) был смонтирован на одной булавке с другим жуком (рис. 1a, 1b) и одним препаратом эдеагуса (рис. 3a), с этикетками (рис. 2): “Tiflis” “*Zonyptilus pennifer* mihi | Georgia” “1. Lectotypus ♂ *Zonyptilus pennifer* Motschulsky | det. dr. Tóth L. 1987” “2. prope *Zonyptilus* sp. n. ♂, sine aedoeagus! det. Tóth L., 1987”. Нами было признано, что препарат эдеагуса лектотипа *C. pennifer* утрачен и лектотип (рис. 1a) был перемонтирован на отдельную булавку. Второй жук (рис. 1b) по строению эдеагуса (рис. 3a) был признан близким (рис. 3b) к *Coprophilus (Zonyptilus) rufipennis* (Reitter

1894) и снабжен этикеткой: “р. *Coprophilus (Zonyptilus) rufipennis* (Reitter, 1894) | det. M. Gildenkova, 2014”. Позднее нами был изучен обширный материал *Coprophilus* с Кавказа, но все экземпляры относились к *C. pennifer*. При изучении в 2018 г. материалов из Турции, которые любезно предоставил мой коллега Sinan Anlaş, были обнаружены *Coprophilus*, идентичные с жуком из Грузии (рис. 1b) по строению эдеагуса (рис. 3a). Оказалось, что этот материал и вышеупомянутый экземпляр из Грузии относятся к новому для науки виду. Этот вид описывается в настоящей статье.

Места хранения материала обозначены следующим образом: AZMM – Алашехирский зоологический музей, Алашехир, Маниса, Турция (Alaşehir Zoological Museum, Manisa, Turkey); сMG – личная коллекция автора, Смоленск, Россия (private collection of Mikhail Gildenkova, Smolensk); ZMUM – Зоологический музей Московского Государственного университета, Москва, Россия (Zoological Museum, Moscow Lomonosov State University).

Этикетки приведены в оригинальной транскрипции, знак “|” обозначает конец строки. В исследованиях использованы стандартные методы по таксономии насекомых, препарирование, измерения и рисунки выполнены с использованием микроскопа МБС-10, снабженного окуляром-микрометром и мерной сеткой. Препараты гениталий обработаны 10% КОН и зафиксированы в эупарале. Фотографии получены на Canon EOS 5D Mark III с объективом Canon MP-E 65 mm, использована технология extended focus.



Рис. 1. Внешний вид дорсально: а – *Coprophilus (Zonoptilus) pennifer* (Motschulsky 1845), лектотип; б – *Coprophilus (Zonoptilus) turcicus* sp. n., голотип.

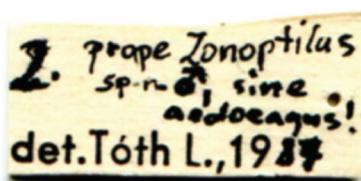


Рис. 2. Этикетки, первоначально смонтированные на одной булавке с лектотипом *C. (Z.) pennifer* (Motschulsky 1845) и голотипом *C. (Z.) turcicus* sp. n.

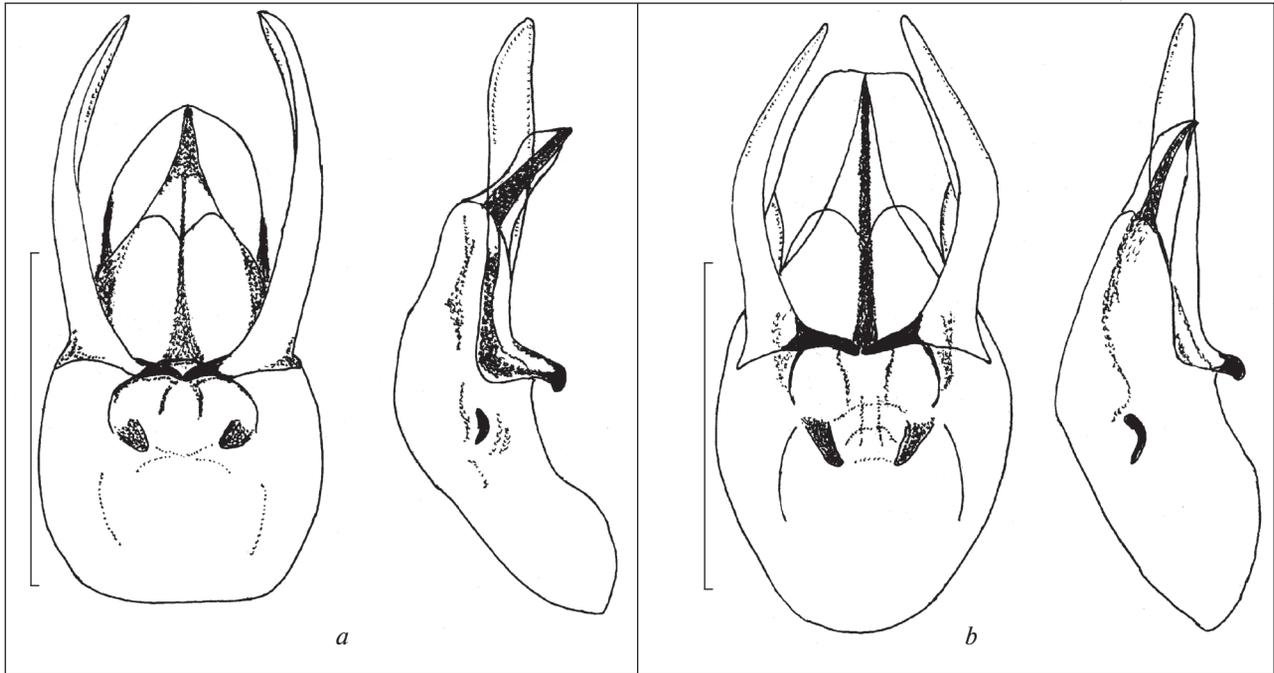


Рис. 3. Эдеагус *Coprophilus* spp. дорсально и латерально: а – *C. (Z.) turcicus* sp. n., голотип; б – *Coprophilus (Zonyptilus) rufipennis* (Reitter 1894), лектотип. Масштаб 0.25 мм.

***Coprophilus (Zonyptilus) turcicus* Gildenkov sp. n.**
(рис. 1б; 3а; 4а, 4б)

Материал. Голотип ♂, Грузия, Тбилиси “Tiflis” “*Zonyptilus pennifer mihi* | Georgia” “2. prope *Zonyptilus* sp. n. ♂, sine aedoeagus! det. Tóth L., 1987” “pr. *Coprophilus (Zonyptilus) rufipennis* (Reitter, 1894) | det. M. Gildenkov, 2014” “Holotypus *Coprophilus (Zonyptilus) turcicus* | det. M. Gildenkov, 2018” (ZMUM).

Паратипы: Турция, Центральная Анатолия: 1♀ “TR – Nevşehir, Avanos, Ziyaret Mountains, 24.III.2018, leg. Yaman” (AZMM); 2♂♂, 2♀♀ “TR – Konya, Cihanbeyli Kırkışla, 38°32’10” N, 32°51’05” E, 1024 m, 05.III.2018, leg. Örgel” (AZMM); 1♂, 1♀ – cMG); 3♂♂, 1♀ “TR – Konya, Cihanbeyli, Kırkışla, 38°32’05” N, 32°50’48” E, 1005 m, 05.III.2018, leg. Örgel & Yaman” (AZMM); 2♂♂, 1♀ “TR – Konya, Bolluk Lake, 38°30’49” N, 32°54’00” E, 988 m, 05.III.2018, leg. Örgel” (AZMM); 1♂, 1♀ – cMG); 1♂ “TR – Konya, Meke Lake, 03.III.2018, leg. Örgel” (cMG); 1♀ “TR – Konya, Ilgın Lake, 38°23’25” N, 31°53’21” E, 1068 m, 01.III.2018, leg. Yaman” (AZMM); 2♀♀ “TR – Kayseri, Incesu, 38°34’39” N, 35°07’39” E, 1730 m, 25.III.2018, leg. Anlaş” (AZMM).

Описание. Самец (голотип). Длина тела 3.7 мм, ширина в плечах 0.83 мм. Тело уплощенное, покровы довольно блестящее. Голова, переднеспинка и брюшко черно-бурые; надкрылья в целом бурые, с довольно обширным черно-бурым участком в основании и области шва, с не-

большими желто-бурыми участками у вершины (рис. 1б); антенны темно-бурые; ноги бурые.

Голова поперечная, ее длина от основания до переднего края наличника относится к наибольшей ширине (мм) примерно как 0.46:0.66. Наибольшую ширину голова имеет в области глаз. Глаза умеренно большие, слабо выпуклые. На уровне заднего края глаз проходит глубокая поперечная борозда (рис. 1б). У внутреннего края антеннальных бугорков имеются овальные вдавления. Поверхность головы четко, крупно и довольно густо пунктирована. Пунктировка не равномерная, точки зачастую располагаются на разном расстоянии друг от друга; диаметр точек примерно в 3 раза превосходит диаметр фасетки глаза; расстояния между точками как правило немного меньше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие. (рис. 1б). Антенны довольно длинные (рис. 1б). Первый членик удлиненный, цилиндрический, его длина более чем в 2 раза превосходит наибольшую ширину; 2-й членик удлиненный, конусовидный, его длина примерно в 2 раза превосходит наибольшую ширину, он значительно короче и уже 1-го; 3-й – конусовидный, строением сходен со 2-м; 4–7-й членики примерно равной длины и ширины; 8–10-й членики конусовидные, значительно массивнее 4–7-го, слабо поперечные; 11-й членик заострен на вершине, его длина примерно в 1.5 раза превосходит ширину. Четыре последних членика образуют рыхлую булаву (рис. 1б).



Рис. 4. Внешний вид дорсально: *a* – *C. (Z.) turcicus* sp. n., паратип с черно-бурой окраской надкрылий; *b* – *C. (Z.) turcicus* sp. n., паратип с бурой окраской надкрылий; *c* – *Coprophilus (Zonyptilus) pentatoma* Fauvel 1897, лектотип.

Переднеспинка (рис. 1*b*) выпуклая, наибольшей ширины достигает примерно через 2/3 длины, отмеренной от основания. Длина переднеспинки относится к наибольшей ширине (мм) примерно как 0.93:0.86. Основание и боковые края переднеспинки четко и довольно широко окантованы (рис. 1*b*). Поверхность переднеспинки четко, крупно и довольно густо пунктирована, диаметр точек примерно в 3 раза превосходит диаметр фасетки глаза. Характер пунктировки сходен с пунктировкой головы, но точки на переднеспинке расположены более равномерно (рис. 1*b*). У основания переднеспинки, по обе стороны от медиальной линии, имеются небольшие округлые вдавления, образованные несколькими слившимися точками (рис. 1*b*).

Надкрылья уплощенные, их длина относится к общей ширине (мм) примерно как 1.00:1.03. На поверхности каждого надкрылья хорошо различимы шесть бороздок, которые образованы слившимися точками (рис. 1*b*) и которые идут до зад-

ней трети надкрылья. Плоские гребни, образующиеся между бороздками, покрыты редкими поперечными морщинками и штрихами, эти гребни гладкие, блестящие. В задней трети и по боковому краю надкрылий имеется неравномерная пунктировка; диаметр точек немного меньше, чем на переднеспинке; точки часто сливаются, промежутки гладкие, блестящие. Надкрылья узко окантованы.

Поверхность брюшка покрыта очень нежной шагреневкой (рис. 1*b*).

Эдеагус имеет характерное строение (рис. 3*a*).

Самка (паратип). Окраской и размерами самки в целом сходны с самцами, но половой диморфизм у всех известных особей выражен, самцы имеют значительно более выпуклую и объемную переднеспинку. При одинаковых с самцом размерах надкрылий переднеспинка самок примерно на 0.2 мм короче и на 0.06 мм уже.

Изменчивость. Размеры (мм) тела и его отдельных частей у разных особей могут варьировать в небольших пределах. Длина переднеспинки самца от 0.99 до 1.03, ее ширина от 0.85 до 0.93; длина надкрылий от 1.00 до 1.16, их ширина от 1.02 до 1.16. Длина переднеспинки самки от 0.72 до 0.76, ее ширина от 0.80 до 0.83; длина надкрылий от 1.02 до 1.12, их ширина от 1.02 до 1.12. Окраска надкрылий довольно изменчива, часто встречаются особи с целиком черно-бурой (рис. 4а) или бурой (рис. 4б) окраской надкрылий.

Дифференциальный диагноз. Размерами, окраской и микроскульптурой поверхности тела, с учетом изменчивости обоих видов (Гильденков, 2019, 2020), сходен с широко распространенным *Coprophilus (Zonyptilus) pennifer* (Motschulsky 1845). Отличается от него, как правило, более темной окраской надкрылий, без хорошо выраженного черно-бурого пятна в области щитка, надежно отличается строением эдеагуса (рис. 3а; Гильденков, 2019: рис. 2а; Гильденков, 2020: рис. 7а). У *C. pennifer* в центральной части внутреннего мешка эдеагуса имеется структура из двух треугольных склеритов, обращенных вершинами друг к другу и соединенных широким мостиком; у *C. turcicus* треугольные склериты не соединены и широко расставлены (рис. 3а). Темноокрашенные особи нового вида внешне сходны с *Coprophilus (Zonyptilus) pentatoma* Fauvel 1897 (рис. 4а, 4с), надежно отличаются строением эдеагуса (рис. 3а; Gildenkov, 2017a: figs 2, 3). У *C. pentatoma*, эдеагус имеет очень сходное строение, но треугольные склериты в центральной части его внутреннего мешка длинные и узкие, а у *C. turcicus* они почти равносторонние (рис. 3а). Особи нового вида с бурыми надкрыльями (рис. 4б) внешне сходны с *Coprophilus (Zonyptilus) pseudopiceus* Gildenkov 2015 (Гильденков, 2015: рис. 1), надежно отличаются строением эдеагуса (рис. 3а; Гильденков, 2015: рис. 3: 1, 3). *C. pseudopiceus* имеет совершенно другое строение эдеагуса, с широкой и мощной апикальной лопастью, склерит в центральной части внутреннего мешка его эдеагуса в форме бабочки (Гильденков, 2015: рис. 3: 1, 3). По строению эдеагуса новый вид наиболее близок (Гильденков, 2019а, 2020) к *Coprophilus (Zonyptilus) rufipennis* (Reitter 1894), от которого отличается (рис. 3а, 3б) менее развитыми, значительно более короткими, треугольными склеритами центральной части внутреннего мешка.

Распространение. В настоящее время известен из Центральной Анатолии в Турции, от Конья до Кайсери и из района Тбилиси в Грузии. Возможно, обитает также на востоке Турции, Северном Иране и в Закавказье.

Этимология. Назван в соответствии со страной, откуда известен по большому числу экземпляров с более широкой территории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает сердечную благодарность своим коллегам и кураторам коллекций, предоставившим материалы для изучения: Алексею А. Гусакову (ZMUM, Москва); Sinan Anlaş (AZMM, Алашехир). Особую благодарность автор выражает Кириллу Владимировичу Макарову за изготовление фотографий (Московский педагогический государственный университет, Москва).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гильденков М.Ю., 2015. *Coprophilus schubertii* (Motschulsky, 1860) и *Coprophilus piceus* (Solsky, 1867). *Coprophilus (Zonyptilus) pseudopiceus* – новый вид из Европы (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Известия Смоленского государственного университета. № 2/1. С. 6–17.
- Гильденков М.Ю., 2019. К пониманию видов *Coprophilus (Zonyptilus) pennifer* (Motschulsky 1845) и *C. (Zonyptilus) marginalis* (Reitter 1894) (Coleoptera, Staphylinidae) // Зоологический журнал. Т. 98. № 1. С. 19–27. [English translation: Entomological Review. 2019. V. 99. № 2. P. 193–202.].
- Гильденков М.Ю., 2019а. Новый синоним *Coprophilus (Zonyptilus) solskyi* Bernhauer, 1908 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 15. № 2. С. 253–256.
- Гильденков М.Ю., 2020. К изучению синонимии *Coprophilus (Zonyptilus) pennifer* (Motschulsky 1845) (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) // Зоологический журнал. Т. 99. № 9. С. 988–998.
- Gildenkov M.Yu., 2016. New for Russia rove beetles of the subfamily Oxytelinae (Coleoptera: Staphylinidae), with notes on the synonymy of *Coprophilus sibiricus* // Far Eastern Entomologist. № 307. P. 17–20.
- Gildenkov M.Yu., 2017. A new species of the genus *Coprophilus* Latreille, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) from central China // Far Eastern Entomologist. № 334. P. 17–20.
- Gildenkov M.Yu., 2017а. New synonymies of *Coprophilus (Zonyptilus) pentatoma* Fauvel, 1897 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Zootaxa. V. 4306. № 1. P. 130–136.
- Herman L.H., 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1785 to the end of the second Millennium // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 265. P. 1–4218.
- Schülke M., Smetana A., 2015. Oxytelinae / Löbl I., Löbl D. (edit.) Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 1 (Hydrophiloidea – Staphyloidea). Leiden–Boston: Brill. P. 757–795.

**A NEW SPECIES OF THE GENUS *COPROPHILUS* LATREILLE 1829
FROM GEORGIA AND TURKEY
(COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE)**

M. Yu. Gildenkov*

Smolensk State University, Smolensk, 214000 Russia

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

A new species, *Coprophilus (Zonyptilus) turcicus* sp. nov., is described from Georgia and Turkey. Differences of the new species from both *Coprophilus (Zonyptilus) pennifer* (Motschulsky 1845) and *Coprophilus (Zonyptilus) rufipennis* (Reitter 1894) are illustrated.

Keywords: Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae, *Coprophilus*, new species, Georgia, Turkey

УДК 595.773.4

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО БИОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *TIMIA* WIEDEMANN 1824 (DIPTERA, OTITIDAE, ULIDIINAE)

© 2021 г. Н. П. Кривошеина^а, *, М. Г. Кривошеина^а

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

*e-mail: dipteranina@rambler.ru

Поступила в редакцию 04.04.2020 г.

После доработки 27.06.2020 г.

Принята к публикации 29.06.2020 г.

Впервые исследованы образ жизни и особенности морфологии преимагинальных стадий двукрылых рода *Timia*. Личинки обитают в корнях отмирающих старых и перестойных стволов саксаула. По типу питания, судя по строению ротового аппарата, личинки являются сапрофагами и живут в сообществе с личинками жесткокрылых, которые активно перерабатывают древесину. Виды *Timia* хорошо различаются по строению анальной пластинки, а также по форме бороздок второго и последнего сегментов пупария. Составлена определительная таблица для четырех видов рода *Timia* по пупариям.

Ключевые слова: Diptera, Ulidiinae, *Timia*, *T. albifacies*, *T. hirtipes*, *T. komarowii*, экология, морфология, черный саксаул, сапрофаги, ризобионты

DOI: 10.31857/S004451342105007X

Представители семейства Otitidae наиболее характерны для Палеарктики и в единичных случаях известны из других регионов. Подсемейство Ulidiinae в Палеарктике включает 5 родов (Zaitzev, 1984). Сведения по биологии касаются в основном представителей трех из них: *Physiphora* Fallén 1810, *Homalocephala* Zetterstedt 1838 и *Euxesta* Loew 1868. Столь же ограничены сведения по экологии родов и видов подсемейства Otitinae. Личинки отдельных видов семейства известны в качестве сапрофагов и реже фитосапрофагов. Они развиваются в гниющей травянистой растительности, разлагающихся фруктах, под корой древесных стволов. Ряд видов, прежде всего *Physiphora demandata* (Fabricius 1798), *Seioptera vibrans* (Linnaeus 1758), неарктический вид *Delphinia picta* (Fabricius 1781) и другие предпочитают навоз (Зимин, 1948; Allen, Foote, 1967). В последнее время получены обширные сведения о связях многих видов с древесными субстратами. Так, личинки многих видов рода *Homalocephala* Zetterstedt 1838 обитают в коре поврежденных или ослабленных под воздействием первичных ксилофагов листовенных пород деревьев. Виды *H. angustata* (Wahlberg 1838), *H. apicalis* (Wahlberg 1838), *H. biumbata* (Wahlberg 1838) предпочитают осину. Личинки *Pseudotephritis* (Hennig 1939), например *Ps. millepunctata* (Hennig 1939) и *Ps. ussurica* N. Krivosheina & M. Krivosheina 1997, развиваются под

корой осины и дуба (M. Krivosheina, N. Krivosheina, 1995; Н. Кривошеина, М. Кривошеина, 1997). Под корой карагача (*Ulmus foliacea* Gilib.) были найдены личинки *Euxesta stackelbergi* M. Krivosheina & N. Krivosheina 1995a, а под корой туранги (*Populus diversifolia* Schrenk) и тополя (*P. alba* L.) обитают *Physiphora chalybea* Hendel 1909 (M. Krivosheina, N. Krivosheina 1995; Н. Кривошеина, М. Кривошеина, 1997a).

Некоторые виды были зарегистрированы в хвойных породах. Так, личинки *H. tamaevi* M. Krivosheina et N. Krivosheina 1995 развиваются под корой и в древесине лиственницы, а личинки *H. albitarsis* Zetterstedt 1838 обитают в пнях ели и кедровой сосны, где они были найдены в галереях жуков короедов *Tripodendron lineatum* Olivier 1795 (Coleoptera, Curculionidae) (M. Krivosheina, N. Krivosheina, 1995). У ряда личинок-сапрофагов наблюдаются адаптации к обитанию в специфических средах, например в гниющих кактусах (Allen, Foote, 1967).

Наиболее явственно выбор среды обитания определяется при заселении живых растительных объектов. Так, неарктический вид *Tetanops myopaeformis* (Röder 1881) развивается только на отдельных видах трех родов Chenopodiaceae, вид *Eumetopiella rufipes* (Macquart 1847) – в двух вариантах *Echinochloa crus-galli* L. (Valley et al., 1969), а *Tritoxa incurva* Loew 1873 – в двух видах лука и чеснока, в

том числе репчатого лука (*Allium cepa* L.) (Allen, Foote, 1975, 1992).

Лишь в единичных случаях установлены явления некрофагии и развития на человеческих трупах (Ferrag, 1987).

Данные по образу жизни представителей рода *Timia* были получены в процессе экспедиционных работ. Материал был собран в восточной половине Центральных Каракумов примерно в 100 км западнее г. Чарджуу на территории барханного массива Джиликум и на территории Акыбайского лесничества севернее г. Мары в течение 1971–1973 гг.

Собранных в природных условиях личинок двукрылых частично фиксировали в спирте, частично сохраняли живыми в соответствующем субстрате в лабораторных условиях до вылета имаго. Обе серии личинок, пустые пупарии и вылетевших имаго регистрировали под одним номером. В дневнике описывали условия развития личинок, характеристики соответствующих биотопов и состав их обитателей.

Род *Timia* Wiedemann 1824

Род включает более 40 палеарктических видов, 7 из которых зарегистрированы в Европе (Zaitzev, 1984; Gregor, 1970; Городков, Зайцев, 1986). Большинство видов рода известны с территории бывших советских республик Средней Азии, а также Ирана, Пакистана, Афганистана, Северного Китая и Монголии. Род представлен двумя под родами: *Timia* Wiedemann 1824 и *Empyelocera* Loew 1866. Данные по биологии *Timia* отсутствуют, в литературе имеется лишь упоминание о развитии личинок рода в корнях саксаула (Мамаев, 1976а; Каленов и др., 1980).

Для преимагинальных стадий на основании имеющихся у нас материалов установлены следующие признаки. Тело личинок гладкое, с закругленным последним сегментом и с несколько выступающими боковыми лопастями, в углублении между которыми расположены задние дыхальца. Трахейная система амфипнейстического типа. Передние дыхальца с расширенным атриумом, но его наружная часть в виде очень короткой наружной полоски несет от 6 до 10–11 округлых дыхальцевых камер (рис. 1, 7). Задние дыхальца расположены на некотором расстоянии друг от друга на невысоких умеренно склеротизованных бугорках, лишь слегка выступающих над поверхностью сегмента (рис. 1, 3–4; 4, 2–3). Стигмальная пластинка дыхалец с тремя удлинено-овальными отверстиями, сближенными в основании и расходящимися под острым углом. Стигмальный диск расположен на периферии стигмальной пластинки в ее передне-боковом углу с внутренней стороны (рис. 1, 6). Ротоглоточный аппарат относительно

слабо склеротизован, черные лишь ротовые крючки и передний отдел гипостомального склерита. Ротовые крючки простые, без аксессуарных склеритов. Дорсальные и вентральные отростки фарингеальных склеритов хорошо развиты, удлиненные, дорсальные отростки узкие, вентральные – массивные, с развитой фарингеальной мембраной. Вентральные отростки с хорошо развитым дорсальным выступом. Строение ротоглоточного аппарата соответствует такому типу питания как сапрофагия.

Ротоглоточный аппарат личинок *Timia* близок по строению к *Physiphora demandata* (Fabricius 1798), а структура задних дыхалец – к *Seioptera vibrans* (Linnaeus 1758).

Строение пупария трудно сравнивать с имеющимися в литературе сведениями, так как детальные описания пупариев отсутствуют.

Timia albifacies Gorodkov et Zaitzev 1986

(рис. 1, 1–7; 2, 1–6)

Материал. 3 личинки, 5 пупариев, 2 ♂♂, 2 ♀♀: **Туркменистан**, Восточные Каракумы, 280 км севернее г. Мары, 3.IV.1971, № 3, в корнях черного саксаула (Н. Кривошеина, Б. Мамаев).

О п и с а н и е. Личинка. Тело желтое с буроватым оттенком, удлиненное, гладкое, грудные сегменты уже брюшных. Длина брюшных сегментов постепенно возрастает к концу тела, длина предпоследнего сегмента в 1.3 превосходит ширину. Последний сегмент короткий, его длина не превышает ширину (рис. 1, 3, 4), с двумя широкими закругленными боковыми лопастями. Ползательные валики хорошо развиты на II–VII брюшных сегментах (рис. 1, 5), и несколько рядов мелких шипиков расположены на I и VIII брюшных сегментах (рис. 2, 3). На средних сегментах ползательные валики с шестью рядами бугорков, из которых второй-четвертый ряды часто разрозненные, состоят из коротких первичных рядов, а первый и последний ряды сплошные с наиболее мелкими кутикулярными структурами. Двойной предпоследний ряд часто формируют крупные бугорки (рис. 1, 5).

Передние дыхальца с очень короткой наружной частью атриума, несущего шесть округлых камер (рис. 1, 7). Задние дыхальца (рис. 1, 6) расположены на расстоянии, которое не меньше их диаметра. Дыхальцевые отверстия удлиненно-овальные, сближены в основании и широко расставлены у вершины. Срединные оси, проведенные через дыхальца, перекрещиваются под прямым углом. Стигмальная пластинка относительно светлая, перитрема черная. Стигмальный линочный диск расположен на периферии стигмальной пластинки.

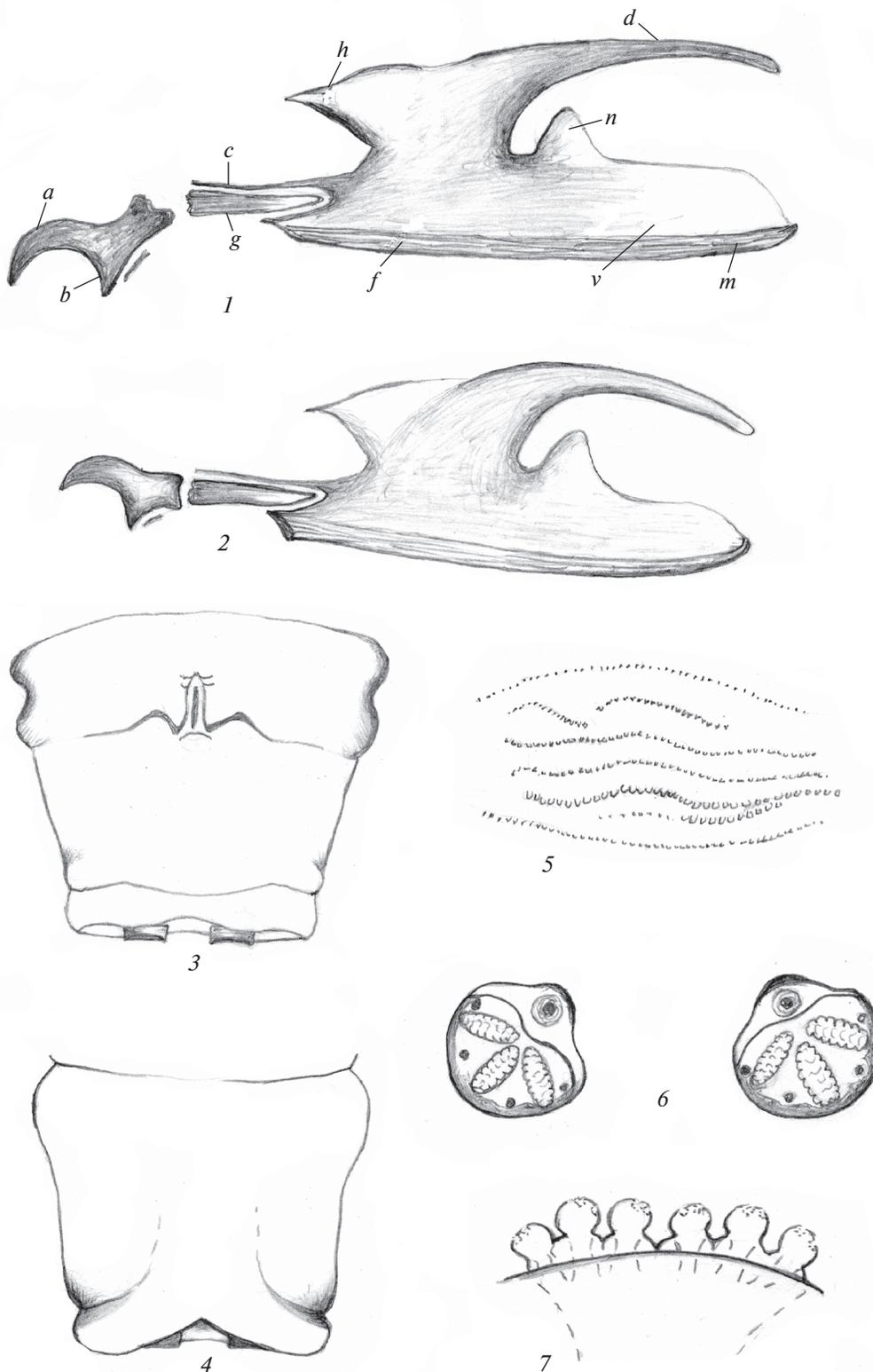


Рис. 1. Личинка *Timia albifacies* Gorodkov et Zaitzev 1986 (1, 3–7) и пупарий (2): 1, 2 – ротоглоточный аппарат; 3, 4 – терминальный конец тела снизу и сверху; 5 – кутикулярные структуры ползательных валиков V брюшного сегмента; 6, 7 – задние и передние дыхальца. *a* – ротовые крючки, *b* – вентральный выступ базального склерита ротовых крючков, *c* – парастомальный склерит, *d* – дорсальный отросток фарингеального склерита, *f* – фарингеальный склерит, *g* – гипостомальный склерит, *h* – дорсальная перемычка, *m* – фарингеальная мембрана, *n* – дорсальный выступ вентрального отростка, *st* – переднее дыхальце, *v* – вентральный отросток фарингеального склерита.

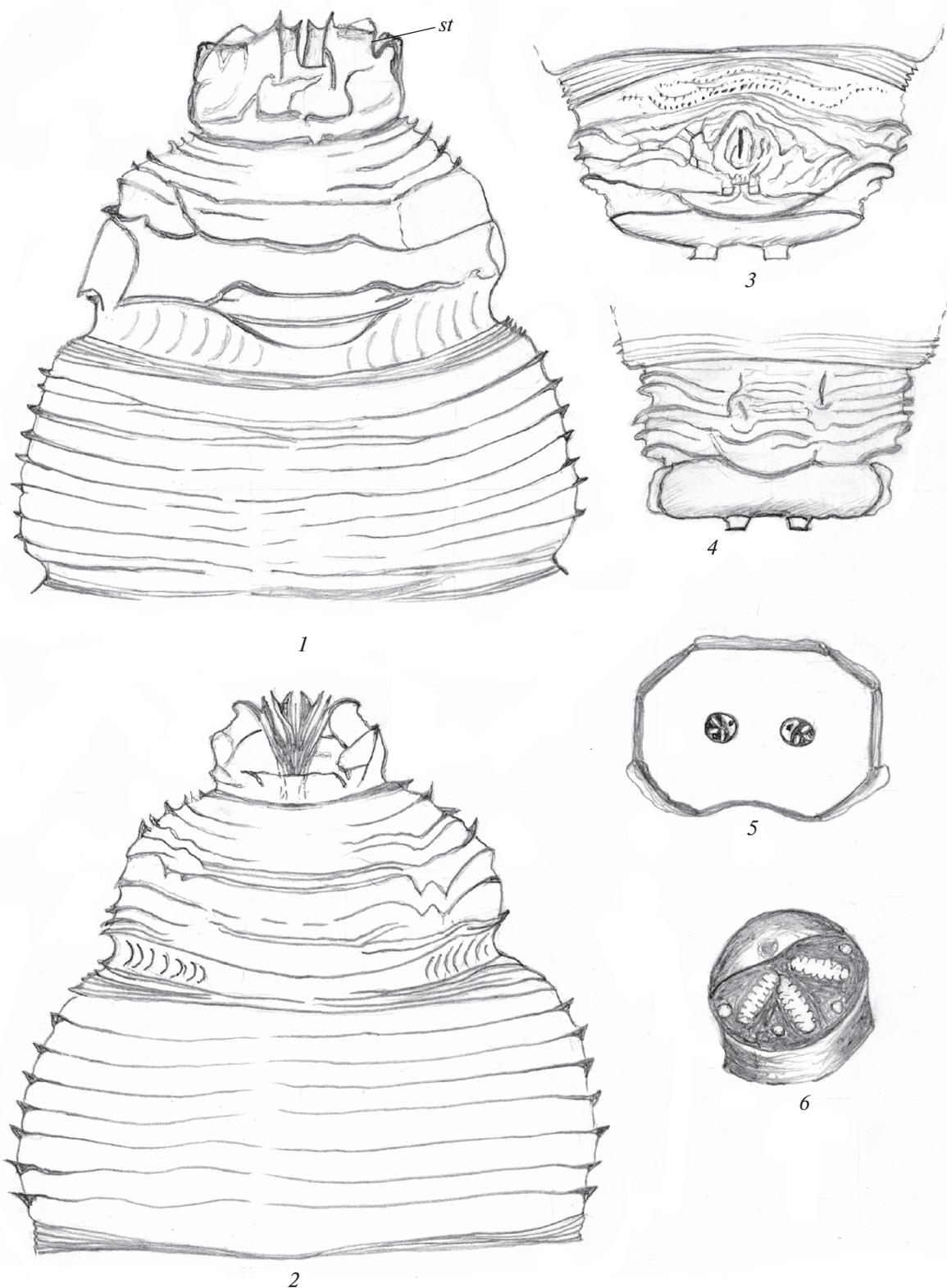


Рис. 2. Пупарий *Timia albifacies* Gorodkov et Zaitzev 1986: 1, 2 – грудные сегменты сверху и снизу; 3, 4 – последний сегмент снизу и сверху; 5 – стигмальное поле задних дыхалец; 6 – заднее дыхальце; st – переднее дыхальце.

Ротоглоточный аппарат по структуре близок аппарату личинок *T. komarowii* (рис. 1, 1). Ротовые крючки простые, без дополнительных, аксессуарных склеритов. Гипостомальные и парастомальные склериты равной длины, парастомальные — тонкие, стержневидные, гипостомальные массивные, хорошо склеротизованы в переднем отделе. Фарингеальный склерит с хорошо развитой фарингеальной мембраной и массивным конусовидным дорсальным выступом в основании вентрального отростка. Отростки фарингеального склерита почти равной длины, но дорсальный слегка короче вентрального, тонкий, вентральный — массивный.

Длина тела 9—10 мм.

Пупарий. Сегменты окрашены равномерно, темно-коричневые с густо расположенными ребристыми поперечными бороздками (рис. 2, 1, 2).

По строению и положению бороздки I—II грудных и последнего брюшного отличаются от остальных сегментов. Третий грудной и I—VII брюшные сегменты с относительно равномерно и густо расположенными ребристыми поперечными бороздками. Ряды светлых кутикулярных структур ползательных валиков почти незаметны.

Последний сегмент с широкой бороздой, ограничивающей стигмальное поле (рис. 2, 3, 4). Задние дыхальца расположены на расстоянии, несколько превышающем их диаметр (рис. 2, 5). Стигмальная пластинка дыхалец затемнена, участок, несущий стигмальный линочный диск, более светлый (рис. 2, 6), расположен на внутренней стороне дыхалец.

Длина пупария 6—7 мм.

Биология. Личинки обитали в корнях старых и перестойных стволов черного саксаула (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Pjlin), произрастающих в межрядовых понижениях на небольших по высоте песчаных буграх с различными эфемерами из крестоцветных, бурачниковых и сложноцветных.

Распространение. Вид описан из Туркмении, зарегистрирован в Репетеке и 280 км севернее г. Мары, на окраине барханных песков, в саксаульнике.

***Timia hirtipes* Hendel 1908**
(рис. 3, 1—6)

Материал. 1 пупарий, 2 ♂♂, 2 ♀♀, Туркменистан, г. Мары, Акыбай, 16.IV.1971, раскопки в песчаных буграх под эфемерами (Н. Кривошеина).

Описание. Пупарий. Окраска сегментов светло-желтая. Практически все тело, кроме переднегрудного и последнего сегментов, с густо расположенными поперечными ребристыми бороздками (рис. 3, 1, 2). На II—III грудных сегментах бороздки, как с дорсальной, так и с вентральной стороны с небольшими перерывами, а на по-

следнем сегменте с дорсальной стороны бороздки разрежены. Конец тела закруглен, стигмальное поле ограничено утолщенными темными ребристыми бороздками и слегка смещено на дорсальную сторону (рис. 3, 3).

Анальная пластинка расположена в передней трети последнего сегмента (рис. 3, 4). Перед ней находятся сближенные дуговидно изогнутые тонкие бороздки. Терминальный конец сегмента с четырьмя затемненными утолщенными бороздками (рис. 3, 5).

Задние дыхальца расположены на небольших буроватых бугорках, расположенных друг от друга на расстоянии, не превышающем их диаметр (рис. 3, 5). Стигмальная пластинка задних дыхалец несколько удлинена, с тремя небольшими узкими отверстиями, сближенными в основании и расходящимися под острым углом на вершине. Стигмальный линочный диск дыхалец расположен на периферии стигмальной пластинки, в ее переднем углу с внутренней стороны.

Передние дыхальца хорошо заметны в виде небольших светлых пластинок на боковой стороне переднегруды.

Ротоглоточный аппарат типичного для личинок круглошовных двукрылых строения (рис. 3, 6). Ротовые крючки простые, аксессуарные склериты не развиты, парастомальный склерит тонкий, стержневидный, несколько короче более массивного гипостомального. Фарингеальный склерит с хорошо развитыми отростками, из которых дорсальный тонкий, слегка длиннее вентрального. Последний с крупным широким в основании дорсальным бугорком, расположенным в среднем отделе вентрального отростка. Фарингеальная мембрана хорошо развита. Дорсальная перемычка сужена на вершине (вид сбоку) и склеротизована по периферии.

Длина пупария 8 мм.

Биология. Пупарий обнаружен в почве в районе Акыбая (окрестности г. Мары) на территории ползакрепленных песков с редкими кустиками белого саксаула (*Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss & Buhse), солянки Рихтера (*Salsola richteri* Karel), эллении малолистой (*Aellenia subaphylla* (C.A. Mey)), однолетних солянок и эфемеров. В песчаных буграх под саксаулом часто встречаются отмершие корни кустарников, лебеды, солянок.

Распространение. Вид описан по материалам из окрестностей Ашхабада (Туркмения), известен из Узбекистана и Монголии (Zaitzev, 1984).

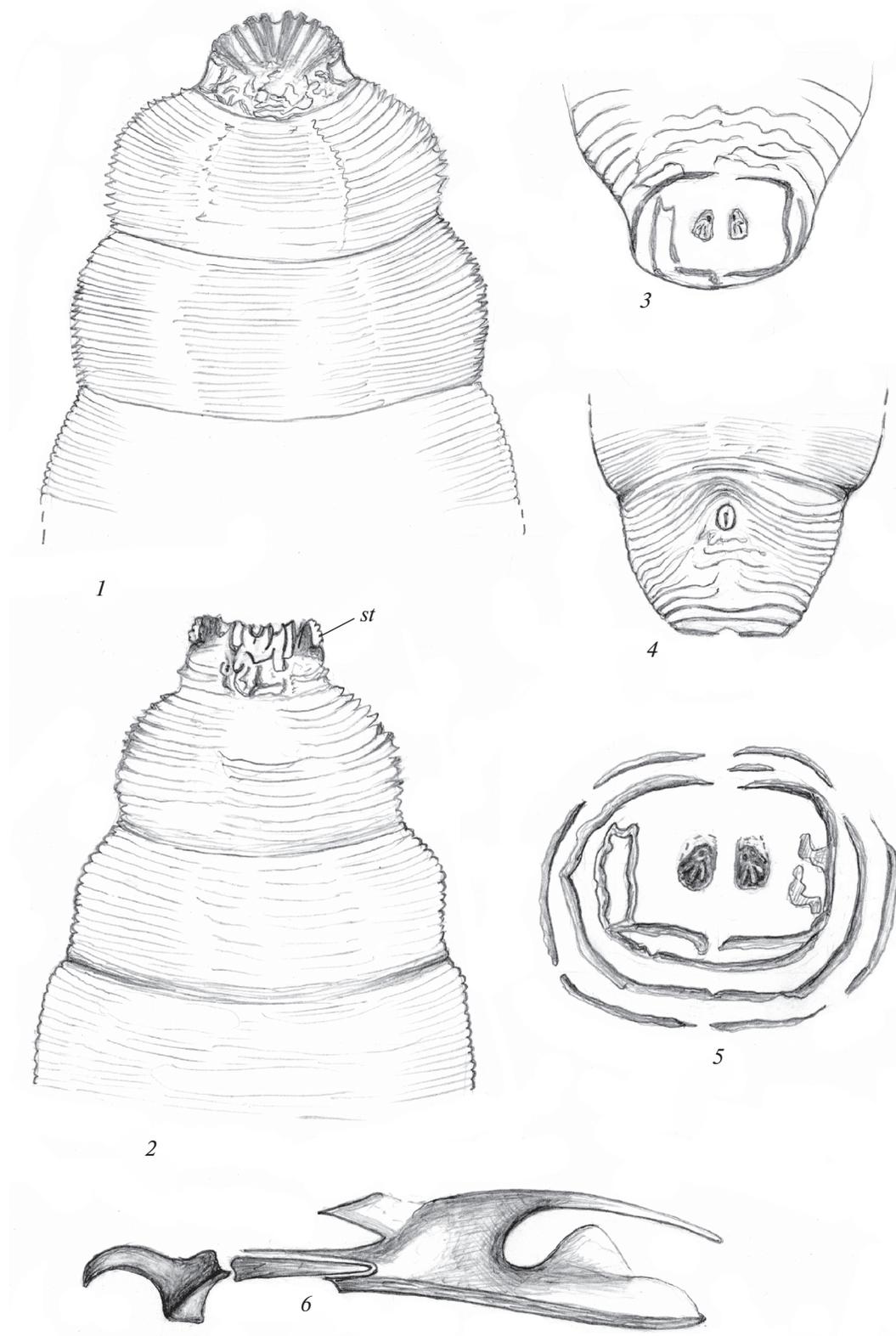


Рис. 3. Пупарий *Timia hirtipes* Hendel 1908: 1, 2 – головной и грудные сегменты снизу и сверху; 3, 4 – терминальный сегмент сверху и снизу; 5 – стигмальное поле; 6 – ротоглоточный аппарат.

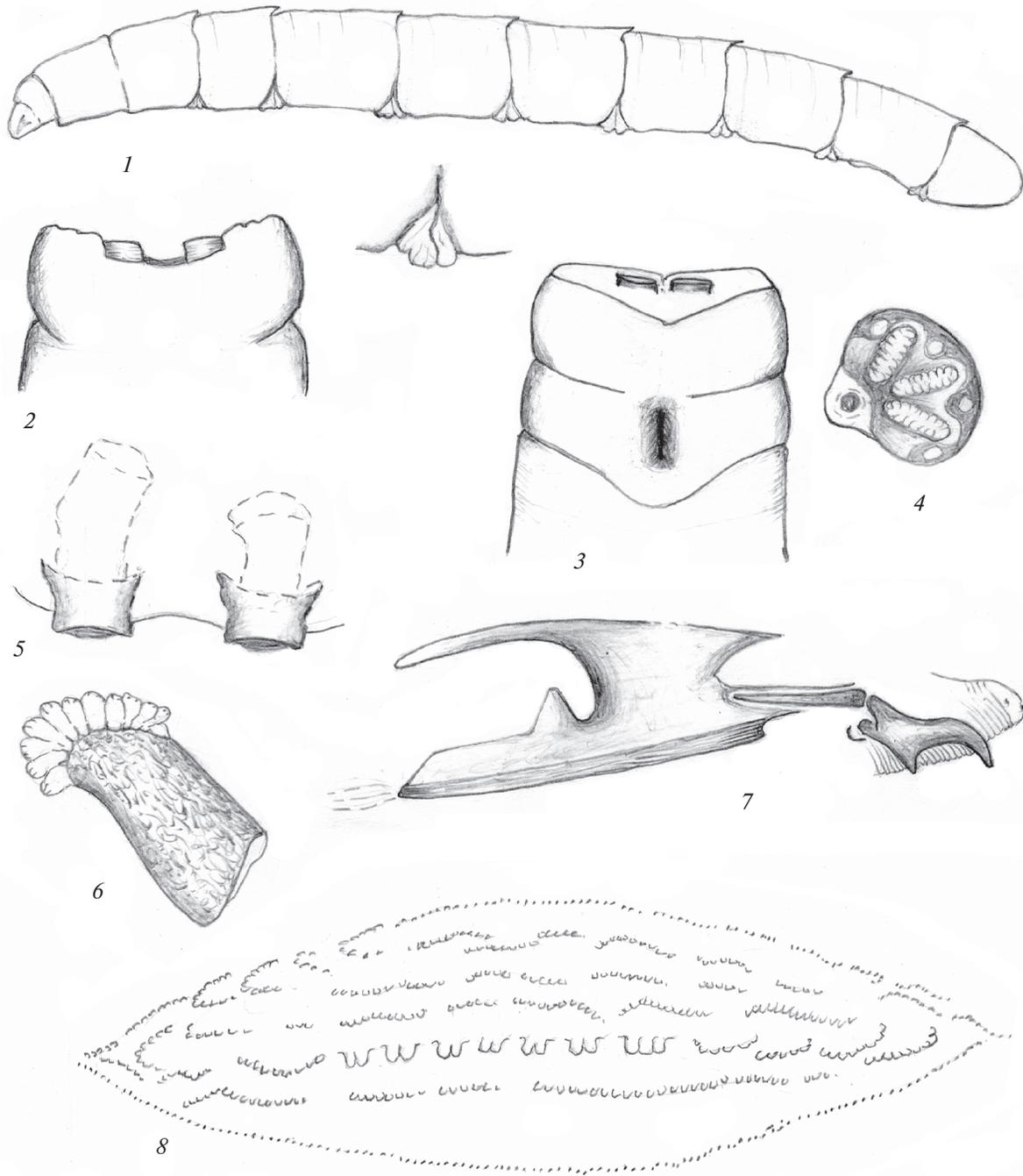


Рис. 4. Личинка *Timia komarowii* Mik 1889: 1 – общий вид сбоку; 2, 3 – терминальный конец тела сверху и снизу; 4 – заднее дыхальце; 5 – задние дыхальца сверху; 6 – переднее дыхальце; 7 – ротоглоточный аппарат; 8 – кутикулярные структуры ползательных валиков.

***Timia komarowii* Mik 1889**
(рис. 4, 1–8; 5, 1–7)

М а т е р и а л. 2 личинки, 2 пупария, 1 ♀, **Турк-менистан**, Восточные Каракумы, 280 км севернее г. Мары, 3.IV.1971, личинки в гнилых корнях черного саксаула, а также в наносах песка вокруг стволов (Н. Кривошеина).

О п и с а н и е. Личинка. Тело светло-желтое, гладкое, без заметных кутикулярных структур, видимых лишь на ползательных валиках (рис. 4, 1). Длина сегментов постепенно возрастает к концу тела, VII брюшной сегмент заметно удлиннен, на 1/4 превышает ширину. Длина первых брюшных сегментов равна ширине или несколько меньше

ее. Длина последнего сегмента в 1,5 раза менее длины предшествующего сегмента. Задний конец тела тупо обрублен и вогнут вдоль средней линии (рис. 4, 2, 3). Боковые края последнего сегмента закруглены и окружают углубленную середину, где расположены задние дыхальца.

Анальная щель продольная, расположена в среднем отделе последнего сегмента.

Ползательные валики хорошо развиты на II–VII брюшных сегментах, поперечно-овальные, несущие мелкие светлые, иногда заостренные бугорки (рис. 4, 8). Первый и последний ряды состоят из мелких сближенных бугорков. Второй, четвертый и шестой ряды представлены разбросанными короткими группами бугорков. Пятый ряд в среднем отделе состоит из более крупных сдвоенных бугорков и коротких дугообразных рядов более мелких структур по бокам.

Передние дыхальца с удлинением атриумом, несущим по переднему краю не менее 10 дыхальцевых камер (рис. 4, 6).

Задние дыхальца округлые, расположены на невысоких склеротизованных бугорках (рис. 4, 4, 5). Высота бугорков составляет не более половины их диаметра, расстояние между бугорками несколько меньше их диаметра. Поверхность бугорков несколько скошена с внутренней стороны. Стигмальная пластинка задних дыхалец овальная, светлая. Стигмальный линочный диск расположен у края стигмальной пластинки с внутренней стороны. Стигмальная пластинка с тремя овальными дыхальцевыми щелями, расположенными под острым углом друг к другу и сближенными в основании. Перитрема темная, ее ширина составляет не менее половины ширины дыхальцевого отверстия.

Ротоглоточный аппарат склеротизован относительно слабо (рис. 4, 7; 5, 1). Парастомальный склерит тонкий стержневидный, слегка уступает по длине гипостомальному склериту. Фарингеальный склерит с двумя развитыми отростками, из которых дорсальный слегка короче вентрального, узкий, цилиндрический. Вентральный отросток массивный, значительно шире дорсального, с конусовидным бугорком, приближенным к его основанию. Базальный отдел фарингеального склерита равен по длине гипостомальному. Фарингеальная мембрана хорошо развита.

Длина тела равна 13 мм.

Пупарий удлинено-овальный, светло-коричневый, с поперечными ребристыми бороздками, несколько более разрозненными лишь на II грудной сегменте (рис. 5, 2, 3). Первый грудной сегмент с массивными извилистыми бороздами различной формы.

Задний конец тела тупо обрублен, стигмальное поле отделено двойной склеротизованной складкой, образующей закругленный выступ в среднем

отделе сегмента с вентральной стороны (рис. 5, 4, 5). Анальная щель продольная, расположена в среднем отделе сегмента, перед ней расположены 3–4 дуговидные складки, а передний отдел сегмента со сплошными поперечными ребристыми бороздками.

Стигмальное поле с несколько сближенными бугорками, несущими задние дыхальца. Они разделены глубокой продольной выемкой (рис. 5, 6). Стигмальная пластинка задних дыхалец с тремя овальными светлыми дыхальцевыми отверстиями, достаточно широко расходящимися к вершине (рис. 5, 7). Стигмальная пластинка затемнена.

Длина пупария 9 мм.

Биология. Личинки *T. komarowii* обитают в почве в корнях старых стволов черного саксаула (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Пjin.), значительно разрушенных личинками златок *Lampetis argentata* Mannerheim 1837 и *Sphenoptera striatipennis* Jakovlev 1885. Личинки *L. argentata* обитают в наружных тканях корней крупных деревьев саксаула в начальный период их отмирания. *S. striatipennis* развивается в отмерших частях корня на границе с наружными живыми тканями, которыми питается (Каленов и др., 1980). Оба вида златок характерны для спелых и перестойных насаждений, их извилистые ходы забиты буровой мукой. По нашим данным, в естественных условиях Восточных Каракумов златки предпочитают старые, но живые растущие стволы. В то же время имеются сведения, что в Репетеке личинки *S. striatipennis* предпочитают молодые и средневозрастные древостои (Каплин, 1979, 1981). В саксауле почти повсеместно встречаются личинки дровосека *Turcmenigena warezowi* Melgunov 1893, поселяющиеся в корнях как молодых, так и старых деревьев. Личинки прокладывают ходы преимущественно в отмершей древесине, лишь задевая живую. После завершения развития личинки покидают ствол и окукливаются в почве (Каленов и др., 1980).

В поврежденной златками и дровосеком древесине корней поселяются личинки *T. komarowii*, развивающиеся в сильно расслоившейся почти черной влажной древесине отмерших корней *Haloxylon aphyllum* совместно с личинками-сапроксилофагами, которые появляются в корнях вслед за златками и которые активно разлагают в основном мертвую древесину. Это личинки слоника туранского (*Iliolus kostini* Bajtenov 1968 (Curculionidae)), узкокрылки *Oschaninia semenovi* (Kuznetzova 1935) (Oedemeridae) и древоеда *Asiocnemis morawitzi* (Semenov 1891) (Eucnemidae). В Центральном Каракумах личинки *I. kostini* и *O. semenovi* являются обычными обитателями корневых систем саксаула, где встречаются во влажных черных гнилях (Мамаев, 1976а; Каленов и др. 1980). Личинки *A. morawitzi* предпочитают отмершую древесину корней и прикорневой ча-

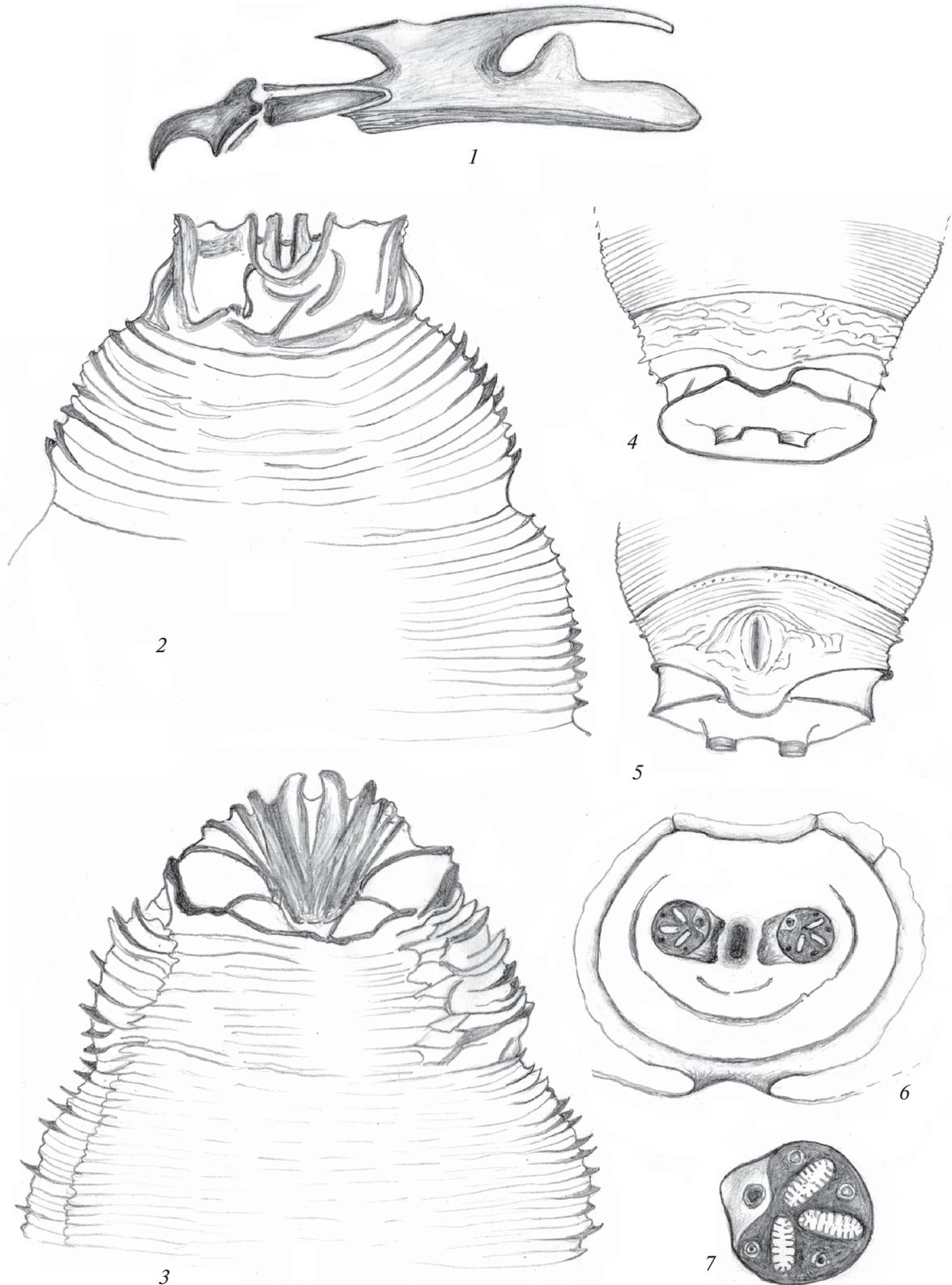


Рис. 5. Пупарий *Timia komarowii* Mik 1889: 1 – ротоглоточный аппарат; 2, 3 – грудные сегменты сверху и снизу; 4, 5 – терминальный конец тела сверху и снизу; 6 – стигмальное поле; 7 – заднее дыхальце.

сти стволов, разрушенных трутовыми грибами *Corticium haloxylis* и *Poria desertorum* (Мамаев, 1976, 1976а).

Личинки *Timia komarowii* окукливаются в наружных частях древесного субстрата, в том числе в коре или непосредственно в почве. Личинки *Timia albifacies* Gorodkov et Zaitzev 1986 и *Timia komarowii* Mik 1889, обитающие совместно в одном биотопе, различаются по размерам, окраске тела и кутикулярной структуре ползательных валиков.

Распространение. Вид описан из окрестностей Ашхабада (Туркмения), зарегистрирован в песках Каракумов и Кызылкумов, а также на территории Монголии и Северного Китая (Такла-Макан) (Zaitzev, 1984).

Определительная таблица видов рода *Timia* по пупариям

1. Анальная пластинка почти округлая, перед ней расположены сплошные, не прерванные, дуговидно изогнутые ребристые бороздки (рис. 3, 4). Второй и третий грудные сегменты с тонкими ребристыми густо расположенными поперечными бороздками (рис. 3, 1–2). Дорсальный бугорок вентрального отростка фарингеального склерита массивный, широкий в основании, расположен в среднем отделе вентрального отростка (рис. 3, 6). Вид приурочен к полужакопленным пескам с солянками и различными эфемерами.....*Timia hirtipes* Hendel

– Анальная пластинка удлинённая, окружена короткими извилистыми бороздками (рис. 2, 3; 5, 5). Второй грудной сегмент с более редкими массивными и ребристыми бороздками. Ротоглоточный аппарат с узким удлинённым дорсальным бугорком, расположенным в переднем отделе вентрального отростка (рис. 1, 1–2; 5, 1). Обитают по периферии барханных незакрепленных песков в корнях черного саксаула.....2.

2. Второй грудной сегмент с параллельными поперечными бороздками (рис. 5, 2). Склеротизованная терминальная бороздка, расположенная за анальной пластинкой, с узким округлым выступом, занимающим менее трети ширины сегмента (рис. 5, 5). Передний отдел последнего сегмента с вентральной стороны с широкой плоской сплошной узкой бороздкой.....*Timia komarowii* Mik

– Второй грудной сегмент с разобщенными неправильной формы ребристыми бороздками (рис. 2, 1). Склеротизованная терминальная бороздка, расположенная за анальной пластинкой, с широким дуговидным выступом, занимающим почти половину ширины сегмента (рис. 2, 3). Передний отдел последнего сегмента с вентральной стороны с разобщенными неправильной формы ребристыми бороздками.....*Timia albifacies* Gorodkov et Zaitzev

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Городков К.Б., Зайцев В.Ф., 1986. Три новых вида мух рода *Timia* (Diptera, Ulidiidae) из Средней Азии // Зоологический журнал. Т. 65. № 12. С. 1901–1904.
- Зимин Л.С., 1948. Определитель личинок синантропных мух Таджикистана (по III-й стадии). М.-Л.: Издательство Академии наук СССР. 112 с.
- Каленов Г.С., Мамаев Б.М., Ягдыев А., 1980. Стволовые насекомые основных растений песчаного массива Джилли-Кум // Проблемы освоения пустынь. № 1. С. 64–69.
- Каплин В.Г., 1979. Комплексы членистоногих животных (Arthropoda: Insecta, Isopoda), обитающих в древесине саксаула в Восточных Каракумах // Энтомологическое обозрение. Т. 58. Вып. 1. С. 24–38.
- Каплин В.Г., 1981. Комплексы членистоногих животных, обитающих в тканях растений песчаных пустынь. Ашхабад: Ылым. 376 с.
- Кривошеина Н.П., Кривошеина М.Г., 1997. Ревизия палеарктических видов рода *Pseudotephritis* Johnson (Diptera, Otitidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 76. Вып. 3. С. 671–679.
- Кривошеина Н.П., Кривошеина М.Г., 1997а. Новые данные о представителях рода *Physiphora* (Diptera, Ulidiidae) // Зоологический журнал. Т. 76. № 4. С. 460–465.
- Мамаев Б.М., 1976. Морфологические типы личинок жуков-древоедов (Coleoptera, Eucnemidae) и их эволюционное значение. Эволюционная морфология личинок насекомых. Москва: Наука. С. 136–155.
- Мамаев Б.М., 1976а. Энтомологические комплексы конкордий саксаула. Всесоюзная научная конференция по комплексному изучению и освоению пустынных территорий СССР. Секция IV. Ашхабад: Ылым. С. 19–20.
- Allen E.J., Foote B.A., 1967. Biology and immature stages of three species of Otitidae (Diptera) which have saprophagous larvae // Annals of the entomological society of America. V. 60 (4). P. 826–836.
- Allen E.J., Foote B.F., 1975. Biology and immature stages of *Tritoxa incurva* (Diptera: Otitidae) // Proceedings of the entomological Society of Washington. V. 77. P. 246–257.
- Allen E.J., Foote B.A., 1992. Biology and immature stages of *Chaetopsis massyla* (Diptera: Otitidae), a secondary invader of herbaceous stems of wetland monocots // Proceedings of the entomological Society of Washington. V. 94. P. 320–328.
- Ferrar P., 1987. A Guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha. Entomonograph. V. 8. Part 1: text. E.J. Brill/Scandinavian Science Press. Leiden – Copenhagen. 478 p.
- Gregor F., 1970. Drei neue Arten der Gattung *Timia* Wiedemann (Diptera, Ulidiidae) // Acta entomologica bohemoslovaca. V. 67. P. 198–204.
- Krivosheina M.G., Krivosheina N.P., 1995. A revision of the genus *Homalocephala* Zetterstedt 1838 (Diptera Ulidiidae)

- dae) of Russia // Russian entomological Journal. V. 4 (1–4). P. 109–113.
- Krivosheina M.G., Krivosheina N.P., 1995a. *Euxesta stackelbergi* sp. n. – new species of Ulidiidae (Diptera), discovered under the bark of *Ulmus foliacea* Giulib. in Turkmenistan // An International Journal of Dipterological Research. № 6. P. 49–53.
- Valley K., Novak J.A., Foote B.A., 1969. Biology and immature stages of *Eumetopiella rufipes* // Annals of the Entomological Society of America. V. 62 (1). P. 227–234.
- Zaitzev V.F., 1984. Family Ulidiidae. Soós Á., Papp L. (eds). Catalogue of palaeartic Diptera. Micropezidae – Agromyzidae. V. 9. Akadémiai Kiadó, Budapest. P. 59–66.

FIRST DATA ON THE BIOLOGY OF THE GENUS *TIMIA* WIEDEMANN 1824 (DIPTERA, OTITIDAE, ULIDIINAE)

N. P. Krivosheina^{1, *}, M. G. Krivosheina¹

¹*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 33 Leninsky prospect, Moscow, 119071 Russia*

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

The life history and morphology of immature stages of the genus *Timia* are studied for the first time. Larvae inhabit roots of dying old and overripe trunks of black saxaul. Based on the morphology of the cephalopharyngeal skeleton, the larvae are saprophages. They live in saxaul trunks in combination with actively wood processing Coleoptera larvae. The species of *Timia* are well differentiated by the structure of the anal plate, as well as by the shape of grooves on the second and terminal body segments of the puparium. A key to four *Timia* species is composed, based on the structure of the puparium.

Keywords: Diptera, Ulidiinae, *Timia*, *T. albifacies*, *T. hirtipes*, *T. komarowii*, ecology, morphology, black saxaul, saprophage, rhizobiont

УДК 502.2.05

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ УСЛОВИЙ ГНЕЗДОВАНИЯ В АРКТИКЕ НА ЭКСПАНСИЮ РОССИЙСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ БЕЛОШЕКОЙ КАЗАРКИ (*BRANTA LEUCOPSIS*)

© 2021 г. С. Б. Розенфельд^{а,*}, С. В. Волков^а, Н. В. Рогова^б,
Г. В. Киртаев^а, М. Ю. Соловьев^с

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

^бРабочая группа по гусеобразным Северной Евразии,
Москва, 109052 Россия

^сМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119234 Россия

*e-mail: rozenfeldbro@mail.ru

Поступила в редакцию 06.05.2020 г.

После доработки 02.06.2020 г.

Принята к публикации 03.06.2020 г.

Гнездовой ареал белошекой казарки в 20 в. охватывал в России только острова Новой Земли и о-в Вайгач. Численность до середины века была не выше 20–30 тыс. особей. В 1970–1980-х гг. численность начала медленно увеличиваться, вслед за этим появились новые колонии в приморских районах Баренцева моря от п-ова Канин до Хайпудырской губы, на о-ве Колгуев. К 2017 г. численность увеличилась до 1.2 млн особей. Подъем численности белошеких казарок пришелся на фазу роста температур и общего потепления климата в Арктике, в том числе роста среднегодовых температур в восточноевропейских тундрах. Одновременное снижение ледовитости Баренцева моря приводит к тому, что теплые воды Атлантики проникают гораздо восточнее, вызывая тепляющий эффект вплоть до Карского моря. Одним из следствий этих процессов является постепенное сглаживание погодных различий между западными и восточными районами региона. Климат в восточных районах, в частности на о-ве Вайгач и Югорском п-ове, становится мягче и меняется относительно более быстрыми темпами, чем в западном секторе региона. Мы предполагаем, что это вышло одной из причин широкой экспансии казарок на восток и на о-в Колгуев. В весенний период, в мае и июне, за последние 35 лет среднесуточные температуры не претерпели значительных изменений, но при отсутствии выраженного тренда срок перехода среднесуточных температур через 0°C заметно сдвинулся на более ранние даты. На всей территории восточноевропейских тундр возросла сумма температур летнего периода и увеличилась продолжительность периода с положительными температурами. В совокупности это послужило причиной роста объема фитомассы и удлинения вегетационного периода. Наиболее ярко эта тенденция проявляется в выводковый период – в июле и августе. Удлинение периода активной вегетации предоставляет молодым казаркам дополнительные преимущества в самый критичный период жизненного цикла – период роста. Для взрослых птиц в этих условиях появляется дополнительная возможность накопить внутренние резервы перед осенней миграцией. Вероятно, все это в совокупности позволило белошеким казаркам освоить новые местообитания на маршах и в типичных тундрах, а также привело к заметному увеличению численности вида. Высказанная ранее гипотеза о рассинхронизации фенологических явлений в арктических сообществах и ее отрицательных последствиях для белошекой казарки не подтверждается, если использовать более полные данные. Вид продолжает демонстрировать устойчивый рост численности. По нашей оценке, в российской части ареала (без учета архипелага Новая Земля) обитает 1069107 ± 37655 белошеких казарок.

Ключевые слова: *Branta leucopsis*, белошекая казарка, изменение климата, авиаучет, Арктика

DOI: 10.31857/S0044513421050123

В середине 20 в. гнездовой ареал белошекой казарки (*Branta leucopsis*) в России охватывал только острова Новой Земли и о-в Вайгач (Успенский, 1958). Птицы гнездились на скалистых мор-

ских островах, склонах и карнизах морских береговых обрывов и речных каньонов (Карпович, Коханов, 1967; Калякин, 1986, 2001; Морозов, 2001). Численность вида длительный период

оставалась на низком уровне, на начало 1950-х гг., видимо, не больше 20–30 тыс. особей (Boyd, 1961; Сыроечковский, 1995).

В 1970–1980-х гг. численность белошеких казарок начала медленно увеличиваться, вслед за этим появились новые колонии в приморских районах Баренцева моря от п-ова Канин до Хайпудырской губы, на о-ве Колгуев (Сыроечковский, 1995; Ganter et al., 1999; Морозов, Сыроечковский, 2007; Kondratyev et al., 2013). Эта тенденция сохраняется и сейчас. К 2017 г. на зимовках численность выросла почти в 30 раз, достигнув 1.2 млн особей (CAFF 2018, 2018a). Одновременно сходные тенденции быстрого роста проявились и в двух других популяциях белошеких казарок — шпицбергенской и гренландской (Owen, Nordershaug, 1977; Fox et al., 2010; Fox, Madsen, 2017; Layton-Matthews et al., 2019; Frost et al., 2019). Не в последнюю очередь этот рост численности был, видимо, связан с запретом охоты на европейских зимовках, начиная с 1950-х гг. (Fox, Madsen, 2017), а также с переходом значительной части зимующих гусей с естественных кормовых местообитаний на сельскохозяйственные угодья (Ebbinge, 1991; Fox, Abraham, 2017). Однако темпы роста численности в трех разных популяциях были неодинаковыми, для российской гнездовой группировки они оказались выше.

Одновременно в арктических районах происходило значительное потепление климата, более выраженное, чем в других регионах (Parmesan, Yohe, 2003; Cohen et al., 2014). Оно привело к более раннему фенологическому началу весны, более раннему сходу снега, сдвигу на более поздние даты наступления осенних холодов. В условиях сжатого гнездового сезона в Арктике, когда птицы вынуждены приступать к гнездованию практически сразу после начала интенсивного снеготаяния, потепление климата дает дополнительные возможности для видов, имеющих длительный гнездовой цикл. Практически повсеместно, где ведутся многолетние наблюдения, отмечается сдвиг на более ранние даты в фенологии весенней миграции (Meltofte et al., 2007; Мое et al., 2009; Gunnarsson, Tómasson, 2011 и др.), однако это далеко не всегда ведет к сдвигу в датах начала гнездования. В целом ряде последних публикаций отмечается, что скорость изменений в гнездовой экологии некоторых видов не всегда успевает за тенденциями изменения климата (Both, 2010; Lameris et al., 2017; Kwon et al., 2019). Выводковый период, изначально подстроенный к периоду максимального обилия качественного корма, смещается на сроки, когда его качество проходит пиковые, предположительно наиболее оптимальные показатели. Период роста птенцов смещается на время, когда и обилие, и качественные характеристики кормов начинают снижаться. Последствия такого сдвига остаются малоизу-

ченными. Предполагается, что они могут негативно влиять на скорость роста, выживаемость, а в итоге на приспособленность нового поколения (van Gils et al., 2016; Lameris et al., 2017, 2018; Weiser et al., 2017; Kwon et al., 2019), т.е. должны, вероятно, вести к сокращению численности и ареала. Однако у ряда арктических видов гусеобразных наблюдаются прямо противоположные тенденции. В частности, у большинства гусей и малого лебедя (*Cygnus bewickii*) отмечены расширение ареала и заметный рост численности. Эта тенденция совпадает с выраженным потеплением климата в Арктике и, возможно, определяется именно им.

Целью нашей работы было: 1) оценить современную численность российской популяции белошекой казарки на большей части гнездового ареала и определить влияние изменения климата на ее динамику, 2) проанализировать произошедшие изменения в условиях гнездования казарок в арктических районах европейского севера России (сроки схода и установления снегового покрова, динамике продолжительности периода с положительными температурами, доступности гнездовых местообитаний, изменение кормовых условий, а также оценить влияние этих изменений на динамику численности). Мы предположили, что изменение климата стало причиной роста численности и расширения ареала, а также освоения новых местообитаний для гнездования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Климат. Для характеристики погоды и динамики климата в 1985–2019 гг. использованы данные полярных метеостанций, расположенных на западной и восточной границе региона: “Канин Нос” (ID-221650, 68°39′ с.ш., 43°18′ в.д.) и “Амдерма” (ID-230220, 69°47′ с.ш., 61°39′ в.д.). Первичная информация доступна на сайте National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Climate Prediction Center (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov>). Данные с сайта NOAA использовали для расчета длительности периода с положительными температурами, суммы положительных температур и установления дат перехода через 0°C.

Район исследований. Обследование восточно-европейских тундр, от западного побережья о-ва Канин до Байдарацкой губы, проведено в сентябре 2019 гг. Маршруты планировали таким образом, чтобы репрезентативно охватить основной гнездовой ареал белошеких казарок в восточноевропейских тундрах. На выбранных заранее по топографическим картам и снимкам Landsat участках с потенциально пригодными местообитаниями закладывали учетные маршруты. Длина маршрутов и интервал между ними варьировали в зависимости от местоположения и площади участка, который предполагалось обследовать.

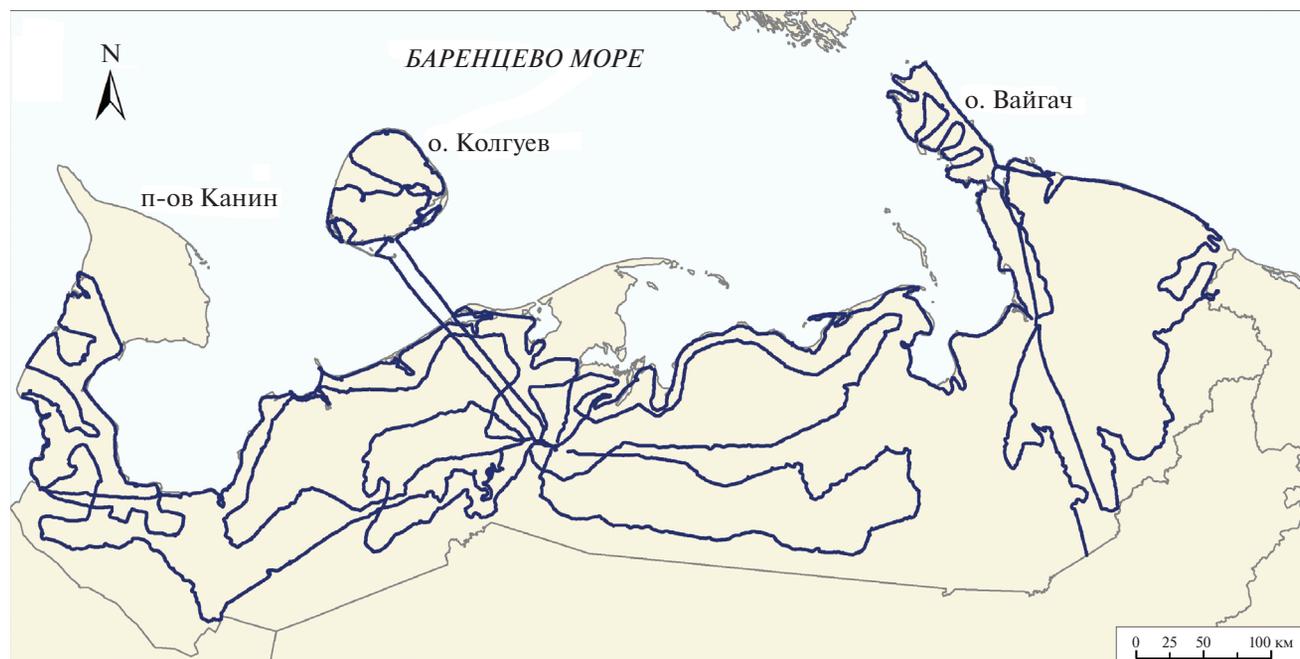


Рис. 1. Маршруты авиаучетов в восточноевропейских тундрах в 2019 гг.

Протяженность учетных маршрутов составила 9341 км (рис. 1). Общая обследованная площадь составила 6553.42 км², площадь экстраполяции — 169654 км².

Для первичной классификации местообитаний была использована ландшафтная карта СССР 1 : 2500000 и легенда к ней (Гудилин, 1980; Анучин и др., 1987). Для уточнения характеристик растительного покрова была использована Карта растительности России, 1 : 5000000 (Егоров и др., 2018) и отдельные публикации (Дедов, 2006). Дополнительно учитывали удаленность от берега моря, количество водоемов. Всего было выделено 25 типов местообитаний (рис. 2).

Методика авиаучетов. При авиаоблете использовали двухместный гидросамолет ЧЕ 22. Во время учетов самолет перемещался на высоте 15–150 м со средней скоростью 80–120 км/ч. Полоса учета составила по 400 м с каждого борта. Подробная процедура учета и обработки данных опубликована раньше (Розенфельд и др., 2017, 2019). Трек полета и места встреч записывали с помощью GPS Garmin. Все встречи птиц фиксировали на фотокамеру Canon D 700, с объективом EF 100–400 mm f/4.5–5.6L IS USM. Время на фотоаппарате и GPS навигаторе было предварительно синхронизировано. Для географической привязки снятых фотографий использовали GPS Receiver GP–12 Canon, синхронизацию с точками трека проводили в программе GEOSSETTER.

Число учтенных птиц на каждом маршруте мы рассматривали как одну выборку, вне зависимо-

сти от характера встреч (на земле, воде или в полете). Определение численности птиц в крупных скоплениях проводили в камеральных условиях, с помощью анализа фотографий. Для этого фотографировали все скопление. Подсчет числа птиц и доли видов в скоплениях осуществляли путем непосредственного подсчета птиц на фотоснимках. При подсчете птиц использовали растровую решетку, делящую фотографии на квадраты. Для того чтобы исключить завышение числа птиц, участки перекрывания на фотографиях определяли с помощью программы Photoshop CS4 (11.0.2).

Методы экстраполяции. Статистическое моделирование позволяет экстраполировать численность животных на необследованные территории, используя в качестве независимых переменных как качественные (например, тип местообитания), так и количественные данные (например, высота над уровнем моря). Моделирование позволяет отказаться от широко распространенного при авиаучетах подхода, основанного на предварительном выделении трансект (Соловьев и др., 2017).

Оценочной численностью мы называем результат экстраполяции данных учетов на всю площадь местообитания, включая необследованные участки. Для расчета оценочной численности птиц в разных местообитаниях использовали следующие слои ГИС: границы выделенных при дешифрировании местообитаний, точки регистрации птиц, обследованная в ходе авиаучетов территория, а также таблицы с данными учетов.

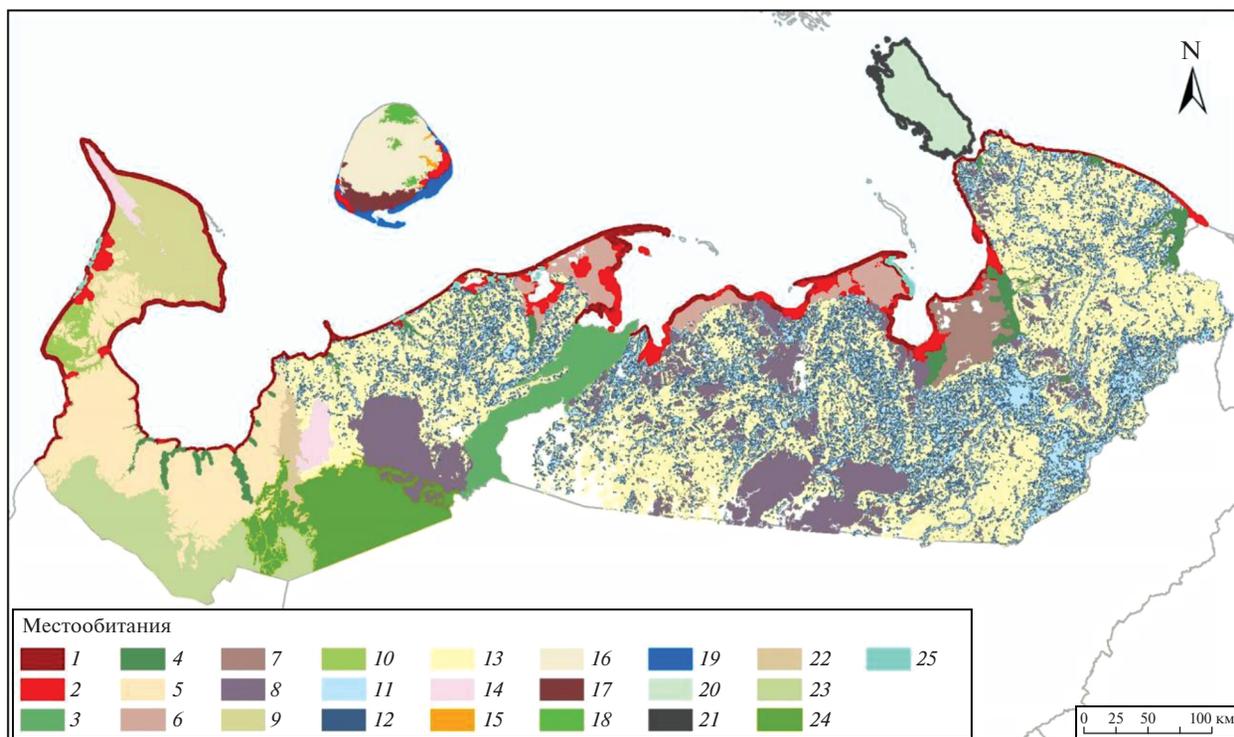


Рис. 2. Схема зонирования восточноевропейских тундр по местообитаниям. Местообитания: 1 – прибрежная зона шириной 1 км, выделенная в материковой части участка в пределах любых выходящих к морю местообитаний, за исключением маршей (2) и отмелей (25); 2 – заболоченные приморские равнины, заливаемые во время высоких приливов, со злаково-осоковыми и маршевыми галофитными лугами, кустарничково-злаковыми тундрами, пушицевыми болотами; 3 – пойма р. Печоры; 4 – поймы рек; 5 – болота вокруг Чешской губы; 6 – болота вокруг Колоколковой, Печерской и др. губ; 7 – болота к востоку от Хайпудырской губы; 8 – болота верховые, переходные и комплексные; 9 – тундры севера п-ова Канин; 10 – тундры центра п-ова Канин; 11 – озера, реки, ручьи с прилегающими участками тундры; 12 – участки тундр с небольшим количеством мелких озер; 13 – тундры ивняково-ерниковые, кустарничковые, травяно-моховые, каменисто-лишайниковые, без озер и постоянных водотоков; 14 – тундры мелкоерниковые, мохово-лишайниковые, лишайниковые, с участками березового редколесья, с большим количеством останцов и скалистых выступов; 15 – заболоченные поймы рек на о-ве Колгуев, с разнотравно-осоковыми лугами и травяно-моховыми болотами; 16 – тундры на о-ве Колгуев с полигональными формами; 17 – комплексные плоскобугристые болота на о-ве Колгуев; 18 – переходные болота на о-ве Колгуев; 19 – песчаные косы на о-ве Колгуев, приливно-отливная зона, начальная стадия зарастания песков галофитной растительностью; 20 – о-в Вайгач и прилегающие мелкие острова; 21 – полоса прибрежных вод шириной 150 м; 22 – лесотундра; 23 – участки березово-еловых лесов, лиственничных кустарничково-лишайниково-моховых лесов в сочетании с верховыми, переходными и комплексными (типа “аапа”) болотами, с термокарстовыми озерами, травяно-кустарничково-лишайниково-моховыми на буграх и грядах, пушицево-осоково-гипново-сфагновыми в мочажинах; 24 – участки елово-березовых лесов; 25 – отмели, приливно-отливная зона, начальная стадия зарастания песков галофитной растительностью.

Расчеты, требующие использования географических операторов, проводили в ГИС Manifold System 8.0; прочую обработку данных осуществляли в системе управления базами данных (СУБД) Paradox 9.0.

Для расчета оценочной численности птиц использовали метод моделирования поверхности плотности (Miller et al., 2013). Это пространственная модель обилия биологической популяции, основанная на использовании обобщенных аддитивных моделей (generalized additive models, GAM). Птиц учитывали в полосе шириной 0.8 км, что определило вариант анализа с постоянной шириной учетной полосы. Метод требует разбиения полосы учета на последовательные сегменты, и

мы использовали сегменты длиной 0.8 км, площадь которых, соответственно, равнялась 0.64 км². Район для экстраполяции также разбивали на ячейки площадью 0.64 км². Для моделирования в качестве независимых переменных использовали координаты центраида, тип местообитания сегмента учетной полосы и ячейки области экстраполяции. В обобщенной аддитивной модели число птиц в каждом сегменте моделируется как сумма функций сглаживания независимых переменных (координат и местообитания). Для расчета стандартной ошибки и доверительных интервалов оценки численности использовали теорию GAM для расчета неопределенности. Вычисления были

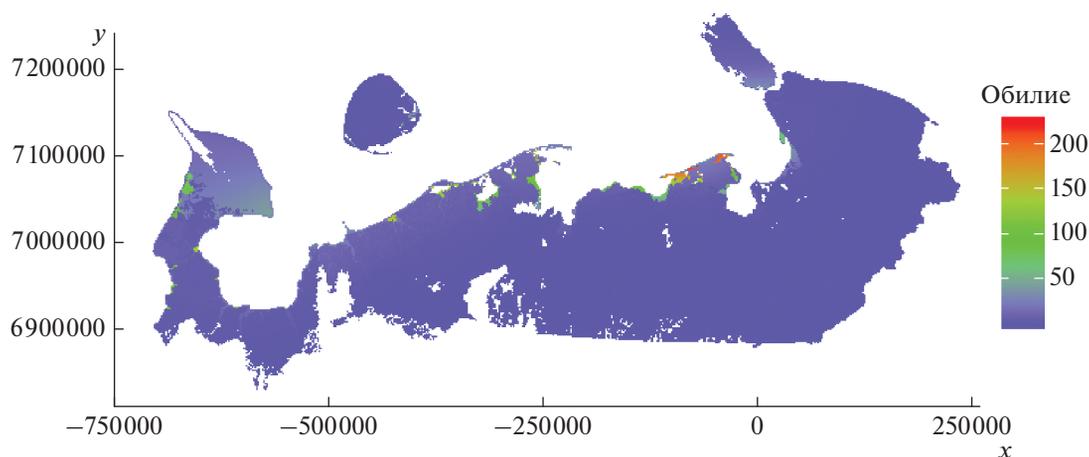


Рис. 3. Экстраполяция обилия (птиц/0.64 км²) белошекой казарки в восточноевропейских тундрах по данным авиаучетов 2019 г.

выполнены в пакете dsm 2.2.9 (Miller et al., 2015) статистического языка R (R Core Team, 2016).

Для выявления долговременных трендов в динамике погодных условий использованы методы линейной регрессии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение и численность белошекой казарки в восточноевропейских тундрах на осеннем пролете. В период осеннего пролета белошекая казарка является самым многочисленным видом гусеобразных птиц в восточноевропейских тундрах. Всего нами учтено 103057 особей. Экстраполяция обилия белошеких казарок на весь регион показана на рис. 3. По результатам моделирования, в гнездовом ареале (без учета архипелага Новая Земля) обитает 1069107 ± 37655 особей (point estimate $\pm SE$).

Распределение белошеких казарок неравномерно: около половины всех встреч зарегистрированы в двух местообитаниях — на заболоченных приморских равнинах и в тундрах северной части Канина, занимающих чуть более 5% площади региона (табл. 1). По нашим данным, казарки показывают высокую положительную избирательность к местообитаниям 2, 9, 1, 25, нейтральную избирательность — к местообитаниям 4, 13, 5, 12, т.е. используют эти местообитания пропорционально их доле в структуре местообитаний региона. Во всех остальных местообитаниях казарки держатся в небольшом числе (рис. 4). Такое распределение птиц объясняется распределением предпочитаемых кормовых станций, приуроченных преимущественно к приморским районам.

Погодные и климатические изменения. В 1985–2019 гг. среднегодовая температура в регионе достоверно выросла (на западе региона: $F_{1,33} = 18.52$,

$p < 0.0001$; на востоке региона: $F_{1,33} = 13.97$, $p < 0.0007$) (рис. 5а). В начале и середине гнездового сезона в восточной части региона эта тенденция слабо проявляется (в мае: $F_{1,33} = 1.59$, $p < 0.21$, в июне: $F_{1,33} = 2.72$, $p < 0.11$, в июле: $F_{1,33} = 4.81$, $p < 0.03$) (рис. 5б). Напротив, в западных районах повышение средних температур в мае ($F_{1,33} = 5.09$, $p < 0.03$) выражено, но отсутствует в июне и июле ($F_{1,33} = 0.27$, $p < 0.61$ и $F_{1,32} = 3.85$, $p < 0.06$ соответственно). В послегнездовой период тенденция потепления хорошо выражена как в западных (в августе: $F_{1,33} = 4.62$, $p < 0.04$, в сентябре: $F_{1,33} = 9.85$, $p < 0.004$), так и в восточных (в августе: $F_{1,33} = 9.20$, $p < 0.005$, в сентябре: $F_{1,33} = 6.23$, $p < 0.02$) районах.

Несмотря на относительно слабый рост температуры в начале лета, тенденция более раннего наступления периода с устойчивыми положительными температурами хорошо прослеживается (для западных районов: $F_{1,33} = 21.85$, $p < 0.0005$; для восточных: $F_{1,33} = 10.45$, $p < 0.003$) (рис. 6а). В осенний период смещение на более поздние даты отмечается для перехода среднесуточных температур ниже 0°C (для западных районов: $F_{1,33} = 7.03$, $p < 0.012$; для восточных: $F_{1,33} = 1203$, $p < 0.0015$) (рис. 6б), и дат установления снежного покрова ($F_{1,12} = 5.74$, $p < 0.04$).

Для региона отмечается увеличение числа дней с положительными температурами, как в западных, так и в восточных районах ($F_{1,33} = 27.33$, $p < 0.0001$ и $F_{1,33} = 13.23$, $p < 0.001$ соответственно). Рост суммы среднесуточных температур летнего периода (июнь–август) слабо проявляется на западе региона ($F_{1,33} = 2.25$, $p < 0.14$) и хорошо выражен на востоке ($F_{1,33} = 8.91$, $p < 0.005$) (рис. 7).

В 2005–2019 гг. тенденции в изменении дат схода снежного покрова в восточноевропейских

Таблица 1. Характеристика местообитаний (1–25), распределение и численность белошеких казарок в восточноевропейских тундрах в 2019 г.

№	Местообитание				Численность			
	Площадь местообитания, км ²	Доля от общей площади, %	Обследованная площадь, км ²	Доля местообитания, охваченного учетами	Всего учтено, особей	Экстраполяция, особей	Плотность, особей/ км ²	Доля от общей численности, %
1	1754.10	1.03	383.77	21.9	15073	75326.91	42.94	7.05
2	2537.41	1.48	464.74	18.3	60538	334564.49	131.85	31.29
3	4527.06	2.65	587.28	13.0	139	1516.27	0.33	0.14
4	1987.15	1.16	314.14	15.8	3078	17608.50	8.86	1.65
5	14271.43	8.34	674.00	4.7	2867	64633.89	4.53	6.05
6	4261.34	2.49	166.74	3.9	3982	77185.22	18.11	7.22
7	2778.65	1.62	45.95	1.7	116	1471.90	0.53	0.14
8	18121.53	10.60	541.42	3.0	138	4874.66	0.27	0.46
9	6396.44	3.74	29.67	0.5	1269	239741.73	37.48	22.42
10	1275.07	0.75	67.66	5.3	1148	17238.22	13.52	1.61
11	15041.18	8.79	661.48	4.4	1474	26085.86	1.73	2.44
12	18230.7	10.66	496.82	2.7	1858	45239.39	2.48	4.23
13	52271.48	30.56	1054.00	2.0	4682	100158.49	1.92	9.37
14	1699.52	1.00	28.03	1.6	0	–	–	–
15	53.99	0.03	12.62	23.4	0	–	–	–
16	3502.74	2.05	171.76	4.9	271	5497.01	1.57	0.51
17	715.28	0.42	43.97	6.1	84	1273.98	1.78	0.12
18	402.73	0.24	22.81	5.7	55	1355.47	3.37	0.13
19	416.95	0.24	100.41	24.1	26	280.82	0.67	0.03
20	3230.20	1.89	298.74	9.2	5280	51007.83	15.79	4.77
21	105.73	0.06	32.99	31.2	111	72.70	0.69	0.01
22	1206.84	0.71	16.59	1.4	0	–	–	–
23	7641.21	4.47	154.71	2.0	0	–	–	–
24	7051.45	4.12	150.79	2.1	0	–	–	–
25	172.92	0.10	32.35	18.7	868	3974.32	22.98	0.37
Итого	169653.08	100	6553.42	3.9	103057	1069107.6	6.30	100

Примечание. Номера местообитаний соответствуют легенде к рис. 2.

тундрах не отмечено. Сравнение двух периодов 1985–1999 и 2013–2018 гг. показывает, что отсутствуют изменения и в объеме осадков, выпадающих за весь летний сезон, и в числе дождливых дней летом.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение климата. За период 1985–2019 гг. среднегодовая температура в регионе увеличилась. Эти наблюдения согласуются с ранее опубликованными данными за период 1970–2009 гг.

(Лавриненко, Лавриненко, 2013). Смещение дат схода снега в 2005–2019 гг. не прослеживается. К сожалению, ряд данных по этому параметру короче температурного ряда, но, учитывая высокую корреляцию между температурами воздуха в мае и датами схода снега ($r = -0.74$, $p < 0.002$) и отсутствие многолетнего тренда в изменениях майских температур, можно предполагать, что нет его и в датах схода снега за указанный период. Несмотря на отсутствие выраженного повышения температур в мае и июне, смещение дат устойчивого перехода выше 0°C хорошо прослеживается. Отсут-

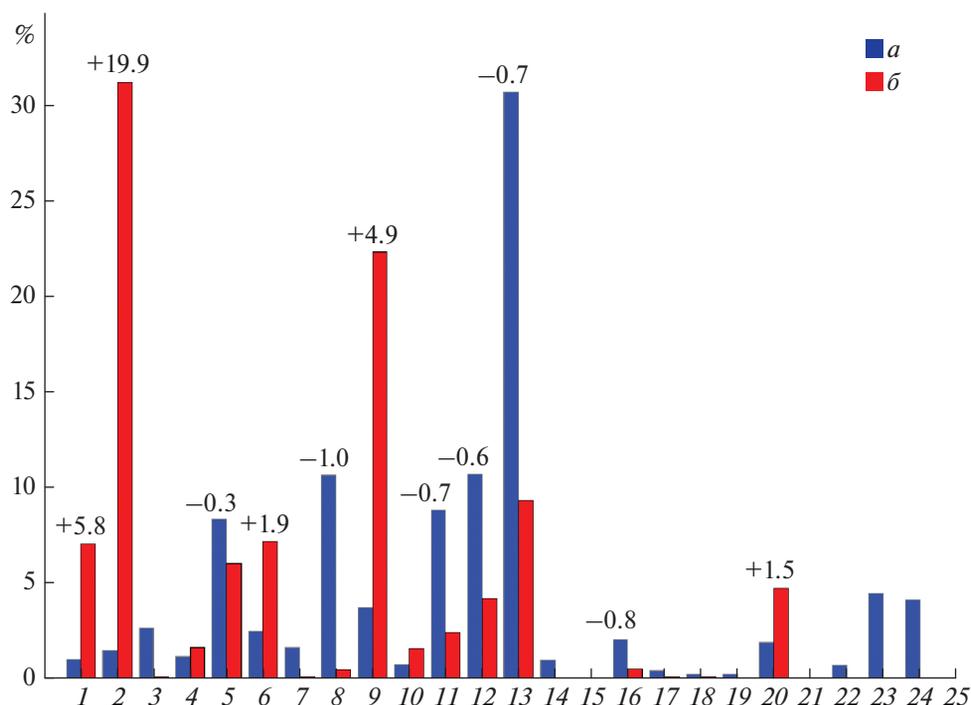


Рис. 4. Избирательность местообитаний (*a* – доля в структуре местообитаний) белошекими казарками (*b* – доля от учетных птиц) в восточноевропейских тундрах. Нумерация местообитаний по оси *X* соответствует легенде к рис. 2.

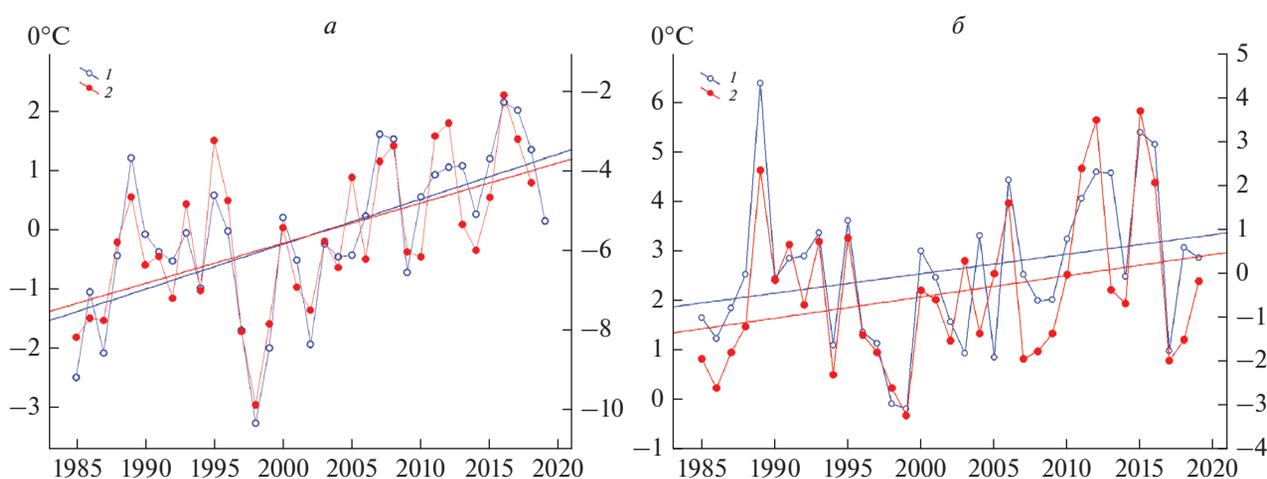


Рис. 5. Динамика среднегодовой (*a*) и майско-июньской (*b*) температуры на западе региона, мыс “Канин Нос” (1, левая ось) и на востоке региона мыс “Амдерма” (2, правая ось) в 1985–2019 гг., данные стандартизованы.

ствии тенденций в изменении температур начала летнего сезона косвенно говорит об отсутствии сдвигов в наступлении активной вегетации растений.

Наиболее заметные изменения в температуре произошли в послеинкубационный период. Мы предполагаем, что именно эти изменения могли благоприятно отразиться на положительной динамике численности белошеких казарок, по-

скольку рост температур воздуха, увеличение продолжительности периода с положительными температурами и увеличение фитомассы растительных сообществ позволяют птицам дольше оставаться на местах гнездования. В результате птенцы должны покидать места гнездования в лучшей кондиции, что позволит им легче преодолеть миграционный маршрут. На Шпицбергене летние температуры воздуха отрицательно корре-

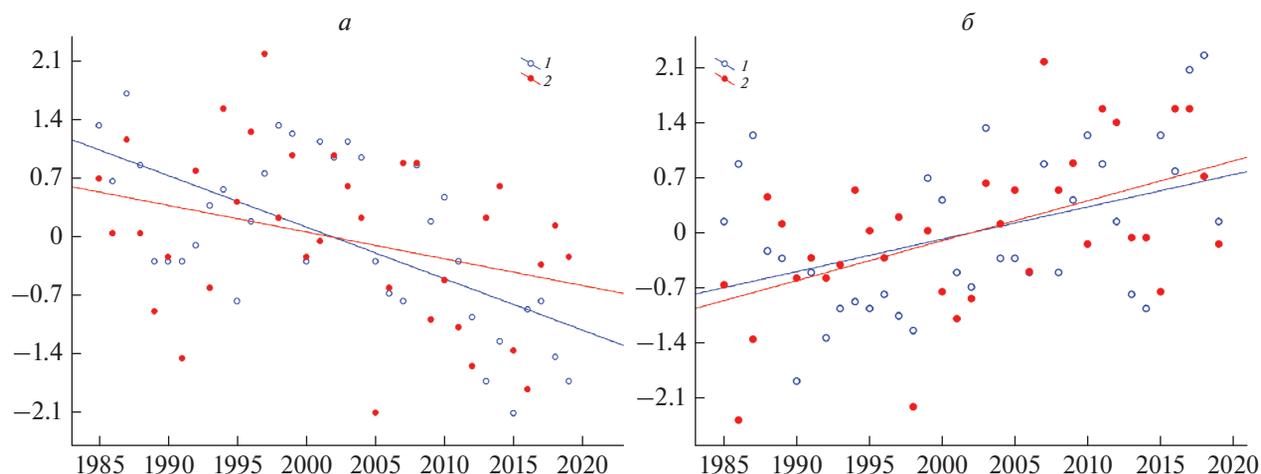


Рис. 6. Изменение дат устойчивого перехода среднесуточных температур через 0°C в восточноевропейских тундрах в 1985–2019 гг.: *a* – весной, подъем выше 0°C ; *б* – осенью, опускание ниже 0°C ; 1 – запад региона, м/с “Канин Нос”; 2 – восток региона м/с “Амдерма”; данные стандартизованы.

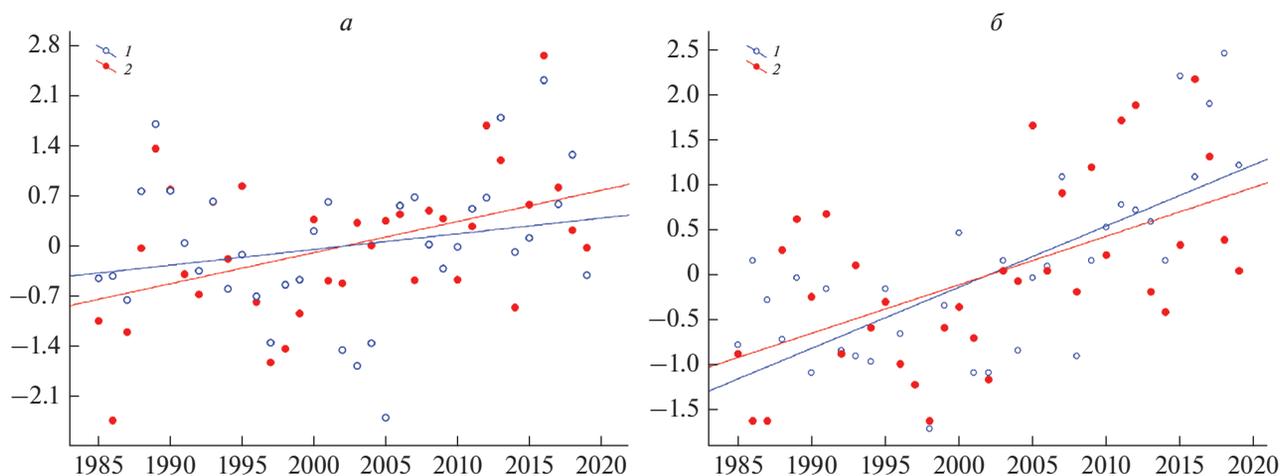


Рис. 7. Изменение сумм температур летнего периода (*a*) и продолжительности периода с положительными температурами (*б*) в восточноевропейских тундрах в 1985–2019 гг. Примечания: 1 – запад региона, м/с “Канин Нос”; 2 – на востоке региона, м/с “Амдерма”; данные стандартизованы.

лировали с датой начала вегетации растений и положительно – с успехом вылупления птенцов в местной популяции белошеких казарок (Layton-Matthews et al., 2019), для которой также отмечен рост численности в последние десятилетия.

Формирование фитомассы зависит от количества тепла, которое накоплено за период вегетации и которое, в свою очередь, определяется величинами среднесуточных температур и длительностью вегетационного периода. Как показали исследования ботаников, более высокие температуры повышают продуктивность растений (Jia et al., 2009), а удлинение периода с положительными температурами увеличивает период вегетации, что в таких высоких широтах не обязательно

означает сильное снижение качества корма. Удлинение периода вегетации дает растительноядным видам преимущества, обеспечивая дополнительную возможность накопления внутренних резервов перед миграцией для взрослых птиц и возможность роста организма для птенцов. Во многих случаях доступность кормовых ресурсов может быть важнее, чем его качественный состав. По наблюдениям на о-ве Вайгач продолжительность активной вегетации в 2006–2009 гг. в сравнении с 1980-ми гг. увеличилась на 2 недели (Лавриненко, Лавриненко, 2013). Высокие показатели индекса NDVI сохраняются на острове как минимум до конца августа. При этом возрос и сам индекс: с 0.16 до 0.32 в 1984–1988 г., до 0.39–0.42 –

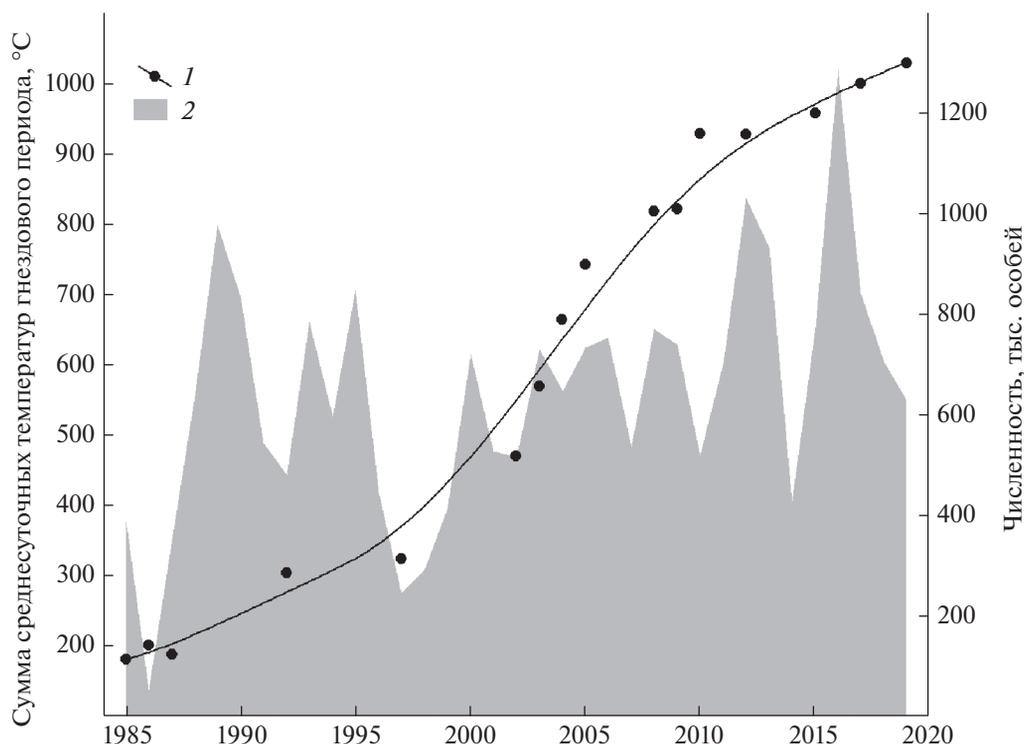


Рис. 8. Динамика роста численности белошекой казарки (1, правая ось, по: Fox, Madsen, 2017; CAFF, 2018a, наши данные) и увеличения суммы среднесуточных температур гнездового периода (июнь–август) (2, левая ось) в восточноевропейских тундрах в 1985–2019 гг., корреляция между процессами: $r_s = 0.76$, $p < 0.006$.

в 2006–2010 гг. Рост запасов зеленой фитомассы, несмотря на межгодовые колебания, произошел как за счет увеличения обилия и проективного покрытия, так и вследствие увеличения площади более “зеленых” контуров (Лавриненко, Лавриненко, 2013).

Во многих тундровых районах Сибири и Америки с середины 1980-х гг. в результате роста температуры почвы и воздуха, удлинения вегетационного периода зафиксировано увеличение продуктивности растительных сообществ, проективного покрытия и высоты растительного покрова, усложнение структуры сообществ, увеличение относительного обилия злаков и/или закустаренности (Sistla et al., 2013; Frost, Epstein, 2014; Jorgenson et al., 2015; Hobbie et al., 2017). Анализ спутниковых снимков территории Вайгача показал, что с середины 1980-х до 2010 гг. рост максимальных значений NDVI, а, следовательно, и фитомассы, составил около 30% (Лавриненко, Лавриненко, 2013). Сходные “тенденции” позеленения Арктики отмечены в большинстве северных регионов. Например, в арктических регионах канадской Арктики, северной Аляски и западной Гренландии значение индекса NDVI выросло почти на 15% (Bhatt et al., 2010), что авторы связывают с потеплением и разрушением ледового покрова в 50-километровой зоне вдоль берега. В то

же время на п-ове Ямал за 25 лет этот индекс возрос всего на 7% на фоне незначительного изменения погоды, но существенного сокращения площади морского льда (Walker et al., 2009).

Увеличение численности белошеких казарок, учтенных на зимовках (Fox, Madsen, 2017; CAFF, 2018a), пришлось на фазу, когда были выражены рост температур и общее потепление климата в Арктике, в частности увеличилась продолжительность периода с положительными температурами и заметно выросла сумма температур в летний период (рис. 8). Но, вероятно, причины роста более глубокие, они обусловлены, в том числе, и изменениями на местах зимовок, где с середины прошлого века резко снизилась смертность птиц в результате запрета охоты.

В период низкой численности распределение колоний белошеких казарок было приурочено к скальным обрывам Новой Земли, Вайгача. Видимо, обширные равнинные районы материкового побережья из-за ледовой обстановки были недоступны для вида. Считается, что распределение казарок на колониях зависит от сроков снеготаяния (Литвин, Гуртова, 2005; Дорофеев и др., 2018). С учетом суровости погодных условий на большей части Вайгача можно предположить, что гнездование казарок на обрывах и скалах было обусловлено более ранней доступностью этих

участков в сравнение с равнинной тундрой. Потепление климата в регионе и существенное изменение в ледовой обстановке (Lind et al., 2018; Schlichtholz, 2019), вероятно, дало этим гусям шанс успешно освоить новые районы. Гнездовой ареал белошекой казарки (за исключением его гренландской части) практически полностью находится в бассейне Баренцева моря. Ледяной покров Ледовитого океана охлаждал атмосферу и отражал солнечные лучи, помогая сохранять низкую температуру даже летом (Lind et al., 2018). Районы, удаленные от Атлантики, имели более суровый климат, поскольку в меньшей степени испытывали влияния Гольфстрима. С потеплением площадь льда в Баренцевом море существенно сократилась, достигнув минимума в 2007–2008 гг., по режиму регион стал больше похож на северную Атлантику, чем на Ледовитый океан, увеличился приток теплых атлантических вод (Lind et al., 2018). В результате этих процессов разница между западными и восточными районами восточноевропейских тундр постепенно сглаживается, климат в восточных районах становится мягче. Мы предполагаем, что это явилось одной из причин широкой экспансии казарок в материковых районах и на о-в Колгуев.

Изменение экологии. Потепление климата в Арктике привело к более раннему прилету на места гнездования многих видов (Meltofte et al., 2007; Moe et al., 2009; Gunnarsson, Tómasson, 2011), в том числе и белошеких казарок (Eichhorn et al., 2006; Lameris et al., 2018). Сроки отлета казарок с зимовок сместились на более поздние даты, птицы задерживаются на зимовках все дольше, при этом значительно сократилось время пребывания на промежуточных остановках (Eichhorn et al., 2006). Реакция мигрирующих животных на потепление климата может выходить за рамки изменений сроков миграции, особенно когда потепление климата влияет на пространственное распределение доступных мест обитания и ресурсов. Северная граница распространения многих крупных гусеобразных лимитирована длительностью гнездового цикла (Сыроечковский, 2013) и в связи с этим нехваткой времени для успешного завершения гнездования. Потепление, возможно, приведет к смещению их ареалов к северу.

Между тем межсезонные колебания условий гнездования в Арктике не имеют тенденции к выравниванию, следовательно, у дальних мигрантов не стоит ожидать возникновения новых наследуемых адаптаций в поведении к устойчивому более раннему прилету. Пластичность миграционного поведения, как ответ на динамику внешних условий, характерна для всех арктических мигрантов. Миграционные маршруты с несколькими промежуточными остановками позволяют птицам максимально эффективно подстраиваться под условия с нестабильным и непредсказуемым климатом,

за счет сокращения или увеличения длительности остановок.

Исследования в дельте Юкон-Кускоквим на Аляске показали, что кормовые растения значительно увеличивают фитомассу в условиях отсутствия пастбищного пресса со стороны черных казарок в начале вегетации (Choi et al., 2019). Трехнедельная отсрочка старта потребления растений гусями в начале сезона вегетации влияла в 3–5 раз больше на прирост фитомассы, чем аналогичный временной сдвиг в весенней фенологии. Кроме того, этими же авторами (Choi et al., 2020) было показано, что потребление растений гусями непосредственно влияет на содержание азота в почве, приводя к росту содержания как органических (NH_4^+), так и неорганических ($-\text{N}$) азотсодержащих элементов, непосредственно влияющих на скорость роста тканей растений и содержание питательных веществ в них. Эффект потребления казарками растений оказывает большее влияние на содержание доступного азота в почве, чем эффект трехнедельного сдвига начала вегетации на более ранние сроки. Т.е. потребление растительности казарками способно влиять на динамику качественного состава используемых кормовых видов растений. Содержание органических и неорганических азотсодержащих элементов в тканях основного для гусей кормового вида растений — осоки обертковидной (*Carex subspathacea*) лишь незначительно изменяется в результате более раннего начала вегетации (Beard et al., 2019). Запоздывание сроков прилета на места гнездования на фоне более раннего начала вегетации из-за потепления климата не имеет отрицательных последствий для гнездовой экологии черных казарок, несмотря на то что в годы исследований наблюдались самые теплые за последнее время сезоны. Таким образом, не подтверждается ранее высказанное предположение об отрицательных последствиях рассинхронизации между началом вегетации и сроками прилета фитофагов и, как следствие, об ухудшении условий, в которых растут птенцы гусей. Качественный состав кормов меняется более сложным образом. Относительно более раннее начало вегетации не может сдвигать пик качественного состава кормов настолько, чтобы оказать сильное влияние на условия роста птенцов.

Современные данные говорят о том, что гуси и казарки могут влиять на динамику качественного содержания своих кормов. По нашим наблюдениям (Розенфельд, 2009), чем выше интенсивность потребления растительности на участке, тем выше доля молодых проростков и новых стеблей, отличающихся высоким содержанием доступных питательных веществ, определяющих качество корм. Динамика качественного состава растительных кормов различается на участках с

интенсивным потреблением и на участках, где доступ консументов ограничен. Это наводит на мысль о том, что данные о динамике качественного состава с участков, на которые ограничен доступ фитофагов, некорректно использовать для интерпретации процессов в естественных сообществах, динамика которых зависит от взаимодействия членов сообщества.

При относительно коротком летнем периоде асинхронность между приходом весны и прилетом казарок не может, на наш взгляд, оказать серьезного влияния на успех их гнездования. В большинстве случаев этот показатель определяется внутрисезонной динамикой погодных характеристик и прессом хищников, а не динамикой качественного состава кормов, амплитуда которой изменяется плавно. При этом при очевидной тенденции удлинения периода с положительными температурами, а, следовательно, и вегетации, асинхронность может быть компенсирована более длительной доступностью корма.

Рост фитомассы положительно влияет на успешность размножения белошеких казарок. С одной стороны, для гнездящихся гусей высокая доступность корма может сократить время, затрачиваемое родителями на кормежку, и таким образом сократить время их отсутствия у гнезда, уменьшив тем самым вероятность разорения кладки (Greve et al., 1998; Black et al., 2014). С другой стороны, молодые птицы получают возможность позже начинать осеннюю миграцию, дольше задерживаться на острове и покидать его в лучшей физической форме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Потепление климата отмечается в большинстве регионов в Арктике, но в разных районах оно происходит по-разному. В восточноевропейских тундрах происходит значительный рост среднегодовых температур. Одновременное снижение ледовитости Баренцева моря приводит к тому, что теплые воды Атлантики в современных условиях проникают гораздо восточнее, вызывая тепляющий эффект вплоть до Карского моря. Одним из следствий этих процессов является постепенное сглаживание погодных различий между западными и восточными районами региона. Климат в восточных районах, в частности на Вайгаче и Югорском п-ове, становится мягче и меняется относительно более быстрыми темпами. В весенний период, в мае и июне, среднесуточные температуры не претерпели значительных изменений за последние 35 лет, но при отсутствии выраженного роста температур, заметно сдвинулись на более ранние даты сроки перехода через 0°C. Более раннее освобождение тундры от снега изменило миграционную стратегию белошеких казарок,

которые стали меньше использовать промежуточные останки.

На всей территории восточноевропейских тундр возросла сумма температур летнего периода, а также увеличилась продолжительность периода с положительными температурами. В совокупности это послужило причиной роста объема фитомассы и удлинения вегетационного периода. Наиболее ярко эта тенденция проявляется в выводковом периоде – в июле и августе. Удлинение периода активной вегетации предоставляет молодым казаркам дополнительные преимущества в самый критичный из периодов жизненного цикла – период роста. Для взрослых птиц в этих условиях появляется дополнительная возможность набрать внутренние резервы перед осенней миграцией. Вероятно, все это в совокупности позволило белошеким казаркам освоить новые местообитания на маршах и в равнинных тундрах и привело к заметному увеличению численности вида. Высказанная ранее гипотеза о рассинхронизации сложившихся ранее связей в арктических сообществах и ее отрицательных последствиях для белошекой казарки (при использовании более полных данных) не подтверждается. Вид продолжает демонстрировать устойчивый рост численности. По нашей оценке, в российской части ареала (без учета архипелага Новая Земля) обитает 1069107 ± 37655 белошеких казарок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены при финансовой поддержке Департамента природных ресурсов, экологии и агропромышленного комплекса Ненецкого автономного округа (Государственный контракт № Ф.2019.140624 от 1 апреля 2019 г.), РФФИ (№ 18-05-70117), программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”.

Мы благодарим пилота С.Н. Шевчика и В.А. Выучейского, оказавшего логистическую поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин М.С., Макунина А.А., Пармузин И.Ю., 1987. Ландшафтная карта СССР. Масштаб 1 : 2500000. М. 340 с.
- Гудилин И.С. (ред.), 1980. Ландшафтная карта СССР. Масштаб 1 : 2500000. М.: Гидроспецбиология.
- Дедов А.А., 2006. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар. 159 с.
- Дорофеев Д.С., Глазов П.М., Литвин К.Е., 2018. Современное состояние белошекой казарки на острове Вайгач // Казарка. Т. 20. С. 13–27.
- Егоров В.А., Барталев С.А., Колбудаев П.А., Плотников Д.Е., Хвостиков С.А., 2018. Карта растительного покрова России, полученная по данным спутни-

- ковой системы Proba-V // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Т. 15. № 2. С. 282–286.
- Калякин В.Н., 1986. О распространении и экологии белошекой казарки на о-ве Вайгач и Югорском полуострове // Актуальные проблемы орнитологии. М.: Наука. С. 93–104.
- Калякин В.Н., 2001. Новые данные по фауне птиц Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Орнитология. Т. 29. С. 8–28.
- Карпович В.Н., Коханов В.Д., 1967. Фауна птиц острова Вайгач и северо-востока Югорского полуострова // Труды Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 5. М. С. 268–335.
- Лавриненко И.А., Лавриненко О.В., 2013. Влияние климатических изменений на растительный покров островов Баренцева моря // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. С. 4–16.
- Литвин К.Е., Гуртовая Е.Н., 2005. Типы колоний белошекой казарки (*Branta leucopsis*) и их структура // Гусеобразные птицы Северной Евразии: Тез. докл. 3-го междунар. симп. СПб. С. 187–189.
- Морозов В.В., 2001. Материалы к познанию фауны птиц острова Вайгач // Орнитология. Т. 29. С. 29–46.
- Морозов В.В., Сыроечковский Е.Е., 2007. Материалы к познанию орнитофауны острова Колгуева // Орнитология. Т. 31. С. 9–51.
- Розенфельд С.Б., 2009. Питание казарок и гусей в Российской Арктике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 237 с.
- Розенфельд С.Б., Волков С.В., Рогова Н.В., Соловьев М.Ю., Киртаев Г.В. и др., 2019. Малый лебедь (*Cygnus bewickii*): существует ли экспансия азиатских популяций на запад? // Зоологический журнал. Т. 98. № 3. С. 302–313.
- Розенфельд С.Б., Соловьев М.Ю., Киртаев Г.В., Рогова Н.В., Иванов М.Н., 2017. Оценка пространственно-биотопического распределения водоплавающих птиц в Ямало-Ненецком и Ханты-Мансийском округе (опыт использования сверхлегкой авиации) // Зоологический журнал. Т. 96. № 2. С. 201–221.
- Соловьев М.Ю., Розенфельд С.Б., Киртаев Г.В., Рогова Н.В., Иванов М.Н., 2017. Опыт использования моделирования поверхности плотности для экстраполяции численности птиц по данным авиаучетов // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. Тверь. С. 312.
- Сыроечковский Е.В., 2013. Пути адаптации гусеобразных трибы Anserini к обитанию в Арктике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 297 с.
- Сыроечковский Е.Е., 1995. Новое в распространении белошекой казарки в России // Бюллетень Рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии. Вып. 1. С. 39–46.
- Успенский С.М., 1958. Некоторые виды птиц на северо-востоке европейской части СССР // Ученые записки МГУ. № 197. Орнитология. С. 35–47.
- Beard K.H., Choi R.T., Leffler A.J., Carlson L.G., Kelsey K.C., Schmutz J.A., Welker J.M., 2019. Migratory goose arrival time plays a larger role in influencing forage quality than advancing springs in an Arctic coastal wetland // Plos One. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213037>
- Black J.M., Prop J., Larsson K., 2014. The Barnacle Goose. London: T & AD Poyser. 288 p.
- Both Ch., 2010. Food availability, mistiming, and climatic change // Effects of climate change on birds. New York: Oxford University Press. P. 129–147.
- Boyd H., 1961. The number of Barnacle Geese in Europe 1959–1960 // Wildfowl Trust Ann. Rep. V. 12. P. 116–124.
- Bhatt U.S., Walker D.A., Raynolds M K., Comiso J.C., Epstein H.E. et al., 2010. Circumpolar arctic tundra vegetation change is linked to sea ice decline // Earth Interactions. V. 14. P. 1–20.
- CAFF, 2018. A Global audit of the status and trends of Arctic and Northern Hemisphere goose population // Conservation of Arctic Flora and Fauna International Secretariat, Akureyri, Iceland. 31 p. <https://www.caff.is/assessment-series/458-a-global-audit-of-the-status-and-trends-of-arctic-and-northern-hemisphere-geese/download>
- CAFF, 2018a. A Global audit of the status and trends of Arctic and Northern Hemisphere goose (Component 2: Population accounts) // Conservation of Arctic Flora and Fauna International Secretariat, Akureyri, Iceland. 173 p. https://www.researchgate.net/publication/332142616_A_Global_Audit_of_the_Status_and_Trends_of_Arctic_and_Northern_Hemisphere_Goose_Populations_Component_2_Population_accounts/download
- Choi R.T., Beard K.H., Leffler A.J., Kelsey K.C., Schmutz J.A., Welker J.M., 2019. Phenological mismatch between season advancement and migration timing alters Arctic plant traits // Journal of Ecology. V. 107. P. 2503–2518.
- Choi R.T., Beard K.H., Kelsey K.C., Leffler A.J., Schmutz J.A., Welker J.M., 2020. Early goose arrival increases soil nitrogen availability more than an advancing spring in coastal Western Alaska // Ecosystems. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00472-9>
- Cohen J., Screen J. A., Furtado J.C., Barlow M., Whittleston D., Coumou D. et al., 2014. Recent Arctic amplification and extreme mid-latitude weather // Nature Geoscience. V. 7. P. 627–637.
- Ebbinge B.S., 1991. The impact of hunting on mortality rates and spatial distribution of geese, wintering in the western Palaearctic // Ardea. V. 79. P. 197–209.
- Eichhorn G., Afanasyev V., Drent R.H., van der Jeugd H.P., 2006. Spring stopover routines in Russian Barnacle Geese *Branta leucopsis* tracked by resightings and geolocation // Ardea. V. 94. P. 667–678.
- Fox A.D., Abraham K.F., 2017. Why geese benefit from the transition from natural vegetation to agriculture // Ambio. V. 46. P. 188–197.
- Fox A.D., Ebbinge B.S., Mitchell C., Heinicke T., Aarvak T., Colhoun K. et al., 2010. Current estimates of goose population sizes in western Europe, a gap analysis and assessment of trends // Ornis Svecica. V. 20. P. 115–127.
- Fox A.D., Madsen J., 2017. Threatened species to superabundance: The unexpected international implications

- of successful goose conservation // *Ambio*. V. 46. P. 179–187.
- Frost G.V., Epstein H.E., 2014: Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s. // *Global Change Biology*. V. 20. P. 1264–1277.
- Frost T., Austin G.E., Hearn R.D., McAvoy S., Robinson A., Stroud D.A., Woodward I., Wotton S.R., 2019. Population estimates of wintering waterbirds in Great Britain // *British Birds*. V. 112. P. 130–145.
- Ganter B., Larsson K., Syroechkovsky E.V., Litvin K.E., Leito A., Madsen J., 1999. Barnacle Goose *Branta leucopsis*: Russia Baltic // Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution (eds J. Madsen, G. Cracknell, T. Fox). Wetlands International Publ. № 48. P. 270–283.
- Greve I.A., Elvebakk A., Gabrielsen G.W., 1998. Vegetation exploitation by barnacle geese *Branta leucopsis* during incubation on Svalbard // *Polar Research*. V. 17. P. 1–14.
- Gunnarsson T.G., Tómasson G., 2011. Flexibility in spring arrival of migratory birds at northern latitudes under rapid temperature changes // *Bird Study*. V. 58. P. 1–12.
- Jia G.J., Epstein H.E., Walker D.A., 2009. Vegetation greening in the Canadian Arctic related to decadal warming // *Journal of Environmental Monitoring*. V. 11. P. 2231–2238.
- Jorgenson J.C., Reynolds M.K., Reynolds J.H., Benson A.-M., 2015. Twenty-five year record of changes in plant cover on tundra of northeastern Alaska // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. V. 47 (4). P. 785–806.
- Hobbie J.E., Shaver G.R., Rastetter E.B., Cherry J.E., Goetz S.J. et al., 2017. Ecosystem responses to climate change at a Low Arctic and a High Arctic long-term research site // *Ambio*. V. 46 (Suppl. 1). S160–S173. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0870-x>
- Kondratyev A., Zaynagutdinova E., Kruckenberg H., 2013. Barnacle goose *Branta leucopsis* abundance on Kolguev Island – Current status and history of population growth // *Wildfowl*. V. 63. P. 56–71.
- Kwon E., Weiser E.L., Lanctot R.B., Brown S.C., Gates H.R., Gilchrist G., Kendall S.J. et al., 2019. Geographic variation in the intensity of warming and phenological mismatch between Arctic shorebirds and invertebrates // *Ecological Monographs*. e01383. <https://doi.org/10.1002/ecm.1383>
- Lameris T.K., van der Jeugd H.P., Eichhorn G., Dokter A.M., Bouten W., Boom M.P., Litvin K.E., Ens B.J., Nolet B.A., 2018. Arctic geese tune migration to a warming climate but still suffer from a phenological mismatch // *Current Biology*. V. 28. P. 1–7.
- Lameris T.K., Scholten I., Bauer S., Cobben M.M.P., Ens B.J., Nolet B.A., 2017. Potential for an Arctic-breeding migratory bird to adjust spring migration phenology to Arctic amplification // *Global Change Biology*. P. 1–11. <https://doi.org/10.1111/gcb.13684>
- Layton-Matthews K., Hansen B.B., Grøtan V., Fuglei E., Loonen M.J.J.E., 2019. Contrasting consequences of climate change for migratory geese: Predation, density dependence and carryover effects offset benefits of high-arctic warming // *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.14773>
- Lind S., Ingvaldsen R.B., Furevik T., 2018. Arctic warming hotspot in the northern Barents Sea linked to declining sea-ice import // *Nature Climate Change*. V. 8. P. 634–639.
- Meltofte H., Piersma T., Boyd H., MacCaffery B., Ganter B., Golovnyuk V.V. et al., 2007. A circumpolar review of the effects of climate variation on the breeding ecology of arctic shorebirds // *Meddelelser om Grønland Bioscience*. V. 59. P. 1–48.
- Miller D.L., Burt M.L., Rexstad E.A., Thomas L., 2013. Spatial models for distance sampling data: recent developments and future directions // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 4. P. 1001–1010.
- Miller D.L., Rexstad E.A., Burt M.L., Bravington M.V., Hedley S.L., 2015. dsm: Density surface modeling of distance sampling data. [Электронный ресурс. URL: <http://github.com/diil/dsm>. Дата доступа 18.10.2017]
- Moe B., Stempniewicz L., Jakubas D., Angelier F., Chastel O., Dinesen F., et al., 2009. Climate change and phenological responses of two seabird species breeding in the high-Arctic // *Marine Ecology Progress Series*. V. 393. P. 235–246.
- Owen M., Norderhaug M., 1977. Population Dynamics of Barnacle Geese *Branta leucopsis* Breeding in Svalbard, 1948–1976 // *Ornis Scandinavica*. V. 8. P. 161–174.
- Parmesan C., Yohe G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature*. V. 421. P. 37–42.
- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Электронный ресурс. URL: <https://www.R-project.org/>. Дата доступа 25.10.2017]
- Schlichtholz P., 2019. Subsurface ocean flywheel of coupled climate variability in the Barents Sea hotspot of global warming // *Scientific Reports*. V. 9: 13692. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49965-6>
- Sistla S.A., Moore J.C., Simpson R.T., Gough L., Shaver G.R., Schimel J.P., 2013. Long-term warming restructures Arctic tundra without changing net soil carbon storage // *Nature*. V. 497. P. 615–618.
- van Gils J.A., Lisovski S., Lok T., Meissner W., Ożarowska A., de Fouw J. et al., 2016. Body shrinkage due to Arctic warming reduces red knot fitness in tropical wintering range // *Science*. V. 352. P. 819–821. <https://doi.org/10.1126/science.aad6351>
- Walker D.A., Leibman M.O., Epstein H.E., Forbes B.C., Bhatt U.S. et al., 2009: Spatial and temporal patterns of greenness on the Yamal Peninsula, Russia: interactions of ecological and social factors affecting the Arctic normalized difference vegetation index // *Environmental Research Letters*. V. 4. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/4/045004>
- Weiser E.L., Brown S.C., Lanctot R.B., Gates H.R., Abraham K., Bentzen R.L. et al., 2017. Life-history tradeoffs revealed by seasonal declines in reproductive traits of 21 species of Arctic-breeding shorebirds // *J. Avian Biology*. V. 49. <https://doi.org/10.1111/jav.01531>

THE IMPACT OF CHANGES IN BREEDING CONDITIONS IN THE ARCTIC ON THE EXPANSION OF THE RUSSIAN POPULATION OF THE BARNACLE GOOSE (*BRANTA LEUCOPSIS*)

S. B. Rozenfeld^{1, *}, S. V. Volkov¹, N. V. Rogova², G. V. Kirtaev¹, M. Yu. Soloviev³

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

²*Goose, Swan and Duck Study Group of Northern Eurasia, Moscow, 109052 Russia*

³*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia*

*e-mail: rozenfeldbro@mail.ru

In the 20th century, the breeding grounds of the Barnacle Goose over the territory of Russia included only the Novaya Zemlya Archipelago and the Vaygach Island. Until the middle of the century, the population did not exceed 20–30 thousand individuals. In the 1970's to 1980's, the numbers of the Barnacle Goose started increasing slowly. Shortly after that new colonies appeared in the coastal areas of the Barents Sea, ranging from the Kanin Peninsula to the Khaypudyr Bay, Kolguev Island. By 2017, the population numbers reached about 1.2 million individuals. The growth of the Barnacle goose population has coincided with the phase of a pronounced temperature increase and of climate warming in the Arctic. The mean annual temperatures have increased significantly in the Eastern European tundra. A simultaneous decrease in the ice cover in the Barents Sea has led to spreading the warm Atlantic waters much further to the east in modern conditions and thus rendering a heating effect extending as far as the Kara Sea. One of the consequences has become a steady decrease in weather differences between the western and eastern areas of the region. The climate in the eastern areas, the Vaygach Island and the Yugor Peninsula in particular, becomes milder and is changed relatively faster. This is believed to have been one of the reasons for the vast expansion of the Barnacle Goose to the east and the establishment on the Kolguev Island. In the spring period, in May and June, the average daily temperatures in the Eastern European tundra have undergone no significant change during the last 35 years, but taking into account the lack of a pronounced temperature increase, the transition of the mean daily temperature over 0°C has shifted to a much earlier period. Throughout the territory of the Eastern European tundra, the cumulative temperature of the summer period has increased along with the length of the period with positive temperatures. These factors combined have led to a prolonged vegetation period and a phytomass growth. This trend is most pronounced in the post-hatching period, i.e. July and August. The prolongation of the active vegetation period offers young Barnacle geese additional advantages in one of the most crucial periods of their life, i.e. the fledging period and the preparation for migration. Currently, the geese leave their nesting areas later. This allows not only the fledglings to become strong enough for a lengthy flight, but also the geese, due to good food and a significant accumulation of fat reserves on the breeding grounds, for using fewer migration stops on the flyway in autumn and thus avoiding areas with strong autumn hunting pressure. All these factors combined seem to have allowed for new habitats on marshes and in the typical plain tundra to be used by Barnacle geese, leading to a significant increase in the numbers of the species. More detailed information obtained now fails to support the hypothesis stipulating the adverse impact of a phenological mismatch on the Barnacle Goose. The species continues demonstrating a steady population growth, the numbers increasing not only in the newly-established habitats and regions, but also in traditional nesting areas. There are 1069107 ± 37655 Barnacle geese estimated to presently populate the Russian part of its range (excluding the Novaya Zemlya Archipelago).

Keywords: *Branta leucopsis*, Barnacle Goose, climate change, aerial survey, Arctic

УДК 591.431.4;591.543.42;599.322;599.323.42

ЗАПИСЬ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ НА ПОВЕРХНОСТИ РЕЗЦОВ ГРЫЗУНОВ: ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ

© 2021 г. Г. А. Клевезаль^{а, *}, В. А. Лобков^{б, **}, Д. В. Щепоткин^{а, ***}

^аИнститут биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН, Москва, 119991 Россия

^бОдесский национальный университет имени И.И. Мечникова, Одесса, 65058 Украина

*e-mail: klevезal@bk.ru

**e-mail: zoomuz2017@gmail.com

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

Поступила в редакцию 22.03.2020 г.

После доработки 11.05.2020 г.

Принята к публикации 15.05.2020 г.

Описаны внутри- и межвидовая изменчивость паттерна, а также механизм образования “зоны спячки” на поверхности резцов у грызунов трех групп, различающихся по характеру зимней спячки, — сурков, сусликов и хомяков. Рост их резцов продолжается и в период спячки. У сурков и сусликов, не питающихся в период спячки, нагрузка на резец до, в период и после спячки сильно меняется, прирост резца за период спячки минимальный, и на его поверхности образуется “зона спячки”. Она имеет два общих для сурков и сусликов признака — очень узкие приросты и изменение границы эмали и дентина. Межвидовые различия в характере “зоны спячки” у сурков и сусликов могут быть объяснены региональными различиями климата. У хомяков, которые могут питаться в период спячки, прирост резца за это время более существенный, нагрузка на резец меняется меньше, изменения границы эмали и дентина на поверхности резца нет и “зона спячки” отмечается только более узкими и четкими, по сравнению с суточными, приростами. Межвидовые различия записи спячки у хомяков могут быть существенными, вплоть до отсутствия записи. Эти различия, видимо, связаны не столько с климатом, сколько с характером протекания самой спячки.

Ключевые слова: рост резцов, зимняя спячка, *Marmota*, *Spermophilus*, *Mesocricetus*, *Cricetus*

DOI: 10.31857/S0044513421030065

На поверхности постоянно растущих резцов всех грызунов, как зимоспящих, так и не зимоспящих, видны суточные валики — приросты, четкость которых значительно варьирует. Морфология и изменчивость суточных приростов были описаны ранее (Клевезаль, Щепоткин, 2017). В настоящей работе мы анализируем данные по изменчивости структуры приростов на том участке поверхности резца, который формируется у зимоспящих грызунов в период зимней спячки¹.

Запись спячки в дентине резцов (не на поверхности резца) — “зона спячки” — хорошо заметна на окрашенных срезах декальцинированного резца и у разных видов она выглядит по-разному. У мышовок рода *Sicista* это — узкая интенсивно окрашенная полоса (Klevезal, Mina, 1990). У сурков рода *Marmota* и сусликов рода *Spermophilus* это — сложный комплекс контрастных слоев уменьшающейся ширины с группой очень узких слоев

(в несколько раз более узких, чем суточные слои) (Клевезаль, Суховская, 1995; Klevезal, 1996; Трунова, Лобков, 1997; Трунова, Клевезаль, 1999).

На поверхности резцов “зона спячки” была сначала обнаружена у сурка *Marmota flaviventris* (Rinaldi, 1999). Она выглядела как группы узких приростов, разделенных контрастными полосками, с утолщением или изгибом края эмали на этом участке. Затем запись периода спячки была описана у нескольких видов североамериканских и европейских сусликов *Spermophilus* (Goodwin et al., 2005; Goodwin, Ruckman, 2006; Клевезаль, Лобков, 2008), серого сурка (*Marmota baibacina*) (Клевезаль, Щепоткин, 2012), хомяков рода *Mesocricetus* (Клевезаль и др., 2012, 2018; Batavia et al., 2013), хомячков рода *Allocricetulus* (Клевезаль и др., 2015). Результаты этих работ показывали, что по числу суточных приростов, сформированных после “зоны спячки”, можно определить время пробуждения грызуна, при этом характер “зоны спячки” у разных видов был несколько различен, отмечалась и его внутривидовая изменчивость.

¹ Период спячки — это все эпизоды гипотермии и чередующиеся с ними эпизоды нормотермии.

Таблица 1. Исследованный материал

Вид	Колич. особей	Район сбора	Даты сбора	Примечание
Серый сурок (<i>Marmota baibacina</i>)	112	Тянь-Шань, высокогорье Джеты-Огузские сырты	18.04–5.05 и 27.05–19.07. 1967	Резцы предоставлены зоологом Киргизской противочумной стан- ции А.А. Михайлютой вместе с биологическими данными по этой популяции в год сбора материала
Длиннохвостый суслик (<i>Spermophilus undulatus</i>)	30	Казахский Алтай. южный берег оз. Маркаколь	21.05–24.06. 1976	Черепки из коллекции лаборатории постнатального онтогенеза ИБР РАН
	5	Юго-Восточное Прибайкалье (Бурятия, Тарбагатайский р-н)	29.03.1989	Черепки предоставлены Б.Б. Бадмаевым и переданы в Зоологический музей МГУ
Крапчатый суслик (<i>Spermophilus suslicus</i>)	74	Северо-Западное Причерноморье	19–28.01.2007; 7–11.03.1990; 24–26.03, 15.04 и 7.05.1987; 7.05.1985	Резцы из коллекции Зоологического музея Одесского национального университета
Хомяк Брандта (<i>Mesocricetus brandti</i>)	20	Ширакское нагорье (северо-восток Армянского нагорья, окрестности Гюмри)	17–19.04.1971	Резцы из коллекции лаборатории постнатального онтогенеза ИБР РАН

Таким образом, запись спячки на поверхности резцов была обнаружена у сурков, сусликов и хомяков. Эти зимоспящие грызуны существенно различаются по характеру спячки. Сурки и суслики считаются зимоспящими жиронакопителями, переживающими зиму исключительно за счет жировых запасов. Сурки не делают запасов корма на зиму. У сусликов разных видов либо накопление запасов отмечено не регулярно и не во всех районах (Чернявский, 1977; Бадмаев, 2007; Алфимов, Берман, 2009), либо запасы корма обнаружены только у самцов, да и то не у всех (Charge, 2001). Даже те суслики, которые собирают перед спячкой значительные запасы корма, по-видимому, потребляют их в норах перед спячкой или после пробуждения весной (Калабухов, 1985). Сурки, за редким исключением, зимуют в группах по несколько особей в одной зимовочной камере, а суслики – поодиночке. Хомяки не все впадают зимой в спячку, а те, что впадают (*Cricetus*, *Mesocricetus*), делают большие запасы корма, которые поедают во время периодических пробуждений (Калабухов, 1985). Так же как и суслики, хомяки зимуют поодиночке.

Мы исследовали морфологию записи спячки на поверхности резцов сурков, сусликов и хомяков, чтобы ответить на два вопроса: являются ли обнаруженные в указанных выше работах межвидовые и внутривидовые особенности рисунка “зоны спячки” отражением соответствующих особенностей протекания зимнего периода жиз-

ни особи и какова причина образования “зоны спячки” на поверхности резца.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованный материал представлен в табл. 1. Как и в большинстве упомянутых выше работ, мы детально исследовали нижние резцы, преимущественно их медиальную стенку. Предварительно очищенные от пленок резцы фотографировали на линейке с ценой деления 0.5 мм под биноклем в обычном отраженном свете, а резцы от инъецированных тетрациклином особей также и в ультрафиолетовом свете. Кроме того, использовали цифровой микроскоп Keyence VHX-1000. На нем проводили съемку всего резца в высоком разрешении, фоном служил лист клетчатой бумаги с линиями через 2.5 мм.

Измерения проводили в программе Photoshop и в программе цифрового микроскопа. Длина резца – это длина внешней дуги, измеренная по наружному краю эмали. Все промеры, вектор которых направлен вдоль продольной оси зуба, мы называем длиной. Исключение составляет промер “ширина прироста”, за которым оставлен термин “ширина”, несмотря на то что промер имеет вектор вдоль продольной оси зуба. Длину отдельных участков на поверхности резца и ширину приростов измеряли в верхней трети – середине ширины резца. Многочисленные сравнения показали, что промеры длины резца и его участ-

ков по внешней дуге и по середине стенки различаются, в зависимости от кривизны нижних резцов, на 11–13%, в среднем на 12%. При необходимости сравнений длины участков или ширины приростов с длиной резца мы вводили поправку 0.12. Ошибка измерений, как было показано ранее (Клевезаль, 2010), не превышает 6–7%.

Терминология. Мы называем **базальной** часть резца, расположенную в альвеоле, где лежит резцовая зона, и **апикальной** – свободную часть резца, подверженную стачиванию. В поперечном сечении резец имеет форму эллипса с более плоскими боковыми стенками: **медиальной** (обращенной к языку) и **латеральной** (обращенной к щеке). Стенки резца состоят из дентина, который на внешней стенке и прилегающих частях боковых стенок покрыт толстым слоем эмали. Граница эмали хорошо видна на поверхности боковых стенок резца. Изменение границы эмали (ИГЭ) выглядит как отклонение края эмали от дентина с образованием выемки в придентиновой части эмали.

Приросты – это поперечные валики на поверхности резца, образующиеся в процессе роста в длину (прорезания) резца, их границы видны под определенным углом падения света.

Слои дентина (суточные слои) – это разнокачественные образования в толще дентина, образующиеся в результате утолщения стенок резца; они заметны на срезах (лучше – на окрашенных) резца.

Мы называем приросты **четкими**, если границы их легко различаются, и **нечеткими**, когда разграничить отдельные приросты трудно. Четкие приросты могут быть **контрастными**, когда рельеф поверхности хорошо выражен, и **слабо контрастными**, но **различимыми**, когда рельеф выражен плохо, хотя приросты различимы. Приросты могут быть **простыми** или **сложными**, в последнем случае четко ограниченный прирост разделен на несколько более узких.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Запись спячки у сурков и сусликов

Серый сурок (*Marmota baibacina*)

У исследованных особей суточные приросты, как правило, были хорошо выражены. На их фоне, на всех резцах сурков, добытых весной – в начале лета, т.е. перезимовавших хотя бы однажды, была обнаружена “зона спячки” (рис. 1 и 2). Она диагностировалась по двум основным признакам: по ИГЭ, которое апикально начинается более полого и базально заканчивается более круто, часто утолщением (“наплывом”) эмали, и по участку группирующихся очень контрастных приростов. Кроме этих, наиболее заметных, признаков, часто видны косые складки дентина в

приэмалевой четверти стенки; они идут от границы с эмалью под углом к этой границе, начинаются близ апикальной части ИГЭ и оканчиваются близ “наплыва” эмали. В большинстве случаев в районе ИГЭ виден участок очень узких, обычно слабо контрастных, приростов дентина, с шириной отдельного прироста от неизмеримо малой до 70–100 мкм (по меньшей мере, в 5–9 раз уже нормального суточного прироста). Эмаль на внешней стенке близ ИГЭ может быть утолщенной и бугристой, вплоть до образования выраженного бугорка. Наружные контуры резца в “зоне спячки” немного меняются, возникают небольшие выпуклости и впадины на большой и на малой дугах (соответственно, на внешней и внутренней стенках) резца (рис. 2). Все эти признаки подвержены индивидуальной изменчивости.

На участке резца апикальное “зоны спячки” приросты несколько менее четкие и менее равномерные, чем предшествовавшие им суточные. Четко определить границы такого участка крайне сложно, и ошибка измерения велика, но поскольку она не систематическая, мы измерили длину этого участка у 112 особей и сочли возможным сравнить ее у сурков разного возраста, добытых на разных территориях (табл. 2). Были выявлены две четкие тенденции: локальное и возрастное изменения длины этого участка. Выборки 1, 2, 3, территориально более или менее близкие друг к другу, имели высокую вариабельность значений признака и различия между ними статистически не значимы. Четвертая выборка, которая значимо отличалась от них и имела существенно меньшую вариабельность признака, по данным Михайлюты (1988), отдалена от них территориально, и на этой территории численность сурков меньше, чем на первых трех. Во всех выборках присутствовали как годовики, так и взрослые особи до 8 лет и старше². Во всех выборках длина участка нечетких приростов значимо увеличивалась с возрастом (см. табл. 2). Это увеличение определялось главным образом существенно меньшей длиной участка у годовиков, которые были сеголетками перед спячкой. Так, в выборках 1–3 средняя длина участка нечетких приростов у годовиков была 10.8 мм, а у взрослых особей (старше 2 лет) – 29.2 мм. Подсчет суточных приростов (приблизительный, из-за нечеткости приростов) выявил ту же тенденцию: в выборке 1 на этом участке у трех годовиков было 15–20 суточных приростов, а у трех особей старшей возрастной группы 120–130 суточных прироста.

ИГЭ (см. рис. 1 и 2) сильно варьировало по степени выраженности, по длине, и по глубине. Измерить длину ИГЭ часто нелегко из-за нечетко определяемой его апикальной границы, тогда как

² Возраст был определен по годовым слоям в цементе щечных зубов.

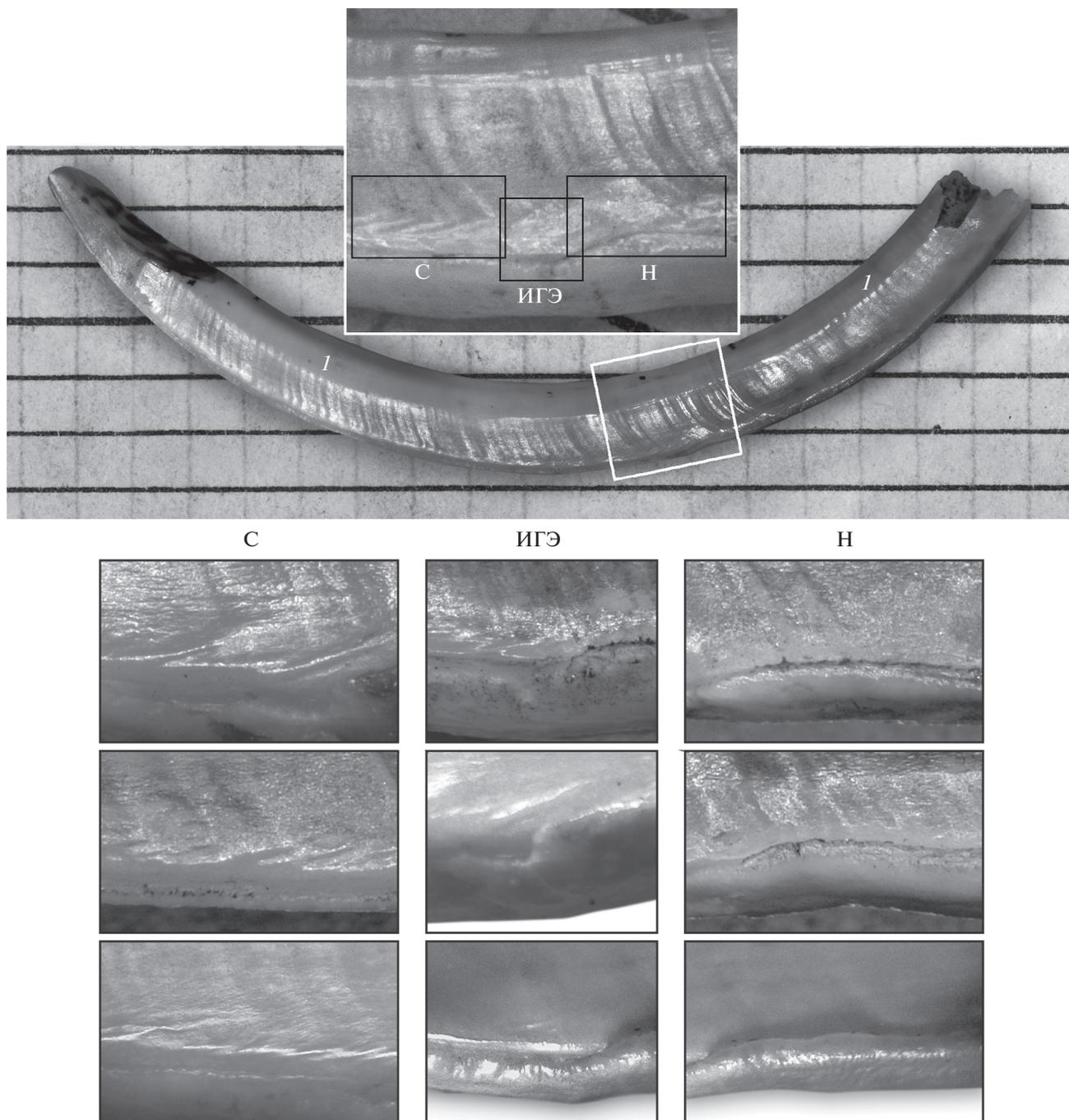


Рис. 1. Нижний резец серого сурка. Общий вид, *I* – суточные приросты. Врезка – “зона спячки”, варианты ее деталей – в столбцах. С – косые складки дентина, ИГЭ – изменение границы эмали, Н – “наплыв” эмали, К – контрастные приросты.

базальная граница определяется легко по началу “наплыва”. Несмотря на большую ошибку такого измерения, выявлена четкая тенденция: у годовиков ИГЭ в среднем было мельче и короче, чем у взрослых. Так, у годовиков длина ИГЭ – 1.22 ± 0.37 мм ($n = 12$), у взрослых (старше 2 лет) – 2.98 ± 1.31 мм ($n = 15$), различия значимы ($t = 4.96$). Вероятнее всего эта тенденция определяется

меньшей длиной резца у годовиков, чем у старших, т.к. корреляция длины ИГЭ и длины зуба для всей выборки существенна (линейный коэффициент корреляции $r = +0.42$, $n = 62$), а без учета годовиков практически отсутствует ($r = +0.10$, $n = 50$).

“Наплыв” эмали в конце ИГЭ (см. рис. 1 и 2) был выражен не всегда, его длина варьировала от

1.6 до 6 мм, но никаких различий между особями разного пола, возраста или локалитета не обнаружено. Поверхность эмали (на внешней стенке) у ИГЭ была гладкой у годовиков и бугристой у старших особей.

Узкие приросты были видны у большинства особей. В 78% резцов они были на том же участке резца, что и ИГЭ, у остальных начинались апикальнее начала ИГЭ. При этом только у половинны длина ИГЭ и длина участка узких приростов были примерно равны, у остальных длина ИГЭ была больше или меньше длины участка узких приростов. Различий между особями разного пола, возраста или локалитета не обнаружено. У взрослых особей (без годовиков), у которых ее можно было измерить, длина участка узких приростов была в среднем 2.5 ± 0.8 мм; длина резца (по внешней дуге) в среднем была 65.9 мм и, следовательно, отношение длина участка узких приростов (с поправкой 0.12) к длине резца 0.042.

Ранее (Клевезаль, Ануфриев, 2013а) на той же выборке при использовании балльной оценки “зоны спячки”, по степени выраженности ИГЭ и узких приростов, были обнаружены статистически значимые различия между зимовавшими один раз и остальными: у молодых “зона спячки” была выражена хуже.

Косые складки (см. рис. 1), разной степени проявления, присутствовали у 90% особей. По степени выраженности (по трехбалльной шкале) не было различий между возрастными группами и между самцами и самками по частоте встречаемости разных вариантов.

Контрастные приросты (см. рис. 1 и 2) разной ширины (в 1.5–5 раза меньше ширины суточных приростов) были видны на участке резца от конца ИГЭ и над “наплывом”. Они образовывали группы разной величины и занимали участок разной длины, от 2 до 11 мм. Длина участка не коррелировала с возрастом и не различалась у самцов и самок. Иногда внутри были видны более узкие приросты. Есть косвенные свидетельства того, что эти контрастные приросты формируются после выхода сурка из спячки. Так, общее число приростов, сформированных после конца ИГЭ (т.е. контрастные приросты плюс остальные в базальной части), у добытых в апреле – первых чис-

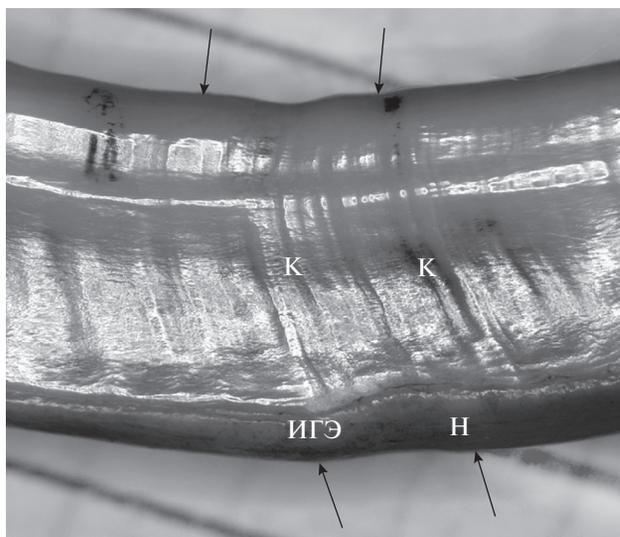


Рис. 2. Участок резца серого сурка в районе “зоны спячки”. Стрелками указаны изменения контура. Остальные обозначения как на рис. 1.

лах мая сурков было 11–38. Если принять, что все эти приросты суточные, то сурки проснулись в период с 29 марта до 11 апреля. Это соответствует данным Михайлюты (1988), что в исследованном районе в год сбора материала первый выход на поверхность был отмечен 30 марта, а массовый выход – 3–8 апреля. Следовательно, все приросты, начиная с контрастных, сформированы после выхода сурка из спячки. Различий между особями разного пола, возраста или локалитета нами не обнаружено.

Таким образом, анализ индивидуальной изменчивости разных параметров “зоны спячки” на нашем материале выявил локальные и возрастные различия участка нечетких приростов перед “зоной спячки” и отличия зимовавших 1 раз от остальных по общей степени выраженности “зоны спячки”. Если различия отдельных параметров “зоны спячки” отражают различия каких-то особенностей зимней спячки, то они могут быть сходны у особей, зимующих вместе в одной норе. Ли с соавторами (Lee et al., 2015) обнаружили большое сходство кривых изменения температуры тела за период спячки у сурков *Marmota broweri*,

Таблица 2. Длина участка менее равномерных и менее четких приростов до “зоны спячки” на резцах серого сурка

Выборка	Колич. особей	Длина участка (средняя \pm сигма), мм	Значимость различий	Корреляция длины участка с возрастом особи
1. 3-й Майнок	30	26.77 \pm 18.61	$t_{1-4} = 3.96 > t_{0.001}$	0.47 $> r_{0.01}$
2. 4-й Майнок	25	19.54 \pm 16.14		0.57 $> r_{0.01}$
3. Тез	23	25.82 \pm 17.94		0.68 $> r_{0.01}$
4. Акташ	34	13.00 \pm 4.14		0.47 $> r_{0.01}$

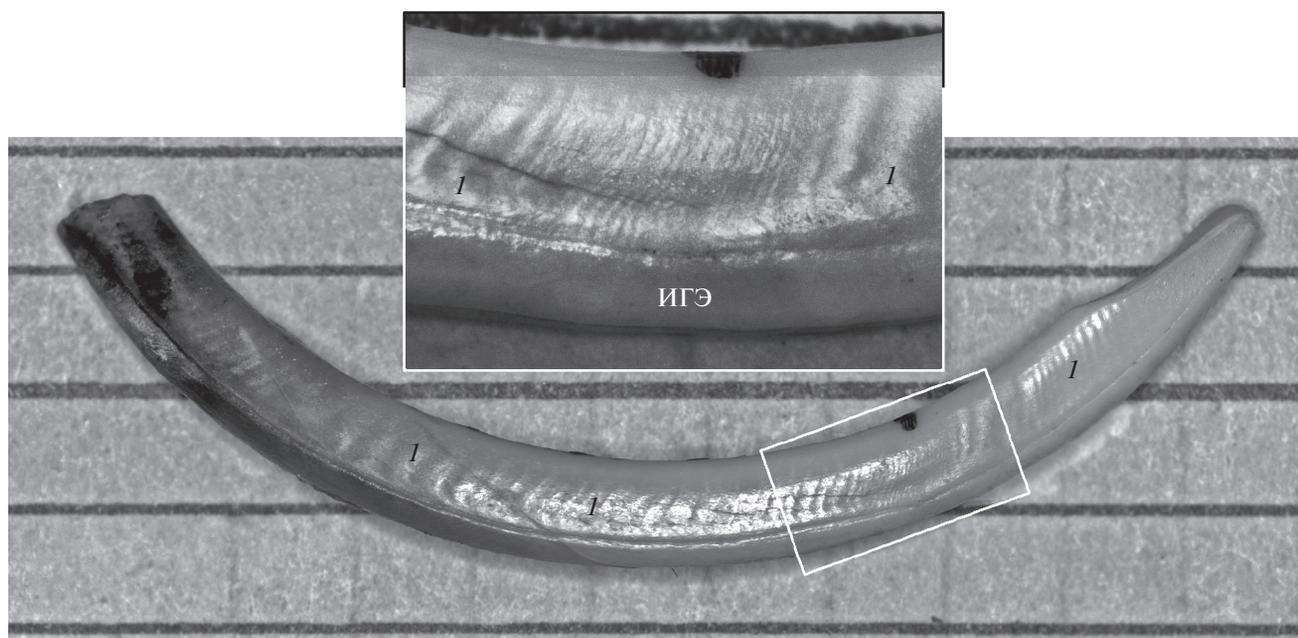


Рис. 3. Нижний резец длиннохвостого суслика. Общий вид и “зона спячки” (врезка). ИГЭ – изменение границы эмали, 1 – суточные приросты.

зимовавших вместе. К сожалению, у нас не было данных о том, из каких нор были исследованные нами сурки.

Черношапочный сурок (*Marmota camtschatica*)

Ранее (Клевезаль, Ануфриев, 2013а) были исследованы резцы 4 особей, добытых на западном побережье Камчатки в мае 1971 г. и зимовавших не менее 2 раз. У них и суточные приросты, и “зона спячки” были выражены существенно хуже, чем у серого сурка. У 3 из 4 особей кроме базальной “зоны спячки”, которая, судя по сформированному после нее суточным приростам, являлась записью последней зимовки, была обнаружена еще одна “зона спячки” в апикальной части резца. Количество суточных приростов между этими двумя зонами варьировало, и происхождение апикальной “зоны спячки” осталось неясным.

Длиннохвостый суслик (*Spermophilus undulatus*)

У длиннохвостого суслика из предгорий Алтая суточные приросты были хорошо выражены. “Зона спячки” была хорошо видна у 20 и была плохо видна у 1 из 30 перезимовавших особей, у остальных, в процессе роста и стачивания резца, она, видимо, вышла в область стачивания резца. Из признаков “зоны спячки”, характерных для сурков, у сусликов было два признака: ИГЭ и участок узких приростов (по 40–80 мкм, в 5 и более раз уже суточных) или вообще без видимых приростов (рис. 3). Поверхность медиальной стенки резца в зоне спячки была заметно изменена у 70% особей, чаще всего это было уплощение стенки под ИГЭ, реже (в 20%) уплощение или небольшое

вздутие до ИГЭ. Длина “зоны”, ее рисунок и ширина приростов до и после “зоны” (более узкие, средней ширины и более широкие, в разных сочетаниях) были разными у разных особей. Ни “наплыва” эмали, ни косых складок, ни контрастных приростов, описанных у серого сурка, мы не наблюдали, но было отмечено некоторое изменение контура резца в районе “зоны спячки”.

Как и в случае серого сурка, измерить длину ИГЭ было не всегда возможно из-за неопределенности границ. В тех случаях, когда это было возможно, отмечена очень слабая тенденция увеличения длины ИГЭ с возрастом, как и у сурка. У перезимовавших 1 зиму ($n = 8$) средняя длина была 1.78 (1.3–2.4) мм, у переживших 2–3 зимы³ ($n = 9$) – 2.27 (1.3–4.5) мм. Связь длины ИГЭ с длиной резца у сусликов менее очевидна, чем у сурков, поскольку длина резца у годовиков несущественно меньше (средняя 31.5 мм), чем у особей 2–3 лет (средняя 31.8 мм). В большинстве случаев узкие приросты были видны на участке с ИГЭ, но в двух случаях чуть апикальнее и в двух случаях чуть базальнее границ ИГЭ.

У 10 экз., у которых можно было измерить длину участка узких приростов, эта длина была в среднем 0.84 мм при средней длине резца 32.2 мм. Среднее отношение длины участка узких приростов (с поправкой 0.12) к длине резца – 0.029. Узкие приросты на всем этом участке у трех особей

³ Возраст был определен по годовым слоям в цементе щечных зубов и кости мандибулы.

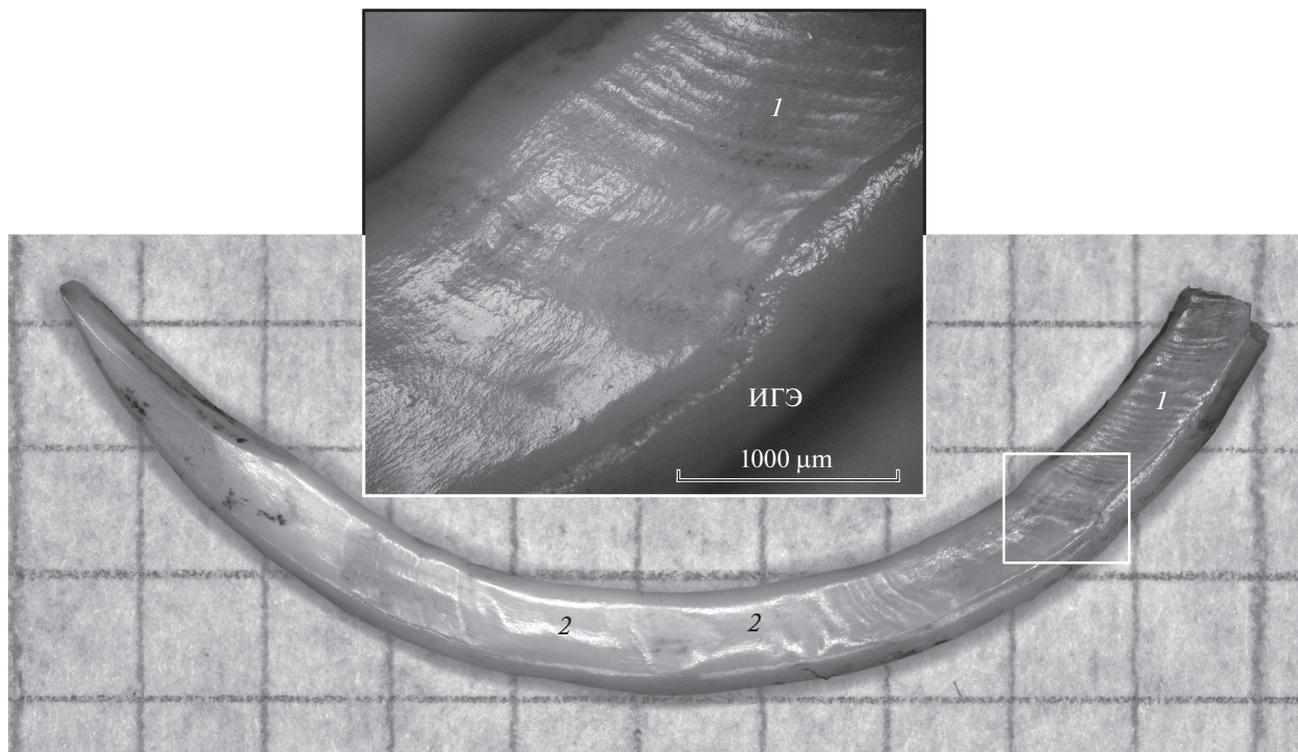


Рис. 4. Нижний резец крапчатого суслика. Общий вид и “зона спячки” (врезка). ИГЭ – изменение границы эмали, 1 – суточные приросты, 2 – участки с деформированной стенкой.

нельзя было сосчитать, у остальных можно было видеть от 10–11 до 16–18 приростов.

Таким образом, на нашем материале у длиннохвостого суслика обнаружены три признака зоны спячки: ИГЭ, уплощенная поверхность стенки резца и узкие приросты или участок без видимых приростов в районе ИГЭ.

На резцах 5 экз. длиннохвостого суслика из Бурятии суточные приросты были видны очень хорошо, “зона спячки” была представлена ИГЭ с участком узких приростов или без видимых приростов. За “зоной спячки” было сформировано 10–14 суточных приростов, что соответствовало времени пробуждения сусликов (Бадмаев, 2007). Никаких отличий длиннохвостого суслика из Бурятии от сусликов с Алтая по характеру “зоны спячки” на резцах не обнаружено.

Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus*)

У крапчатых сусликов резцы были меньшего размера, чем у длиннохвостых, суточные приросты были более вариабельны по четкости и ширине, часто они были сложные. На многих резцах были видны участки несколько деформированной стенки с неясными приростами. В большинстве случаев основной признак “зоны спячки” – ИГЭ, с узкими приростами или без них – был выражено хуже, чем у длиннохвостых сусликов; четко ИГЭ определялось лишь у отдельных осо-

бей. Особенно плохо была выражена апикальная граница ИГЭ, тогда как его базальная граница иногда подчеркивалась заметным изменением контура резца (рис. 4). Все исследованные особи были перезимовавшими, но у 4 из них четких признаков “зоны спячки” не было обнаружено. ИГЭ может быть плохо выражено, если “зона спячки” находится в самой базальной части резца, поскольку при очистке зуба мягкая базальная эмаль повреждается и ИГЭ может быть не видно. Этим можно объяснить то, что не обнаружено ИГЭ у 3 из 26 особей, добытых в январе и марте вскоре после выхода из спячки. Однако оно не было обнаружено также у одной из 48 добытых в апреле и начале мая особей, хотя сточиться эта область резца еще не могла. Обнаружению “зоны спячки” у крапчатых сусликов мешали участки деформированной стенки резца с неясными приростами (см. рис. 4). Такая деформация, выраженная в разной степени, от вздутия до уплощения, над и/или перед (апикальнее) ИГЭ, была видна у двух третей особей.

У сусликов исследованной нами популяции установлено повторное впадение в спячку весной спустя некоторое время после пробуждения (Лобков, 1999). У одной из 10 особей, добытых 24–31 марта 1987 г., на резце были видны две “зоны спячки” с нечеткими ИГЭ, между которыми было 14 приростов уменьшающейся ширины.

По данным полевых наблюдений В.А. Лобкова, в ту весну суслики начали просыпаться после 23 февраля (в это время были обнаружены первые норы-веснянки, свидетельствующие об окончании зимней спячки). Потом погода ухудшилась, входы в норы пробудившихся сусликов наблюдатель забил землей, и следующих выходов из норы не было до конца марта. По-видимому, некоторые суслики, проснувшиеся первыми, еще раз впади в спячку, о чем и свидетельствует поверхность резца одной особи.

Контрастность климата как возможная причина межвидовых различий записи спячки на резцах сурков и сусликов

Характер “зоны спячки” у серого сурка высокогорья Тянь-Шаня в целом соответствовал описанию “зоны спячки” у *Marmota flaviventris*, которое дала Ринальди в своей пионерской работе (Rinaldi, 1999). “Зона спячки” у черношапочного сурка западного побережья Камчатки была выражена существенно хуже, чем у серых сурков Тянь-Шаня: признаки, характеризующие “зону спячки”, выражены значительно менее четко. Выборка с Камчатки слишком мала для серьезных выводов, но все же дает возможность предположить, что есть связь различий характера “зоны спячки” с условиями зимнего периода у сурков этих популяций. Так, четкий рисунок “зоны спячки” обнаружен у сурков, обитавших в резко континентальном климате высокогорья Тянь-Шаня, и существенно менее четкий у сурков, обитавших в значительно менее контрастном климате западного побережья Камчатки.

Сходная связь записи спячки с климатическими условиями прослеживается и у сусликов. Существенных различий в характере “зоны спячки” между длиннохвостыми сусликами из предгорий Алтая и из Прибайкалья не обнаружено (правда, выборка из Прибайкалья была мала). У них “зона спячки” соответствовала таковой, описанной у трех видов североамериканских сусликов, *Spermophilus elegans* из Монтаны, *S. richardsonii* из Южной Альберты и *S. parryi* с территории Юкона (Goodwin et al., 2005). У исследованного нами крапчатого суслика Причерноморья ИГЭ было выражено существенно менее четко, чем у длиннохвостого и чем у североамериканских сусликов (судя по описаниям, данным в работах). Это соответствует климатическим особенностям района обитания сусликов: климат Причерноморья менее континентальный, чем в местах обитания исследованных длиннохвостых сусликов (предгорий Алтая и Прибайкалья) и в местах обитания исследованных Гудвином с соавторами (Goodwin et al., 2005) североамериканских сусликов.

Влияние климатических условий на запись спячки в резцах исследовала Селькова (2003), правда, запись спячки она анализировала не на

поверхности резцов, а в дентине (на окрашенных поперечных срезах резцов). Она сравнивала запись спячки в резцах крапчатых сусликов, перезимовавших в разные годы, сгруппировав характер зим в три категории: теплые, холодные и умеренные. В качестве показателей категории зимы она использовала среднюю температуру и соотношение числа дней с положительной и отрицательной среднесуточной температурой с декабря по февраль. По ее данным, ширина “зоны спячки” значимо не различалась во всех 7 попарных сравнениях, когда сравнивали зимы разных лет внутри одной категории, но статистически значимо различалась в 19 из 21 сравнениях, когда попарно сравнивали годы из разных категорий. Эти результаты показывают, что особенности зимнего периода отражаются на записи спячки в дентине, а следовательно, имеет смысл искать их и на поверхности резца.

Запись спячки у хомяков

Хомяк Брандта (*Mesocricetus brandti*)

Все исследованные особи были добыты в апреле и, следовательно, перезимовали. Основные приросты, которые мы, по аналогии с другими грызунами, считали суточными, были средней четкости. Ширина таких приростов варьировала, в среднем была 300–400 мкм. На их фоне выделялась группа более четких приростов, ширина которых сначала (от апикального конца) уменьшалась до очень узких, а затем увеличивалась (рис. 5), ИГЭ не отмечено. Сами узкие приросты были более широкими, чем у сусликов, и их, как правило, можно было сосчитать. Картина была сходна с той, что ранее была описана для хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) из Дагестана. Так же как было сделано при исследовании хомяка Радде (табл. 2 в статье по хомяку Радде (Клевезаль и др., 2018)), мы выделили три участка более четких приростов: апикальный участок приростов уменьшающейся ширины, центральный участок узких приростов и базальный участок приростов увеличивающейся ширины (табл. 3). Как видно из таблицы, граница между участками весьма условна и число приростов, их ширина и ее изменение сильно варьируют.

Для хомяка Радде на материале от особей из природной популяции и от одного экземпляра, перезимовавшего с имплантированным термодатчиком в условиях, приближенных к естественным, было показано, что участок на поверхности резца между первым приростом и последним приростом, более четким по сравнению с остальными приростами, можно считать “зоной спячки” (Клевезаль и др., 2018). У хомяков Брандта из Армении мы подсчитали количество суточных приростов, сформированных после последнего четкого, т.е. после “зоны спячки”. У 9 самок оно ва-

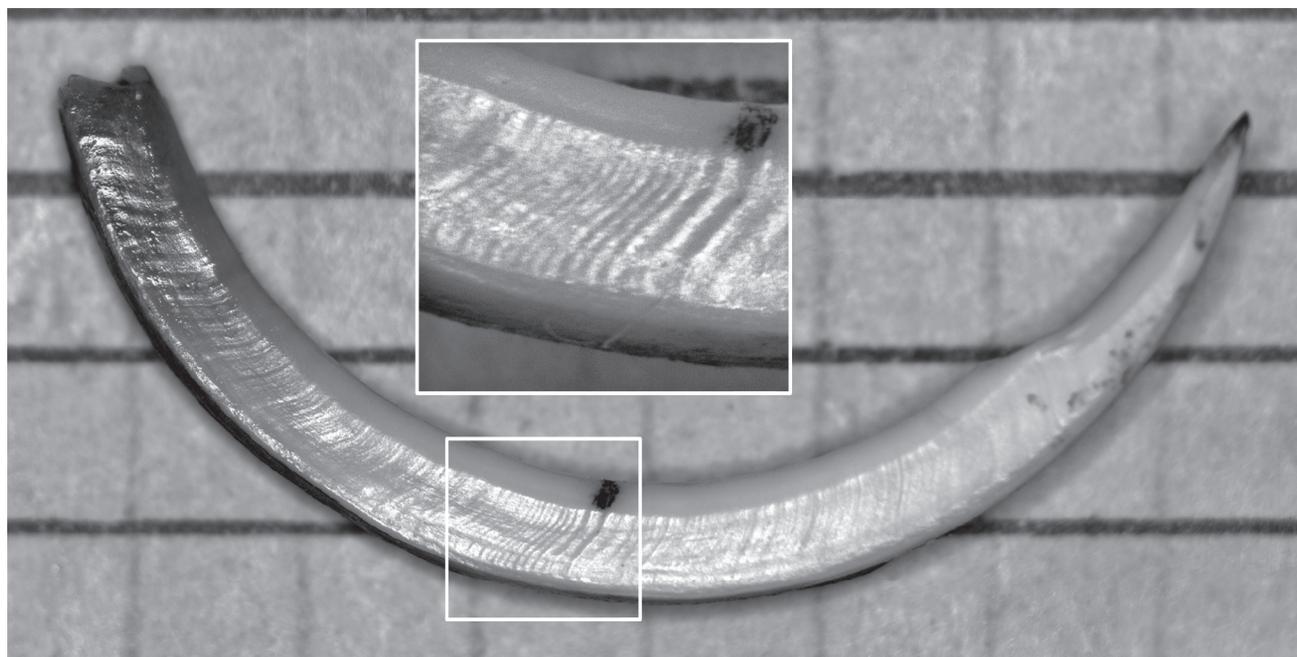


Рис. 5. Нижний резец хомяка Брандта. Общий вид и “зона спячки” (врезка).

рыровало от 5 до 14, у 11 самцов от 21 до 35. Следовательно, хомяки проснулись в марте – начале апреля и самцы просыпались раньше самок. Последнее характерно для многих грызунов, проводящих спячку в индивидуальных норах, и может служить косвенным подтверждением того, что участок более четких приростов у хомяка Брандта является именно записью спячки.

Запись периода спячки у хомяка Брандта в виде серии более узких и четких приростов на фоне

плохо выраженных суточных приростов была подтверждена при исследовании одного экземпляра, зимовавшего с имплантированным термодатчиком в Дагестане в условиях, приближенных к естественным (Zaytseva et al., 2020), а также у хомяков Брандта из лабораторной колонии при индуцированной зимней спячке (Batavia et al., 2013).

Особенности “зоны спячки” у хомяков

Исследованные выборки хомяков рода *Mesocricetus*, хомяка Брандта и хомяка Радде, были взя-

Таблица 3. Характер зоны с относительно узкими и четкими приростами на резцах хомяка Брандта

№, пол	Апикальная часть. Ширина приростов уменьшается		Центральная часть. Узкие приросты		Базальная часть. Ширина приростов увеличивается	
	Число приростов	Ширина одного прироста, мкм	Число приростов	Ширина одного прироста, мкм	Число приростов	Ширина одного прироста, мкм
124 ♀	4	165	≈6	≈75	6 + 3	180 + 220
125 ♀	3 + 4	170 + 90	?	Не более 65	5 + 4	120 + 150
126 ♀	5 + 3	150 + 110	11+?	От 65 до 75	4 + 2	95 + 190
127 ♀	6 + 4	180 + 100	От 7 до 10	От 60 до 90	2 + 2 + 3 + 3	115 + 150 + 110 + 160
134 ♂	9	От 160 до 140	5 или 6	От 45 до 90	8 или 9	180
136 ♂	6	От 170 до 90	4	От 60 до 80	6 или 7	От 115 до 160
137 ♂	5	От 180 до 150	10	От 65 до 75	9	От 90 до 170
141 ♂	10	От 190 до 130	3 или 4	90	8	От 180 до 300
143 ♂	4	От 230 до 120	12 или 13	От 90 до 50	2	135, 278
144 ♂	7	От 210 до 170	12	От 50 до 70	15 + 7	100 + 170

Примечания. Представлены данные только по тем резцам, у которых можно было измерить ширину узких приростов; приросты измерены близ границы с эмалью. Знаком плюс разделены оценки приростов, резко различающихся по ширине.

Таблица 4. Относительная длина “зоны спячки” у 10 экз. сусликов и 10 экз. хомяков

Вид	Длина резца, мм	Ширина всей зоны спячки, мм*	Доля зоны спячки от длины резца
Длиннохвостый суслик	29.5–34.2	1.5–2.35	0.05–0.07
Хомяк Брандта	22.1–25.1	2.08–5.09	0.09–0.21

* Для сусликов – длина ИГЭ, для хомяков – длина участка резца от первого более четкого прироста до последнего более четкого.

ты из горных районов со сходным континентальным климатом, и запись спячки на резцах у них сходна. У представителей этих видов, перезимовавших с вшитым термодатчиком в одинаковых, приближенных к естественным, условиях, количество более узких и четких приростов на поверхности резца соответствовало количеству эпизодов нормотермии за период спячки. Однако у хомяка Радде было соответствие динамики изменения ширины приростов динамике изменения длительности периодов нормотермии (Клевезаль и др., 2018), а у хомяка Брандта такого соответствия обнаружено не было (Zaitseva et al., 2020). От записи спячки у сусликов запись спячки хомяков *Mesocricetus* отличается отсутствием ИГЭ, и определяется “зона спячки” только увеличением четкости приростов при характерном уменьшении их ширины до очень узких. Сами узкие приросты были во многих случаях шире, чем узкие приросты у сусликов. Характерно также то, что у этих хомяков “зона спячки” занимает значительно большую часть резца, чем у сусликов. Это четко видно при сравнении параметров “зоны спячки” у длиннохвостого суслика и хомяка Брандта: у последнего длина “зоны спячки” относительно длины резца почти в два раза больше, чем у суслика (табл. 4). Обращает на себя внимание и значительно большая изменчивость этого параметра у этого хомяка, чем у суслика.

Иная картина была обнаружена у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) из окрестностей г. Симферополя, где климат мягкий. Только у одной из 21 особи (включая двух, перезимовавших в естественных условиях с термодатчиком) была обнаружена запись спячки, напоминающая такую у хомяков Брандта и Радде. Более того, не было обнаружено такой записи спячки и у двух обыкновенных хомяков из того же района, что и исследованные хомяки Радде, перезимовавшие с термодатчиками в сходных, приближенных к естественным, условиях (Клевезаль и др., 2020).

Механизм образования суточных приростов и “зоны спячки” на поверхности резцов

В экспериментальных работах, проведенных на крысах (Ohtsuka et al., 1998; Ohtsuka-Isoya et al., 2001), было показано, что суточные слои в толще дентина являются результатом околосоточных (циркадных) ритмов синтеза коллагена и секре-

торной активности формирующих дентин одонтобластов, и что эти ритмы регулируются супрахиазмидальным ядром мозга. Поскольку суточные приросты на поверхности резца соответствуют суточным слоям в толще дентина по количеству и по степени четкости (Клевезаль, Лобков, 2008; Клевезаль, Ануфриев, 2013а), можно считать природу суточных слоев в толще дентина и суточных приростов на поверхности резца одинаковой. Это подтверждает и экспериментально выявленный суточный ритм роста в длину (прорезания) резца (Michaeli, Weinreb, 1968; Chiba et al., 1976). Остается вопрос, почему этот ритм роста резца фиксируется на поверхности в виде валиков – приростов.

Этот волнообразный профиль суточных приростов поверхности резца отражает изгибы всей стенки резца в его базальной, ближайшей к ростовой зоне, части (Клевезаль, Щепоткин, 2017), и возникает, вероятнее всего, в силу суточных изменений механической нагрузки на зуб. Биомеханический анализ резцов грызунов (Srivastava, 1998) показал, что при функционировании резцов местом приложения механической нагрузки является апикальный конец резца, но дугообразный изгиб резца приводит к тому, что большая часть нагрузки приходится на базальную часть зуба (рис. 6). В этой части и расположена ростовая зона резца, где формируется кольцо дентина, определяющее контур резца. Таким образом, контур резца формируется в самой базальной его части близ ростовой зоны в течение очень короткого периода и далее уже не меняется. В эксперименте на крысах было показано, что увеличение функциональной нагрузки на резец (длительностью 3 недели) привело к изменению формы резца – заметному округлению его поперечного сечения при сохранении объема зубных тканей (Steigman et al., 1989). Можно полагать, что внутрисуточные изменения механической нагрузки также несколько меняют форму резца, в результате чего и возникает волнообразный профиль суточных приростов.

Таким образом, формирование суточных приростов-валиков на поверхности резца определяется двумя основными процессами: суточным (околосуточным) ритмом роста тканей зуба и суточным ритмом механической нагрузки на зуб.

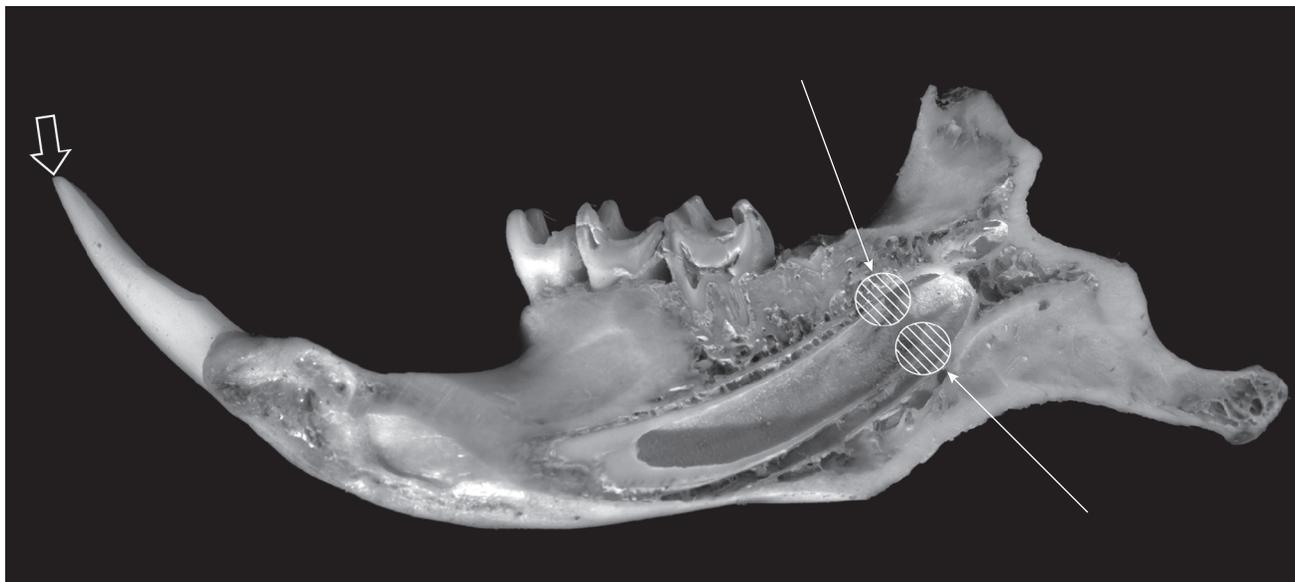


Рис. 6. Продольный разрез нижней челюсти серого сурка вдоль канала резца. Широкая стрелка — место приложения механической нагрузки, тонкие стрелки — область передачи большей части нагрузки в ростовой зоне.

Последний, в свою очередь, определяется суточной активностью грызуна.

Такая точка зрения дает возможность объяснить некоторые особенности суточных приростов у серого сурка, “зона спячки” которого нами изучена детально.

Во-первых, это образование менее четких и менее равномерных приростов, сформированных до “зоны спячки” (апикальнее ее). Выше было прослежено локальное и возрастное изменения длины участка таких приростов (см. табл. 2). Длина участка нечетких приростов у годовиков (которые были сеголетками в период формирования этого участка) была значимо меньше, чем у взрослых особей. Значение этого показателя на территориально близких участках было сходным и значимо отличалось от такового четвертой выборки, территориально удаленной. Это дает основание предположить, что нечеткость приростов, образованных перед спячкой, отражает период менее активного питания перед засыпанием. Этот период у сеголетков, перед первой спячкой, гораздо короче, чем у старших особей (Михайлюта, 1988), поскольку им нужно накопить необходимое для спячки количество жира. Продолжительность периода может различаться и у обитателей разных территорий.

Во-вторых, это формирование очень контрастных приростов у серых сурков после выхода из спячки. Их формирование приходится на раннюю весну, когда, как пишет Стогов (1956), до начала вегетации сурки питаются более жестким кормом: поедают оставшуюся на корню прошлогоднюю траву — ветошь, выкапывают луковицы

эфимероидов и обгрызают дерновинки многолетних злаков и полыней. По-видимому, повышенная механическая нагрузка на резцы и определяет повышенную контрастность приростов.

Существенное изменение механической нагрузки на резец происходит у сурков и сусликов, которые не питаются в течение нескольких месяцев зимней спячки. Поэтому наружные контуры резца в “зоне спячки” у них немного меняются. Поскольку пролиферация и минерализация эмали и дентина в ростовой зоне резца идут не синхронно (Smith, Warshawsky, 1976; Smith, 1998; Simmer et al., 2010), при замедлении и возобновлении роста до и после спячки образуется ИГЭ, а на поверхности эмали часто возникает бугристость. Возможно, определенную роль играют и изменения в шарпеевских волокнах (прикрепляющих зуб к альвеоле), которые отмечены при изменении нагрузки на зуб (Silva, Merzel, 2004).

Таким образом, ИГЭ образуется в связи с изменением нагрузки на зуб в период спячки. Возможно, базальный конец ИГЭ отмечает не выход из спячки как таковой (восстановление нормотермии), а возобновление питания после выхода из спячки. Этому есть несколько косвенных доказательств. Гудвин с соавторами (Goodwin et al., 2005) на резцах особей *S. richadsonii*, для которых была известна продолжительность спячки, не нашли связи продолжительности спячки и длины “зоны спячки” на резце. Об этом же косвенно свидетельствуют контрастные приросты у сурков, часто (но не всегда) начинающиеся не после ИГЭ, а в базальной его части. Об этом же говорят неопубликованные данные А.И. Ануфриева, ко-

торый ввел тетрациклин четырем длиннохвостым сусликам, перезимовавшим в глубокой штольне при температуре, близкой к естественной в природе (Ануфриев, Ядрихинский, 2019), с имплантированными термодатчиками. Судя по данным термографиков, тетрациклин был введен через 2 суток после возобновления нормотермии. Лишь у одного суслика из четырех тетрациклиновая метка была видна базальнее ИГЭ, у остальных — в базальной части ИГЭ, следовательно, окончание формирования ИГЭ пришлось уже на активный период.

Особый вопрос — почему в зоне спячки сурков и сусликов формируются узкие приросты и **можно ли считать, что узкие приросты регистрируют рост в период спячки** (естественно, во время кратковременных пробуждений)? Возможен ли прирост резца, пусть и очень небольшой, при отсутствии питания и, казалось бы, очевидного отсутствия стачивания резца?

Для ответа на эти вопросы необходимо до и после спячки вводить витальные маркеры растущих частей резцов. Трунова и Лобков (1997) провели такое исследование времени формирования зоны спячки не на поверхности резцов (к тому времени суточные приросты и “зона спячки” на поверхности резцов еще не были обнаружены), а в толще дентина резцов у содержащихся в неволе крапчатых сусликов, используя тетрациклин как витальный маркер. На окрашенных гематоксилином срезах резцов у сусликов из природных популяций “зона спячки” видна как группа интенсивно окрашенных контрастных слоев дентина и — как обязательный элемент зоны — группы очень узких слоев, объединенных в светлоокрашенную полосу. Авторы вводили тетрациклин от 1 до 6 раз 13 сусликам, пережившим спячку в условиях неволи, и пришли к заключению, что непосредственно в период спячки формируются контрастные, интенсивно окрашенные слои, а светлоокрашенные узкие слои — в период пробуждения от спячки. При этом исследователи определяли не только скорость аппозиции дентина, но в ряде случаев также и скорость роста в длину (прорезания) резца за период между тетрациклиновыми метками. Из приведенных этими авторами табличных данных видно, что у одной особи, не получавшей корм, в течение 22 суток в конце августа — начале сентября было 5–6 гетеротермных периодов, скорость аппозиции дентина составила 2.5 мкм/сутки и скорость прорезания резца 29.6 мкм/сутки. Это показывало, что резец продолжал прорезаться и при отсутствии корма.

Резцы некоторых особей, использованных в тех экспериментах, сохранились, метки тетрациклином были видны, и мы смогли определить прирост резцов. Один из сусликов получил две инъекции тетрациклином в период спячки. Суслик

в середине сентября погрузился в спячку с периодическими пробуждениями (детали содержания и наблюдения за ходом спячки см. Трунова, Лобков, 1997). В одно из таких пробуждений, 28 сентября он получил инъекцию тетрациклином. Для введения тетрациклином еще раз 3 декабря его разбудили, перенесли в отопляемое светлое помещение, 4 декабря вернули на место зимовки, и спячка возобновилась. За 66 суток спячки с конца сентября до начала декабря нижний резец прорезался на 2 мм, за этот период было зафиксировано два естественных пробуждения. За последующие 44 суток до гибели в середине января резец прирос на 0.5–1 мм, пробуждений зафиксировано не было⁴.

Сказанное выше свидетельствует, что хотя сурки и суслики не питаются в период спячки, их резцы продолжают расти, но в крайне низком темпе. Это вполне соответствует результатам многочисленных исследований характера изменений физиологических и биохимических процессов у млекопитающих в период спячки (обзор см., например, Carey et al., 2003).

Есть существенное возражение против того, что узкие приросты — это рост во время кратковременных пробуждений, когда нет потребления корма и, казалось бы, нет стачивания резцов. Если рост резца не компенсируется стачиванием, то нарушается нормальное функционирование верхних и нижних резцов. Это часто наблюдается в неволе у грызунов, которых содержат на мягком корме, и приводит к нарушению нормального смыкания верхних и нижних резцов. У исследованных нами перезимовавших грызунов никаких внешне морфологических свидетельств нарушения нормального функционирования резцов не наблюдалось. У 10 взрослых (3 года и старше) экземпляров серого сурка с длиной резца 61–74 мм ширина зоны узких приростов варьировала от 1.8 до 3.3 мм, составляя 0.032 до 0.055 длины резца. У 10 взрослых экземпляров длиннохвостого суслика при длине резца 29.5–34.2 мм ширина зоны узких приростов варьировала от 0.550 до 1.190 мм, составляя 0.017 до 0.039 длины резца. Либо такое увеличение длины резца не приводит к существенному нарушению функционирования резцов, либо в период кратковременных пробуждений в период спячки какое-то стачивание имеет место. Косвенным свидетельством последнего являются наблюдения Корзинкиной (1935), что осенью при раскопке зимовочных нор серого сурка из них вынимали 8–9 кг сена, а весной вместо сена находили мелкую перетертую труху. Следовательно, они могли перетирать резцами подстилку во время периодических пробуждений. Данные по другим видам сурков показывают, что

⁴ При визуальном наблюдении за ходом спячки не все пробуждения могли быть отмечены.

хотя сурки и отказываются от пищи в период спячки, даже если она им предложена, атрофии пищеварительного тракта нет, он продолжает функционировать на очень низком уровне (Hume et al., 2002; Florant et al., 2013). Можно предположить, что заглатывание ничтожного количества подстилки во время кратковременных пробуждений не оказывает существенного влияния на пищеварительный тракт.

Открытым остается вопрос, являются ли узкие приросты в “зоне спячки” регистраторами кратковременных пробуждений. Ответ может дать только исследование резцов сурков или сусликов, перезимовавших с вшитым термодатчиком, которым был бы введен витальный маркер до и после спячки. Ринальди (Rinaldi, 1999) пометила тетрациклином резцы двух особей *Marmota flaviventris* вскоре после их выхода из спячки и не нашла соответствия числа узких контрастных приростов числу временных пробуждений за период спячки. Такое соответствие, хотя и приблизительное, было обнаружено у двух особей *Spermophilus parryii*, зимовавших с имплантированным термодатчиком (Клевезаль, Ануфриев, 2013). Однако эти суслики в течение трех лет были лабораторными животными, зимовали в искусственных условиях, и у них были видны некоторые аномалии роста резцов. Поэтому вопрос о том, что регистрируют узкие приросты, по нашему мнению, остается открытым.

Иначе обстоит дело с приростами в “зоне спячки” хомяков. Хомяки известны как запасатели корма. Очень мало данных о зимнем периоде хомяка Брандта в Армении. В норе этого хомяка, раскопанной 1 сентября 1971 г. в том же месте, откуда весной была взята исследованная нами выборка, гнездовая камера и отнорки были забиты зерном, ход закрыт плотной пробкой, а хомяк был найден в отнорке за камерой и был активен. По данным Магомедова и Омарова (1995), хомяк Радде питается во время кратковременных пробуждений в период спячки, но не интенсивно, и за зимний период поедает 4–7% запасов, остальное потребляет весной. Возможно, это же справедливо и для хомяка Брандта в Армении. О том, что эти хомяки питаются в период спячки, свидетельствует и длина их “зоны спячки”. Относительно длины резца она, по меньшей мере, в два раза больше, чем у сусликов (см. табл. 4), т.е. прирост резца в длину очевиден. В записи спячки на резцах хомяков рода *Mesocricetus* нет ИГЭ и, следовательно, у них нагрузка на резец в период спячки меняется существенно меньше, чем у сусликов. Нагрузка меняется в период спячки не столь сильно, как у сурков и сусликов, именно потому, что хомяки могут питаться в периоды пробуждения в течение спячки. Можно полагать, что количество приростов в “зоне спячки” показывает количество таких пробуждений.

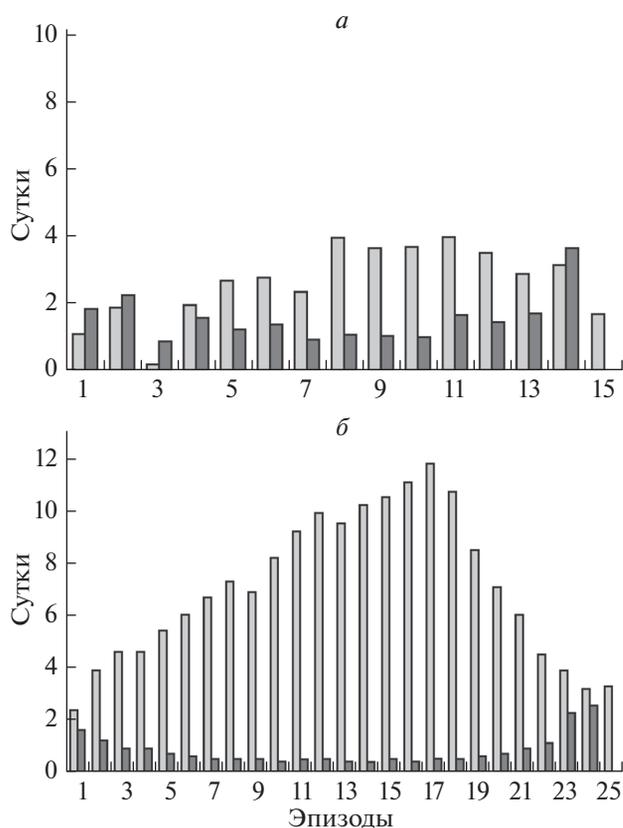


Рис. 7. Длительность эпизодов гипотермии (светлые столбики) и нормотермии (темные столбики) за период спячки у хомяков из Дагестана: обыкновенного хомяка (а) и хомяка Радде (б) (по: Клевезаль и др., 2020).

По-видимому, не только особенности питания хомяков в период спячки определяют характер записи спячки на поверхности резцов. Как было сказано выше, у обыкновенного хомяка регулярная запись спячки на резцах не была обнаружена (Клевезаль и др., 2020). Показательно сравнение динамики температуры тела в зимний период (по данным имплантированных термодатчиков) у самца обыкновенного хомяка и у самца хомяка Радде, зимовавших в одних и тех же условиях, приближенных к естественным, хотя и в разные годы (Клевезаль и др., 2020) (рис. 7). У обыкновенного хомяка продолжительность спячки была существенно меньше, длительность эпизодов нормотермии больше, а эпизодов гипотермии меньше, чем у хомяка Радде. Различалась и глубина гипотермии: до 5°C у обыкновенного хомяка и до 1°C у хомяка Радде. В отличие от хомяка Радде, на поверхности резцов этого обыкновенного хомяка вообще не было узких приростов (Клевезаль и др., 2020). Это дает основание предполагать, что на формирование узких приростов на поверхности резца могут влиять как длительность эпизодов нормотермии, так и длительность и глубина

эпизодов гипотермии, которые и определяют особенности питания хомяков в это время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рост резцов зимоспящих грызунов продолжается и в период спячки. У сурков и сусликов, не питающихся в период спячки, темп роста минимальный, нагрузка на резец до, в период и после спячки сильно меняется, в результате спячки на поверхности резца образуется “зона спячки”. У них “зона спячки” имеет два общих признака – очень узкие, по сравнению с суточными, приросты и ИГЭ – изменение границы эмали и дентина. Межвидовые различия в характере “зоны спячки” могут быть объяснены региональными климатическими условиями. У хомяков, которые могут питаться в период спячки, прирост резца за это время более существенный, нагрузка на резец меняется меньше, ИГЭ нет, и “зона спячки” отмечается только относительно узкими приростами. Межвидовые различия такой записи спячки могут быть существенными, вплоть до отсутствия записи, несмотря на наличие спячки. Эти различия, видимо, связаны не столько с климатом, сколько с характером протекания самой спячки – с продолжительностью эпизодов нормотермии и гипотермии, а также с глубиной последних.

Какую информацию об особенностях протекания спячки можно извлечь при исследовании поверхности резца? Вероятно, можно получить некоторое представление о характере климатических условий в зимний период. Зерванос с соавторами (Zervanos et al., 2010) выявили влияние климатических условий на характер спячки у зимовавших в природе сурков *Marmota monax*, сравнивая данные термодатчиков, имплантированных особям из разных популяций. У сурков и сусликов основным элементом записи спячки на поверхности резца является ИГЭ, степень выраженности которого широко варьирует. На нашем материале выявлена тенденция уменьшения четкости этого параметра с уменьшением сезонной контрастности климата в районе обитания выборки. Это показали сравнения четкости записи спячки на резцах в парах: сурки высокогорья Тянь-Шаня – сурки Камчатки, суслики предгорий Алтая – суслики Причерноморья. Возможно, дальнейшие исследования выявят связь характера “зоны спячки” на поверхности резцов с особенностями зимнего периода. В данное время можно только сказать, что при анализе поверхности резцов перезимовавших сурков и сусликов из районов со слабо контрастным климатом следует ожидать нечетко выраженной “зоны спячки”.

О некоторых особенностях зимнего периода сурков и сусликов может свидетельствовать наличие не одного, а двух ИГЭ на одном резце. Две “зоны спячки” на одном резце были обнаружены

у сурков с западного побережья Камчатки (Клевезаль, Ануфриев, 2013а). Дополнительная (как бы несвоевременная) “зона спячки” была видна на резце одной особи *Spermophilus richardsonii* (Goodwin et al., 2005). Выше было сказано, что две “зоны спячки” были найдены на резце крапчатого суслика, жившего в тот период, когда, по полевым наблюдениям, спячка прерывалась периодом активности. О возможности повторного залегания в спячку серых сурков в природе писал Айзин (1979). Мало данных о характере спячки сурков этой части Камчатки, но можно предположить, что у них изменение погодных условий в зимне-весенний период в тот год нарушило нормальный ход спячки, и это отразилось на поверхности резцов. Таким образом, обнаружение двойных или дополнительных ИГЭ на резце может указывать на возможное возобновление активности в ходе зимней спячки.

Число узких приростов на участке с ИГЭ на резцах сурков и сусликов, к сожалению, нельзя считать показателем количества эпизодов нормотермии в период спячки. Во-первых, потому, что вопрос о том, что регистрируют узкие приросты, остается открытым. Во-вторых, потому, что обычно кроме узких приростов в “зоне спячки” есть участки без видимых приростов, на которых могут быть визуально не фиксируемые приросты.

Иная ситуация имеет место у хомяков. Запись спячки обнаружена у средних хомяков *Mesocricetus* и она существенно отличается от таковой сурков и сусликов. У средних хомяков спячка регистрируется как серия более четких и узких приростов, количество которых, судя по имеющимся данным, соответствует количеству эпизодов нормотермии за период спячки. Можно предположить, что во всех случаях, когда у особей обыкновенного хомяка на резцах видна сходная “зона спячки”, по количеству узких четких приростов на резце можно судить о количестве эпизодов нормотермии у данной особи. Однако отсутствие записи спячки на поверхности резцов обыкновенных хомяков нельзя считать свидетельством активности хомяка в течение всего зимнего периода.

По мере накопления данных исследования поверхности резцов у зимоспящих грызунов, которые зимовали в природе с имплантированными термодатчиками, объем информации наверняка будет увеличен.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко признательны А.И. Ануфриеву за возможность исследовать резцы длиннохвостых сусликов, которые в условиях эксперимента были маркированы тетрациклином после их выхода из спячки, и Б.Б. Бадмаеву за материал по длиннохвостым сусликам Бурятии. Мы благодарны администрации ИПЭЭ РАН за предоставленную возможность работать на

цифровом микроскопе Keyence VHX-1000. Работа выполнена Д.В. Щепоткиным в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН 2020 года № 0108-2019-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айзин Б.М., 1979. Грызуны и зайцеобразные Киргизии. Фрунзе: Изд-во Илим. 200 с.
- Алфимов А.В., Берман Д.И., 2009. Об условиях зимовки берингийского суслика (*Spermophilus parryi*, Sciuridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 88. № 6. С. 731–744.
- Ануфриев А.И., Ядрихинский В.Ф., 2019. Температурная регуляция процессов зимней спячки у длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778 // Научный электронный журнал Принципы экологии. Т. 8. № 3. С. 3–12.
- Бадмаев Б.Б., 2007. Длиннохвостый суслик в условиях западного Прибайкалья. Новосибирск: Наука. 107 с.
- Калабухов Н.И., 1985. Спячка млекопитающих М.: Наука. 260 с.
- Клевезаль Г.А., 2010. Динамика роста резцов и суточные приросты на их поверхности у трех видов мелких грызунов // Зоологический журнал. Т. 89. № 3. С. 360–370.
- Клевезаль Г.А., Ануфриев А.И., 2013. О росте резцов сусликов (род *Spermophilus*) в период зимней спячки // Зоологический журнал. Т. 92. № 4. С. 481–489.
- Клевезаль Г.А., Ануфриев А.И., 2013а. Изменчивость приростов и “зоны спячки” на поверхности резцов сурков (род *Marmota*) // Зоологический журнал. Т. 92. № 11. С. 1333–1348.
- Клевезаль Г.А., Лобков В.А., 2008. Суточные приросты и “зона спячки” на поверхности резцов сусликов рода *Spermophilus* // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 495–1503.
- Клевезаль Г.А., Суховская Л.И., 1995. Дентин резцов грызунов как регистрирующая структура // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 4. С. 932–934.
- Клевезаль Г.А., Щепоткин Д.В., 2012. Скорость роста резцов грызунов и запись полного годового цикла в резцах серого сурка (*Marmota baibacina centralis*) // Зоологический журнал. Т. 91. № 1. С. 111–118.
- Клевезаль Г.А., Щепоткин Д.В., 2017. Суточные приросты на поверхности резцов грызунов. Внутри- и межвидовая изменчивость // Зоологический журнал. Т. 96. № 7. С. 838–849.
- Клевезаль Г.А., Зайцева Е.А., Щепоткин Д.В., Феоктистова Н.Ю., Чунков М.М., Суров А.В., 2020. Есть ли запись зимней спячки на поверхности резцов у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*, Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 99. № 1. С. 104–112.
- Клевезаль Г.А., Ушакова М.В., Чунков М.М., Феоктистова Н.Ю., Суров А.В., 2012. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С. 714–720.
- Клевезаль Г.А., Феоктистова Н.Ю., Щепоткин Д.В., Суров А.В., 2015. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocrietulus* // Зоологический журнал. Т. 94. № 2. С. 259–272.
- Клевезаль Г.А., Чунков М.М., Омаров К.З., Щепоткин Д.В., 2018. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*, Rodentia, Cricetidae) из Дагестана // Зоологический журнал. Т. 97. № 5. С. 591–598.
- Корзинкина Е.М., 1935. Биология и экология сурка и сурочий промысел в Кош-Агачском аймаке (Ойротия) // Экология сурка и сурочий промысел. М.-Л.: Внешторгиздат. С. 30–62.
- Лобков В.А., 1999. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Астропринт. 272 с.
- Магомедов М.-Р., Омаров К.З., 1995. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоологический журнал. Т. 74. № 3. С. 123–133.
- Михайлюта А.А., 1988. Структура популяции серого сурка в высокогорье Тянь-Шаня. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 176 с.
- Селькова Ю.Е., 2003. Дентин резцов зимоспящих грызунов как индикатор климатических факторов // Доклады Академии Наук. Т. 393. № 1. С. 138–141.
- Стогов И.И. 1956. Материалы по питанию серого сурка (*Marmota baibacina* Kastsh.) // Зоологический журнал. Т. 35. Вып. 9. С. 1390–1394.
- Трунова Ю.Е., Клевезаль Г.А., 1999. Межвидовые различия в регистрации зимней спячки дентином резцов грызунов // Зоологический журнал. Т. 78. Вып. 12. С. 1455–1464.
- Трунова Ю.Е., Лобков В.А., 1997. Регистрация особенностей спячки дентином резцов крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Sciuridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 8. С. 940–947.
- Чернявский Ф.Б., 1977. Некоторые экологические особенности арктического длиннохвостого суслика (*Citellus parryi* Rich 1927) на крайнем северо-востоке Сибири // Механизмы зимней спячки млекопитающих. Владивосток. С. 5–17.
- Batavia M., Nguyen G., Zucker I., 2013. The effects of day length, hibernation, and ambient temperature on incisor dentin in the Turkish hamster (*Mesocricetus brandii*) // Journal of Comparative Physiology. P. B. V. 183. P. 557–566.
- Carey H.V., Andrews M.T., Martin S.L., 2003. Mammalian hibernation: Cellular and molecular responses to depressed metabolism and low temperature // Physiological Reviews. V. 83. P. 1153–1181.
- Charge T.D., 2001. Hibernation biology of Richardson's ground squirrels: Hibernaculum systems and energy utilization // Thesis Master of Science Lethbridge, Alberta, Canada. 139 p.
- Chiba M., Tashiro T., Tsuruta M., Eto K., 1976. Acceleration and circadian rhythm of eruption rates in the rat incisor // Archives of Oral Biology. V. 21. P. 269–271.
- Florant G.L., Fenn A.M., Healy J.E., Gregory K. Wilkerson G.K., Handa R.J., 2013. To eat or not to eat: the effect of AICAR on food intake regulation in yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) // The Journal of Experimental Biology. V. 213 P. 2031–2037.
- Goodwin H.T., Michener G.R., Gonzalez D., Rinaldi C.E., 2005. Hibernation is recorded in lower incisors of recent and fossil ground squirrels (*Spermophilus*) // Journal of Mammalogy. V. 86. P. 323–332.
- Goodwin H.T., Ryckman E.M., 2006. Lower incisors of prairie dogs (*Cynomys*) as biorecorders of hibernation and season of death // Journal of Mammalogy. V. 87. P. 1002–1012.

- Hume I.D., Beiglböck C., Ruf T., Frey-Roos F., Bruns U., Arnold W., 2002. Seasonal changes in morphology and function of the gastrointestinal tract of free-living alpine marmots (*Marmota marmota*) // Journal of Comparative Physiology B. V. 172. P. 197–207.
- Klevezal G.A., 1996. Recording structures of mammals. Determination of age and reconstruction of life history. Rotterdam: A.A. Balkema. 274 p.
- Klevezal G.A., Mina M.V., 1990. Daily layers and hibernation marks in incisor dentin of *Sicista pseudonapaea* and some biological remarks // Acta Theriologica. V. 35. P. 345–356.
- Lee T.N., Kohl F., Buck C.L., Barnes B.M., 2015. Hibernation strategies and patterns in sympatric arctic species, the Alaska marmot and the arctic ground squirrel // Journal of Mammalogy. V. 97. P. 135–144.
- Michaeli Y., Weinreb M.M., 1968. Role of attrition in the physiology of the rat incisor. III. Prevention of attrition and occlusal contact in the non articulating incisor // Journal of Dental Research. V. 47. P. 633–640.
- Ohtsuka M., Saekil S., Igarashil K., Shinoda H., 1998. Circadian rhythms in the incorporation and secretion of 3H-proline by odontoblasts in relation to incremental lines in rat dentin // Journal of Dental Research. V. 77. P. 1889–1895.
- Ohtsuka-Isoya M., Hayashi H., Shinoda H., 2001. Effect of suprachiasmatic nucleus lesion on circadian dentin increment in rats // American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 280. P. R1364–R1370.
- Rinaldi C., 1999. A record of hibernation in the incisor teeth of recent and fossil marmots (*Marmota flaviventris*) // Proc. 11th International Symposium on Dental Morphology. Oulu, Finland: Oulu University Press. P. 112–119.
- Silva M.A.J., Merzel J., 2004. Alveolar bone Sharpey fibers of the rat incisor in normal and altered functional conditions examined by scanning electron microscopy // Anatomical Record. Part A. V. 279. P. 792–797.
- Simmer J.P., Papagerakis P., Smith C.E., Fisher D.C., Rountrey A.N. et al., 2010. Regulation of dental enamel shape and hardness // Journal of Dental Research. V. 89. P. 1024–1038.
- Smith C.E., 1998. Cellular and chemical events during enamel maturation // Critical Reviews in Oral Biology and Medicine. V. 9. P. 128–161.
- Smith C.E., Warshawsky H., 1976. Movement of entire cell population during renewal of the rat incisor as shown by radiography after labeling with ³H-thymidine: The concept of a continuously differentiating cross-sectional segment // American Journal of Anatomy. V. 145. P. 225–260.
- Srivastava R., 1998. Biomechanical analyses of rodent incisors: A morphological and microstructural adaptation // Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Histor. Geologie. Heft 38. S. 209–225.
- Steigman S., Michaeli Y., Yitzhaki M., Weinreb M., 1989. A three-dimensional evaluation of the effects of functional occlusal forces on the morphology of dental and periodontal tissues of the rat incisor // Journal of Dental Research. V. 68. P. 1269–1274.
- Zaytseva E.A., Chunkov M.M., Omarov K.Z., 2020. Hibernation records on the incisor surface in the Turkish hamster (*Mesocricetus brandtii*, Rodentia, Cricetidae) // Povolzhskiy Journal of Ecology. V. 1. P. 44–51.
- Zervanos S.M., Maher C.R., Waldvogel J.A., Florant G.L., 2010. Latitudinal differences in the hibernation characteristics of woodchucks (*Marmota monax*) // Physiological and Biochemical Zoology. V. 83. P. 135–141.

HIBERNATION RECORD ON THE INCISOR SURFACE: INTRA- AND INTERSPECIES VARIATIONS

G. A. Klevezal^{1,*}, V. A. Lobkov^{2,**}, D. V. Shchepotkin^{1,***}

¹Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

²Odessa National I.I. Mechnikov University, Odessa, 65058 Ukraine

*e-mail: klevezal@bk.ru

**e-mail: zoomuz2017@gmail.com

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

Intra- and interspecies variations in, and the mechanism of the formation of, a “hibernation zone” on the incisor surface are described in three groups of rodents differing in the mode of hibernation, i.e. marmots, ground squirrels, and hamsters. The growth of their incisors proceeds during hibernation. In marmots and ground squirrels that do not feed during hibernation, mechanical stress on incisors before, during, and after hibernation changes significantly. During hibernation, their incisors show the minimal growth and form a “hibernation zone” on the surface. There are two characters of the “hibernation zone” that are common for marmots and ground squirrels: very narrow increments and changes in the enamel-dentin junction. Interspecies variations in the patterns of “hibernation zone” may be attributed to differences in climate. In hamsters that can feed during hibernation, mechanical stress on the incisors during hibernation changes less significantly, the growth of their incisors is more notable, the enamel-dentin junction on the incisor surface does not change, and the “hibernation zone” can be noted only because the increments are more narrow and distinct than daily ones. Interspecies variations in the record of hibernation in hamsters can be significant, up to absent. Perhaps these differences are related not so much to climate as to the patterns of hibernation.

Keywords: incisor growth, hibernation, *Marmota*, *Spermophilus*, *Mesocricetus*, *Cricetus*

УДК [591.556.2+591.513+591.13]:59.084

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ МОДЕЛИ ДИАДИЧЕСКОГО ОПЕРАНТНОГО ПОВЕДЕНИЯ КРЫС В РАЗЛИЧНЫХ СОЦИАЛЬНЫХ КОНТЕКСТАХ

© 2021 г. Е. П. Муртазина^а, *, И. С. Буянова (Матюлько)^а, **, Ю. А. Гинзбург-Шик^а

^аФГБНУ “НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина”,
Москва, 125315 Россия

*e-mail: e.murtazina@nphys.ru

**e-mail: irinamatulko@gmail.com

Поступила в редакцию 30.03.2020 г.

После доработки 02.10.2020 г.

Принята к публикации 08.10.2020 г.

В современной этологии и нейрофизиологии используются разнообразные методы и подходы к изучению социальных взаимоотношений между животными. В настоящей работе представлены разработанные экспериментальные модели инструментального поведения крыс в парах, в которых животные обучаются конкурировать или кооперировать действия для получения пищевого или питьевого подкреплений, подаваемых автоматически после нажатий на изображения условных сигналов на сенсорном экране. На основе экспериментального комплекса Rat Touch Screen Chamber (Lafayette Instrument, США) были созданы и апробированы 3 модификации программно-аппаратных средств, обеспечивающих презентацию условных сигналов и подачу подкреплений в индивидуальном, конкурентном и кооперативном контекстах с параллельной видеозаписью поведенческих актов. Разработанные экспериментальные модели и алгоритмы анализа данных позволяют дифференцировать типы диадических взаимоотношений, в частности выявлять “паразитизм” или “донорство” крыс при конкуренции и лидерство при кооперации. Предложенные методы базируются на одном и том же оперантном навыке, предварительно приобретенном крысами при индивидуальном обучении, и могут быть использованы для сравнительного анализа влияний зоосоциальных, физиологических и фармакологических факторов на индивидуально-типологические поведенческие особенности групп особей.

Ключевые слова: зоосоциальное поведение, оперантное поведение, инструментальный навык, обучение, конкуренция, клептопаразитизм, кооперация

DOI: 10.31857/S0044513421050093

Изучение поведенческих основ социальных взаимодействий у различных видов животных вызывает все больший интерес в области нейро-социоэтологии. Кооперация и конкуренция — зоосоциальные формы поведения, эффективность которых обеспечивает как индивидуальный, так и популяционный успех у социальных животных. Индивидуальная конкурентная успешность и способность к кооперации определяются различными генетическими, физиологическими и средовыми факторами (Kasper et al., 2017). Конкурентные взаимоотношения между животными, как правило, проявляются через антагонистическое поведение особей в процессе борьбы за ресурсы (Smolla et al., 2015) и при выборе брачных партнеров (Clutton-Brock, 2017; Clutton-Brock, Nuchard, 2013). При установлении внутригрупповой социальной иерархии конкурентные взаимодействия определяются уровнем агрессии и индивидуальными анатомо-физиологическими ха-

рактеристиками особей (Scott, 1966). После формирования устойчивой иерархической структуры группы конкурентные взаимоотношения приобретают новые формы поведенческой реализации (ритуальные и аффилиативные действия, аллогрумминг, игровые взаимодействия) (de Freslon et al., 2020; Freymond et al., 2013), соответствующие установившимся рангам и способствующие снижению агрессии (Lee et al., 2018).

Одним из методов изучения антагонистических отношений животных в диадах и определения уровня агрессии и доминантности является “Стандартный тест оппонентов” (Standard Opponent Test), в котором тестируемое животное, находясь в нейтральной обстановке, взаимодействует с оппонентом — незнакомой особью своего вида. Анализ поведения включает качественную оценку поведенческих актов обнюхивания тела и гениталий, преследования, встряхивания хвостом, а также количества укусов и столкновений

(Al-Maliki, Brain, 1979). Для изучения конкурентных взаимоотношений и социальных рангов крыс широко используется установка “Открытая нора” (Visible Burrow System) (Blanchard et al., 1995), состоящая из нескольких камер, соединенных коридорами. Для определения степени доминантности каждого животного регистрируют время, проведенное вне установки, ранения, количество конфликтов между особями в диадах, а также потерю массы тела. В тесте “Труба” (Tube Test) (Arrant et al., 2016) двух мышей запускают с обеих сторон экспериментальной установки, имеющей форму вытянутой трубы, ширина которой позволяет животному продвигаться только вперед или назад. Поскольку ширины трубы недостаточно для прохождения двух мышей одновременно, одно животное в паре, обладающее более высоким социальным статусом, продвигается вперед, вытесняя соперника с более низким социальным статусом назад.

Шабанов и Лебедев (2007) изучали антагонистическое поведение крыс в малых группах (8–10 особей) в модели конкуренции за доступ к поилке после суточной питьевой депривации. Животных помещали в экспериментальную камеру, в которой на высоте 22 см от пола находилась платформа с поилкой, соединенная наклонной лестницей с полом клетки. Коэффициент конкурентоспособности рассчитывали как соотношение времени питья особи к общему времени эксперимента.

Нами ранее был проведен обзор методов исследования процесса установления рангов доминирования в малых группах животных и описаны разработанные нами экспериментальная модель и методы определения иерархического статуса (ранга) крыс в группах до 9 особей (Матюлько и др., 2020). Модель основана на конкуренции животных за доступ к поилке на фоне исходной питьевой мотивации. Предложен комплексный подход к определению рангов животных в группе, который включает социометрический анализ с учетом всех соотношений побед и поражений особей в диадах в борьбе за доступ к поилке, построение гистограмм распределения количеств и длительностей питьевых актов крыс, а также оценку приоритетности особей в удовлетворении питьевой мотивации во временной динамике экспериментальных сессий.

Одним из видов конкурентных взаимоотношений является внутривидовой клептопаразитизм, при котором некоторые особи в группе насильственно или тайно присваивают чужие кормовые или гнездовые ресурсы, добытые другими животными (Hadjichrysanthou et al., 2018). Клептопаразитизм характерен для насекомых (Coelho et al., 2019), рыб (Shodipo et al., 2019), рептилий (Cooper, Pérez-Mellado, 2003), птиц (Brockmann,

Barnard, 1979) и млекопитающих (Funston et al., 1998). Подобный тип конкурентных взаимодействий описан в модели “добытчик–паразит”, в которой вероятность победы “паразита”, т.е. особи, крадущей добычу другим животным пищу, определяется уровнем энергии, затраченной особью-паразитом для добычи чужой пищи, а также половыми, возрастными и индивидуальными физическими особенностями (Broom et al., 2015; Harten et al., 2018; Phillips et al., 2018).

Для исследования кооперативных форм поведения этологи, как правило, изучают процессы групповой охоты (Gazda et al., 2005; Lührs, Dammhahn, 2010), совместной заботы о потомстве (Kanagaretnam et al., 2009) и защиты от хищников (Garay, 2009). Мотивационное состояние особи оказывает существенное влияние на успешность кооперации. Так, пищевая депривация стимулирует кооперацию и равномерное распределение ресурсов между незнакомыми крысами (Weiss et al., 2017). Длительность пищевой депривации оказывает влияние на эффективность кооперации: животные, находящиеся в условиях пищевой депривации в течение длительного периода времени, кооперируют хуже тех, кто был депривирован на более короткий срок. Другим ключевым фактором, влияющим на эффективность кооперации, является временное дисконтирование, определяемое как предпочтение немедленного подкрепления и характеризующее импульсивность субъекта или уровень самоконтроля, который выражается в способности к ожиданию отсроченного, но более ценного подкрепления (Зайченко и др., 2011; Chia, Dubois, 2017; Stephens, McLinn, Stevens, 2002). Импульсивные животные характеризуются более низкой способностью к кооперации с другими особями из-за неспособности использовать реактивные стратегии взаимодействия (Chia, Dubois, 2017).

Рядом отечественных и зарубежных исследователей разработаны различные модели и методы для изучения кооперации между животными (Гаврилов, Косяков, 2015; Avital et al., 2016; Łopuch, Popik, 2011; Rutte, Taborsky, 2007). В работе Avital с соавторами (2016) проведено исследование кооперативного поведения лабораторных крыс с использованием автоматизированной установки для обучения синхронным перемещениям из стартового отсека экспериментального бокса к противоположному, оснащенному кормушками. Авторам удалось продемонстрировать влияние физических свойств перегородок (темные или прозрачные, сплошные или перфорированные), используемых для затруднения коммуникации между крысами, на способность к кооперации, что подчеркивает решающую роль сенсорных взаимодействий между особями в паре при формировании навыка кооперации. Добавление контекстных подсказок (полос на различных обла-

стях стен отсеков: стартовом, промежуточном или целевом) снижало эффективность кооперации, вероятно, отвлекая внимание животных на дополнительные обстановочные сигналы, в то время как отсутствие препятствий для зрительной коммуникации повышало успешность кооперации. В некоторых исследованиях модели кооперации усложняют использованием перегородок, ограничивающих зрительные, обонятельные или тактильные взаимодействия (Avital et al., 2016), а также применением временных задержек между совместно выполненным действием и получением подкрепления (Viana et al., 2010).

В сериях экспериментальных исследований на крысах Wood с соавторами (2016) использовали классический тест сотрудничества (“Дилемма заключенного”), в котором животные получают различные вознаграждения в зависимости от сотрудничества или отказа от него. Успешное установление взаимного сотрудничества между двумя крысами приводило к получению вознаграждения каждой особью. Если же сотрудничества не происходило, ни одна особь не получала подкрепления. В случае выполнения действия лишь одной крысой, она получала пищевое вознаграждение, а ее партнер не получал ничего. Результаты исследования продемонстрировали установление реципрокных взаимоотношений между крысами и проявление кооперативного поведения в условиях высокой физиологической мотивации, причем поведение особей в паре зависело как от доступности пищевых ресурсов, так и от ответа партнера.

Изучение кооперативного поведения млекопитающих, включая шимпанзе (Bullinger et al., 2014; Duguid et al., 2014), слонов (Plotnik et al., 2011), собак и волков (Marshall-Pescini et al., 2017; Ostojić, Clayton, 2014), дельфинов (Daura-Jorge et al., 2012) и птиц (Massen et al., 2015), проводят с использованием инструментальных моделей обучения получению положительного подкрепления животными в диадах. Традиционно в подобных исследованиях применяют классические модели кооперации, в которых особям необходимо скоординированно тянуть за два конца веревки (лески и т.п.), чтобы получить пищевое подкрепление каждым субъектом взаимодействия, при этом индивидуальные действия не приводят к достижению результата и/или усложняют это достижение. Перечисленные виды животных продемонстрировали способность к такой успешной кооперации. В частности, шимпанзе не только ждали партнера, но и могли выбирать партнеров по критерию их компетентности/опытности (Melis et al., 2006). Также показано, что только азиатские слоны (Plotnik et al., 2011) и попугаи Новой Зеландии (Heaney et al., 2017) могли ожидать действий партнера в течение длительного периода времени (до 45 секунд для слонов и 65 для попугаев).

Вопрос о роли вокализации, а именно ультразвуковой коммуникации при кооперации изучен в работе Гаврилова и Арутюновой (2013). Авторы использовали модель инструментального пищедобывательного поведения, в которой предварительно обученные нажимать на педаль для получения порции пищи крысы должны были научиться координировать свои нажатия для получения подкрепления обеими особями. В работе продемонстрирована способность крыс координировать свое поведение с поведением конспецифика для совместного достижения результатов, а также решающая роль ультразвуковой вокализации как средства коммуникации при кооперации.

Описанные данные демонстрируют актуальность изучения поведенческих и физиологических механизмов конкурентных и кооперативных взаимоотношений животных. Исходя из вышеизложенного, создание новых моделей и методов изучения социальных взаимодействий животных в группах с использованием современных экспериментальных лабораторных комплексов и разработка соответствующих программных средств для наблюдения и последующего количественного анализа поведения является актуальной проблемой социозтологии.

Ранее нами были разработаны и описаны методы определения иерархического статуса крыс в малых группах на основе антагонистических взаимодействий при реализации питьевого поведения и экспериментальная модель выработки кооперативного пищедобывательного инструментального навыка (Матюлько и др., 2020; Matiulko et al., 2018). Однако в предыдущих наших работах и в ранее описанных исследованиях изучение конкурентных и кооперативных взаимодействий основано на разных экспериментальных и натуралистических моделях, что не позволяет сопоставлять показатели эффективности между разными контекстами социальных взаимодействий у одних и тех же животных. В связи с этим цель настоящей работы – разработать экспериментальные модели для сравнительного анализа типологических особенностей социального поведения грызунов в конкурентном и кооперативном контекстах, базирующихся на одной платформе ранее выработанного индивидуального оперантного поведения.

Задачи работы:

- 1) Разработать модель конкурентных диадических взаимодействий крыс на основе ранее выработанного индивидуального оперантного пищедобывательного навыка.
- 2) Разработать модель для изучения способностей животных в парах вырабатывать навык кооперации для получения пищевого подкрепления



Рис. 1. Общий вид установки Rat Touch Screen Chamber. Вид сверху.

за счет синхронизации их инструментальных действий.

Объект исследования

Исследование проводили на самцах крыс линии Wistar ($n = 26$, исходная масса тела на момент начала исследования 190 ± 10 г), которых содержали в домашних боксах в группах по 5–6 особей в стандартных условиях вивария при температуре $20\text{--}22^\circ\text{C}$ и 12-часовом световом режиме (включение света в 8:00, выключение в 22:00). Исследование было выполнено согласно принципам гуманности, изложенным в директиве европейского сообщества (86/609/ЕС), и в соответствии с принципами Базельской декларации и требованиями, указанными в Директиве 2010/63/EU Европейского парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях. Все экспериментальные процедуры были одобрены биоэтическим комитетом НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина.

Экспериментальная установка

Все модели выработки индивидуального инструментального навыка, диадического конкурентного и кооперативного поведения крыс были реализованы с использованием программно-аппаратного комплекса Rat Touch Screen Chamber (Lafayette Instrument, США) с программным обеспечением (ПО) Lafayette Instrument's versatile АВЕТ II и Whisker's Control System. Размер рабо-

чего пространства, внутри которого животные могли активно исследовать территорию, отвечать на условные стимулы и получать подкрепления, составлял $30.5 \times 26 \times 20$ см (рис. 1).

Одна сторона установки была снабжена панелью с двумя отсеками ($4 \times 3 \times 3$ см), в которые автоматически подавались подкрепления: пищевые гранулы (45 мг) или порция воды (0.5 мл). Моменты активации устройств сопровождались выключением светодиодной подсветки в соответствующем отсеке, подача пищи в кормушку – коротким звуком срабатывания мотора, а подача воды в поилку – более длинным звуком работы помпы. Кормушка и поилка были оснащены дверцами (4×3 см) с датчиками, которые срабатывали и передавали входной сигнал в программное обеспечение системы от моментов, когда крыса открывала дверцу и когда дверца закрывалась после того, как животное вынимало голову.

На противоположной стороне бокса располагался сенсорный монитор (размер видимой области $10.25'' \text{ W} \times 7.9'' \text{ H}$), на котором отображались условные сигналы (UC , 15×15 мм): круг (UC_1) на одной и крест (UC_2) на другой половине монитора на высоте 13 см над полом, расстояние между изображениями 16 см. Нажатие крысой на изображение UC_1 активировало подачу гранулы в кормушку, а нажатие на изображение UC_2 включало насос для подачи порции воды в поилку. Видеозапись поведенческих актов крыс внутри интерактивной среды осуществляли с помощью камеры, помещенной над экспериментальной установкой.

Методика индивидуального этапа обучения крыс оперантному навыку

Экспериментальные сессии проводили после суточной депривации животных по пище и воде. В экспериментальной комнате все потенциально отвлекающие стимулы, включая свет и звук, были минимизированы. Обучение включало 20 сеансов (по две сессии в неделю), в течение которых у каждой особи вырабатывался индивидуальный инструментальный навык сочетанного пищевого и питьевого поведения. Длительность первой сессии обучения 1 ч, второй – 40 мин, третьей сессии – 30 мин. Длительность последующих обучающих сессий 20 мин.

Результативность обучения животных оценивали на основе следующих показателей: суммарное количество пищевых и питьевых поведенческих актов; интервалы между нажатиями на УС; латентные периоды (ЛП) между нажатиями на УС и подкреплением, т.е. открытием дверки кормушки или поилки; количество ошибочных актов – выбор места подкрепления, не соответствующего нажатоу УС; межсигнальные поведенческие акты в виде необусловленных открываний дверок кормушки и поилки. Обработку данных производили с использованием ПО АВЕТ II и пакета Microsoft Excel.

Модель конкурентного инструментального поведения крыс в диадах

После суточной пищевой и водной депривации животных (по две особи) на 20 мин помещали в пространство того же экспериментального комплекса, в котором проводилось обучение. Любая из крыс могла получить подкрепление либо после собственного нажатия на УС, либо после оперантного действия другой крысы, более проворной, которая оказалась у кормушки или поилки раньше.

По каждой экспериментальной сессии записывался файл, в котором фиксировались моменты времени всех событий: предъявления УС, нажатия крысами на изображения УС, подачи пищевых гранул и порций воды, открывания и закрывания дверок кормушки и поилки. После просмотра видеозаписей моменты актов нажатия на изображения УС и открывания дверок кормушки и поилки сопоставлялись с номером крысы, которая осуществила то или иное из этих действий. На основе полученных данных были выделены 2 типа конкурентных поведенческих событий: получение подкрепления, “заработанного” каждой крысой самостоятельно после нажатия ею на одно из изображений УС; получение подкрепления, “украденного” крысой после нажатия на изображение УС другой особью в паре.

Для каждой крысы в паре рассчитывали показатели результативности конкурентного инструментального поведения за одну экспериментальную сессию: суммарное количество нажатий на изображения УС; число нажатий, после которых крысе удалось получить подкрепления; количество нажатий на изображения УС, после которых подкрепление было украдено другой крысой. Эти показатели дифференцировали по обоим условным сигналам “Круг” и “Крест”, нажатия на которые приводили к подаче пищи и воды, соответственно. Далее определяли общее количество добытых животным подкреплений (суммарно, отдельно по пище и по воде) и из них рассчитывали число заработанных собственными инструментальными действиями и украденных у другой особи в паре. Процентное соотношение добытых подкреплений к осуществленным нажатиям на изображения УС позволяло определить суммарную конкурентную эффективность крыс, которая складывается из собственной результативности инструментальных актов и способности добыть подкрепление после оперантных действий другого животного. Показатель эффективности конкурентных действий дифференцировали по обоим видам подкреплений: пищевому и питьевому.

В качестве примера в табл. 1 приведены показатели результативности диады крыс за одну экспериментальную сессию. Сравнительный анализ полученных показателей позволяет сделать заключение о том, которое из животных в диаде успешнее при конкурентных взаимодействиях, как по показателям самостоятельного инструментального поведения – способности защитить и получить добытые ресурсы, так и по умению захватить чужие ресурсы. В приведенном примере крыса № 1 демонстрирует большую конкурентную успешность в добыче подкрепления как за счет собственных инструментальных действий, так и за счет кражи подкреплений, поданных после оперантных действий другой особи. Коэффициенты эффективности крысы № 1 в проиллюстрированной паре составили суммарно – 142.5%, по еде – 147,1% и по питью 130.8%, что более чем в два раза превышало эффективность крысы № 2: 67.2, 63.6 и 76.5% соответственно.

Модель кооперативного инструментального поведения крыс в диадах

Для реализации модели кооперации экспериментальный бокс Rat Touch Screen Chamber был разделен металлической сеткой на два равных по площади отсека так, что каждое животное имело доступ к одному из двух изображений условных сигналов и к одной кормушке. Металлическая сетка не препятствовала зрительной, тактильной, обонятельной и слуховой коммуникациям между животными. Выбор пищевого вознаграждения

Таблица 1. Показатели успешности (число подкреплений) конкурентных инструментальных пищедобывательных и питьевых поведенческих действий, произведенных крысами в паре за одну экспериментальную сессию

Подкрепления	Еда		Вода		Суммарно	
	крыса № 1	крыса № 2	крыса № 1	крыса № 2	крыса № 1	крыса № 2
Добыты после собственных нажатий на УС	23	17	11	11	34	28
Добыты после нажатий на УС другой крысой (украдены у оппонента)	27	11	6	2	33	13
Не достались после собственных нажатий на УС (украдены оппонентом)	11	27	2	6	13	33
Всего добыты	50	28	17	13	67	41

Примечание. УС - изображения условных сигналов.

при кооперации основывался на результатах нашего предыдущего исследования (Журавлев и др., 2015), в котором было продемонстрировано преобладание числа пищедобывательных инструментальных актов над числом питьевых при индивидуальном обучении. С помощью программного обеспечения АВЕТ II была создана специальная подпрограмма, которая позволяла подавать пищевые подкрепления в две кормушки только после синхронизации нажатий обеими крысами на изображения УС в пределах заданного периода времени между ними (3 с). Через 10 с после нажатия первой крысой на изображение УС₁ и при отсутствии нажатия второй крысой на изображение УС₂ цикл прекращался. Новый цикл начинался с показа обоих УС.

Внутри каждой экспериментальной сессии выделяли три типа событий: успешная кооперация при согласованных нажатиях на изображения УС обеими крысами в течение заданного периода времени, которые подкреплялись подачей пищевых гранул в обе кормушки; несогласованное поведение при нажатии второй крысой на изображение своего УС с задержкой, т.е. с ЛП, превышающим заданное время; отсутствие ответа, при котором вторая крыса не нажимала на изображение УС в течение 10-секундного интервала после первой.

В каждой экспериментальной сессии длительностью 20 мин регистрировали моменты времени предъявления стимулов на мониторе, нажатий крысами на изображения УС, подачи пищевых гранул и моменты, когда животные открывали и закрывали дверки кормушек. Для каждой особи за одну экспериментальную сессию определяли суммарное число (N₁) и среднюю продолжительность латентных периодов (ЛП₁) нажатий на изображение своего УС первой крысой; число (N₂) и среднюю продолжительность ЛП₂ нажатий на изображение УС, которые осуществлялись по-

сле другой особи; количество событий (N₃), когда крыса не нажимала на изображение УС в отдельном поведенческом цикле. Значения N₂ и ЛП₂ дифференцировали по двум типам событий: первый тип (N_{2,1} и ЛП_{2,1}), когда вторая крыса успевала нажимать на изображение УС после первой особи в пределах заданного периода времени синхронизации; второй тип (N_{2,2} и ЛП_{2,2}), когда вторая крыса не успевала это сделать и нажимала после заданного периода (“запоздалый ответ”). В табл. 2 представлены показатели эффективности кооперации на примере одной пары крыс за одну экспериментальную сессию. Сравнительный анализ описанных показателей по отдельным экспериментальным сессиям кооперации в парах животных позволяет определить, какая из особей лидирует (нажимает на УС первой) или следует – нажимает на изображения УС второй, успевая или запаздывая в осуществлении инструментальных действий.

Апробация разработанной методики показала, что десинхронизация нажатий на изображения УС в дуэте может приводить к длительному неполучению крысами подкреплений, которое, в свою очередь, ведет к последующему угасанию инструментальной деятельности. Для поддержания высокой эффективности реализации выработанного ранее инструментального пищедобывательного навыка и проведения сравнительного анализа показателей индивидуальной и совместной деятельности в протокол исследований между сеансами кооперации включались сессии с реализацией индивидуального оперантного навыка.

Результаты исследований зоосоциальных отношений и поведения животных (Bode Wood, Franks, 2014; Cheney, 2011; Robinson, Barker, 2017; Schuster, 2002) позволяют сделать вывод о наличии у них сложных многосторонних внутригрупповых взаимосвязей (просоциальных, антагонистических и кооперативных), баланс которых играет ключевую роль в организации различных

Таблица 2. Результаты кооперативных инструментальных действий (число поведенческих циклов) двух крыс в одной экспериментальной сессии

Поведенческий цикл		Крыса		Всего
		№ 1	№ 2	
Кооперация	Нажала первой, N _{1,1}	27	19	46 (55.4%)
	Нажала второй, N _{2,1} (ЛП _{2,1})	19 (2.70 с)	27 (1.90 с)	
Запоздалый ответ	Нажала первой, N _{1,2}	15	6	21 (25.3%)
	Нажала второй, N _{2,2} (ЛП _{2,2})	6 (7.23 с)	15 (7.28 с)	
Отсутствие ответа (N ₃)		6	10	16 (19.3%)
Суммарное число предъявлений условных сигналов				83 (100%)

Примечания. N - число нажатий на изображение условного сигнала, ЛП - латентные периоды нажатий.

форм социального поведения и обеспечивает лучшую приспособляемость популяций социальных животных к изменяющимся условиям окружающей среды. Несмотря на то, что натуралистические наблюдения позволяют исследовать сложную совокупность различных форм социальных взаимодействий, а также изучать поведение группы как целого в естественной среде ее обитания, в этих условиях сложнее оценить отдельные индивидуальные поведенческие характеристики особей и “изолированно” изучать интересующую форму поведения (например, кооперацию или конкуренцию). К тому же, преимуществом лабораторных моделей является возможность минимизировать и стандартизировать влияние внешних факторов на поведение животных или же, наоборот, модифицировать среду и оказывать влияние на состояние животных посредством социальных, физиологических, фармакологических и иных воздействий, согласно целям исследования.

Разработанные инструментальные модели кооперации и конкуренции реализованы на базе общего программно-аппаратного комплекса и основаны на одном и том же оперантном навыке в различных социальных контекстах. При этом с учетом сопоставимых показателей (количество поведенческих актов разных типов, ЛП нажатий на УС, открытие дверок кормушек, межсигнальные заглядывания в кормушки и др.) можно осуществлять оценку эффективности реализации этого навыка у особей в различных социальных контекстах. Кроме того, эти модели могут быть использованы для создания более сложных протоколов с комбинированием или чередованием социальных контекстов на одних и тех же группах животных, а также для изучения влияния различных социальных факторов (например, изоляции или соотношения иерархических рангов) на изменение исходных индивидуально-типологических характеристик оперантного поведения осо-

бей, успешность конкуренции и способности к кооперации.

Программно-аппаратный комплекс Rat Touch Screen Chamber позволяет модифицировать экспериментальную среду добавлением контекстных подсказок, перегородок или дополнительных звуковых сигналов, сопровождающих моменты нажатий животными на изображения УС как факторов, привлекающих внимание к действиям партнера. Данный комплекс также оснащен устройствами вывода отметок регистрируемых поведенческих актов, которые, в совокупности с их видеозаписью, могут быть использованы для синхронизации с системами регистрации нейрофизиологических сигналов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При выполнении экспериментальных работ были соблюдены все международные, национальные и институциональные принципы ухода и использования животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаврилов В.В., Арутюнова К.Р., 2013. Формирование индивидуального опыта в модели кооперативного поведения у крыс // Эволюционная и сравнительная психология в России: традиции и перспективы. С. 106–112.
- Гаврилов В.В., Косяков Н.Н., 2015. Brain activity in cooperating rats // Нейронаука для медицины и психологии. Одиннадцатый международный междисциплинарный конгресс. С. 122–123.
- Журавлев Б.В., Муртазина Е.П., Гурковский Б.В., 2015. Временные паттерны смены пищевого и питьевого поведения крыс при самопроизвольном обучении в условиях выбора пусковых сигналов на сенсорном

- мониторе // Нейрокомпьютеры: Разработка, Применение. № 4. С. 33–34.
- Зайченко М.И., Мержанова Г.Х., Ванецян Г.Л., 2011. Различия в поведении импульсивных и самоконтролирующих крыс при исследовании их в тестах открытого поля и светло-темной камеры // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. № 3. С. 340–350.
- Матюлько И.С., Муртазина Е.П., Журавлев Б.В., 2020. Методы определения социальных рангов животных в малых группах // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. Т. 106. № 1. С. 121–132.
- Шабанов П.Д., Лебедев А.А., 2007. Зоосоциальное поведение крыс // Обзоры по клинической фармакологии и лекарственной терапии. Т. 5. № 31. С. 2–77.
- Al-Maliki S., Brain P.F., 1979. Effects of food deprivation on fighting behaviour in standard opponent tests by male and female 'TO' strain albino mice // Animal Behaviour. V. 27. P. 562–566.
- Arrant A.E., Filiano A.J., Warmus B.A., Hall A.M., Roberson E.D., 2016. Progranulin haploinsufficiency causes biphasic social dominance abnormalities in the tube test // Genes, Brain, and Behavior. V. 15. № 6. P. 588–603.
- Avital A., Aga-Mizrachi S., Zubedat S., 2016. Evidence for social cooperation in rodents by automated maze // Scientific Reports. V. 6. № 1. P. 1–8.
- Blanchard D.C., Spencer R.L., Weiss S.M., Blanchard R.J., McEwen B., Sakai R.R., 1995. Visible burrow system as a model of chronic social stress: Behavioral and neuroendocrine correlates // Psychoneuroendocrinology. V. 20. № 2. P. 117–134.
- Bode N.W.F., Wood A.J., Franks D.W., 2014. Group movement and animal social networks // Animal Social Networks. Oxford University Press. P. 73–83.
- Brockmann H.J., Barnard C.J., 1979. Kleptoparasitism in birds // Animal Behaviour. V. 27. P. 487–514.
- Broom M., Johannis M., Rychtář J., 2015. The effect of fight cost structure on fighting behaviour // Journal of Mathematical Biology. V. 71. № 4. P. 979–996.
- Bullinger A.F., Melis A.P., Tomasello M., 2014. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) instrumentally help but do not communicate in a mutualistic cooperative task // Journal of Comparative Psychology. V. 128. № 3. P. 251–260.
- Cheney D.L., 2011. Extent and Limits of Cooperation in Animals // In the Light of Evolution: Volume V: Cooperation and Conflict. National Academies Press (US). Chapter 15.
- Chia C., Dubois F., 2017. Impulsiveness does not prevent cooperation from emerging but reduces its occurrence: An experiment with zebra finches. Scientific Reports, 7(1), 8544.
- Clutton-Brock T., 2017. Reproductive competition and sexual selection // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 372. P. 1729.
- Clutton-Brock T.H., Huchard E., 2013. Social competition and selection in males and females // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 368. P. 1631.
- Coelho J.R., Holliday C.W., Hastings J.M., 2019. Intra- and Interspecific Prey Theft in Cicada Killers (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae) // Journal of Insect Science. V. 19. № 1. P. 13.
- Cooper W., Pérez-Mellado V., 2003. Kleptoparasitism in the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi* // Amphibia-Reptilia. V. 24. № 2. P. 219–224.
- Daura-Jorge F.G., Cantor M., Ingram S.N., Lusseau D., Simões-Lopes P.C., 2012. The structure of a bottlenose dolphin society is coupled to a unique foraging cooperation with artisanal fishermen // Biology Letters. V. 8. № 5. P. 702–705.
- de Freslon I., Peralta J.M., Strappini A.C., Monti G., 2020. Understanding Allogrooming Through a Dynamic Social Network Approach: An Example in a Group of Dairy Cows // Frontiers in Veterinary Science. V. 7. P. 535.
- Duguid S., Wyman E., Bullinger A.F., Herfurth-Majstorovic K., Tomasello M., 2014. Coordination strategies of chimpanzees and human children in a Stag Hunt game // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 281. № 1796. P. 20141973.
- Freymond S.B., Briefer E.F., Niederhäusern R.V., Bachmann I., 2013. Pattern of Social Interactions after Group Integration: A Possibility to Keep Stallions in Group // PLOS ONE. V. 8. № 1. P. e54688.
- Funston P.G., Mills M.G.L., Biggs H.S., Richardson P.R.K., 1998. Hunting by male lions: Ecological influences and socioecological implications // Animal Behaviour. V. 56. № 6. P. 1333–1345.
- Garay J., 2009. Cooperation in defence against a predator // Journal of Theoretical Biology. V. 257. № 1. P. 45–51.
- Gazda S.K., Connor R.C., Edgar R.K., Cox F., 2005. A division of labour with role specialization in group-hunting bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Cedar Key, Florida // Proceedings. Biological Sciences. V. 272. № 1559. P. 135–140.
- Hadjichrysanthou C., Broom M., Rychtář J., 2018. Models of kleptoparasitism on networks: The effect of population structure on food stealing behaviour // Journal of Mathematical Biology. V. 76. № 6. P. 1465–1488.
- Harten L., Matalon Y., Galli N., Navon H., Dor R., Yovel Y., 2018. Persistent producer-scrouter relationships in bats // Science Advances. V. 4. № 2. P. e1603293.
- Heaney M., Gray R.D., Taylor A.H., 2017. Keas Perform Similarly to Chimpanzees and Elephants when Solving Collaborative Tasks // PLOS ONE. V. 12. № 2. P. e0169799.
- Kanagaretnam K., Mestelman S., Nainar S.M.K., Shehata M., 2009. The Impact of Social Value Orientation and Risk Attitudes on Trust and Reciprocity // Journal of Economic Psychology. V. 30. P. 368–380.
- Kasper C., Vierbuchen M., Ernst U., Fischer S., Radersma R. et al., 2017. Genetics and developmental biology of cooperation // Mol. Ecol. V. 26. № 17. P. 4364–4377.
- Lee W., Yang E., Curley J.P., 2018. Foraging dynamics are associated with social status and context in mouse social hierarchies // PeerJ. V. 6. P. e5617.
- Lopuch S., Popik P., 2011. Cooperative behavior of laboratory rats (*Rattus norvegicus*) in an instrumental task // Journal of Comparative Psychology. V. 125. № 2. P. 250–253.

- Lührs M.-L., Dammhahn M., 2010. An unusual case of cooperative hunting in a solitary carnivore // *Journal of Ethology*. V. 28. № 2. P. 379–383.
- Marshall-Pescini S., Schwarz J.F.L., Kostelnik I., Virányi Z., Range F., 2017. Importance of a species' socioecology: Wolves outperform dogs in a conspecific cooperation task // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. V. 114. № 44. P. 11793–11798.
- Matiulko I.S., Murtazina E.P., Zhuravlev B.V., 2018. Models and methods to study cooperation and competition in pairs of rats while exhibiting foraging activity in the interactive rat touch screen chamber // *European Journal of Natural History*. № 3. P. 3–6.
- Massen J.J.M., Ritter C., Bugnyar T., 2015. Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*) // *Scientific Reports*. V. 5. P. 15021.
- Melis A.P., Hare B., Tomasello M., 2006. Chimpanzees recruit the best collaborators // *Science*. V. 311. № 5765. P. 1297–1300.
- Ostojic L., Clayton N.S., 2014. Behavioural coordination of dogs in a cooperative problem-solving task with a conspecific and a human partner // *Animal Cognition*. V. 17. № 2. P. 445–459.
- Phillips J.A., Peacock S.J., Bateman A., Bartlett M., Lewis M.A., Krkošek M., 2018. An asymmetric producer-scrouter game: Body size and the social foraging behavior of coho salmon // *Theoretical Ecology*. V. 11. № 4. P. 417–431.
- Plotnik J.M., Lair R., Suphachoksakun W., de Waal F.B.M., 2011. Elephants know when they need a helping trunk in a cooperative task // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. V. 108. № 12. P. 5116–5121.
- Robinson E.J.H., Barker J.L., 2017. Inter-group cooperation in humans and other animals // *Biology Letters*. V. 13. № 3. P. 20160793.
- Rutte C., Taborsky M., 2007. Generalized Reciprocity in Rats // *PLOS Biology*. V. 5. № 7. P. e196.
- Scott J.P., 1966. Agonistic Behavior of Mice and Rats: A Review // *American Zoologist*. V. 6. № 4. P. 683–701.
- Schuster R., 2002. Cooperative coordination as a social behavior: Experiments with an animal model // *Human Nature*. № 13. P. 47–83.
- Shodipo M.O., Gomez R.D.C., Welicky R.L., Sikkil P.C., 2019. Apparent kleptoparasitism in fish-parasitic gnathiid isopods // *Parasitology Research*. V. 118. № 2. P. 653–655.
- Smolla M., Gilman R.T., Galla T., Shultz S., 2015. Competition for resources can explain patterns of social and individual learning in nature // *Proceedings. Biological Sciences*. V. 282. № 1815.
- Stephens D.W., McLinn C.M., Stevens J.R., 2002. Discounting and Reciprocity in an Iterated Prisoner's Dilemma. *Science* 298, 2216–2218.
- Viana D.S., Gordo I., Sucena É., Moita M.A.P., 2010. Cognitive and Motivational Requirements for the Emergence of Cooperation in a Rat Social Game // *PLOS ONE*. V. 5. № 1. P. e8483.
- Weiss O., Dorfman A., Ram T., Zadicario P., Eilam D., 2017. Rats do not eat alone in public: Food-deprived rats socialize rather than competing for baits // *PLOS ONE*. V. 12. № 3. P. e0173302.
- Wood R.I., Kim J.Y., Li G.R., 2016. Cooperation in rats playing the iterated Prisoner's Dilemma game // *Animal Behaviour*. V. 114. P. 27–35.

EXPERIMENTAL MODELS OF THE DYADIC OPERANT BEHAVIOR OF RATS IN DIFFERENT SOCIAL CONTEXTS

E. P. Murtazina^{1,*}, I. S. Buyanova (Matiulko)^{1,**}, Yu. A. Ginzburg-Shik¹

¹*P.K. Anokhin Institute of Normal Physiology, Moscow, 125315 Russia*

**e-mail: e.murtazina@nphys.ru*

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

To date, a number of methods of and approaches to the study of animal social behavior are used in ethology and neurophysiology. The present study describes experimental models of the operant behavior of rats in dyads, in which the animals have to compete or cooperate to earn food or water reward delivered automatically after pressing the image of a conditioned stimulus presented on a touch-sensitive display. Three hardware-software modifications which enable the presentation of conditioned stimuli and rewards in three social contexts, i.e. individual learning, competition, and cooperation, have been developed and tested using the experimental complex Rat Touch Screen Chamber (Lafayette Instrument, United States). These experimental models and data analysis algorithms make it possible to distinguish between different types of dyadic interactions and to identify certain behavioral patterns, such as parasitism and donorship during competition or leadership during cooperation. All these methods are based on the implementation of the same instrumental skills acquired by animals during individual learning sessions. Therefore they may be used in a comparative analysis of the effects of zoosocial, physiological, and pharmacological factors on typological and individual features of animal groups.

Keywords: zoosocial behavior, operant behavior, instrumental skill, learning, competition, cooperation

УДК 591.524:599.735.3(571.56–191.2)

МАРКИРОВОЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СИБИРСКОЙ КОСУЛИ (*CAPREOLUS PYGARGUS*, *CERVIDAE*) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

© 2021 г. А. В. Аргунов*

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, проспект Ленина, 41,
Якутск, 677007 Россия

*e-mail: argal2@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.04.2020 г.

После доработки 16.06.2020 г.

Принята к публикации 04.08.2020 г.

Рассмотрено маркировочное поведение самцов сибирской косули в Центральной Якутии. Оптическими метками косули являются поврежденные рогами животных деревья и кустарники. Обнаружено 7 пород древесно-кустарниковых растений, используемых косулей в качестве маркировочных объектов. В количественном соотношении лиственные и хвойные породы животных метят одинаково. Излюбленными объектами для мечений являются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и ивы (*Salix* sp.). Максимальная толщина маркировочного дерева по окружности ствола не превышает 21 см, средняя толщина маркировочных объектов составляет 7.0 ± 3.7 см. Маркировочная деятельность вида на древесно-кустарниковой растительности производится путем демонстрации трех типов повреждений: кольцевой обдир по окружности ствола, вертикальный обдир по стволу, заламывание ствола.

Ключевые слова: косуля, самцы, заломы, обдиры, мечение, маркировочная деятельность, деревья, кустарники

DOI: 10.31857/S0044513421050032

Маркировочная деятельность присуща многим видам разных таксономических групп животных и является одним из актуальных направлений поведенческой экологии млекопитающих (Пажетнов, 1979; Гольцман, Крученкова, 1999; Мозговой, Владимирова, 2002; Рожнов, 2004, 2011; Поярков и др., 2011; Никольский, 2003, 2014; Ванисова, Никольский, 2012; Биологическое сигнальное поле млекопитающих, 2013). В настоящее время большинство работ, связанных с маркировочной деятельностью животных, чаще всего рассматриваются в контексте двух основополагающих концепций – биологического сигнального поля (Наумов, 1973) и опосредованной коммуникации (Рожнов, 2011), поскольку главная причина разного рода мечений животными территорий заключается в передаче информации в окружающую среду. Феномен маркировочной деятельности является формой опосредованной коммуникации (Рожнов, 2004, 2011), которая играет заметную роль во внутривидовых коммуникативных процессах у различных видов млекопитающих. Среди крупных млекопитающих этот феномен наиболее полно описан у ряда крупных хищных млекопитающих и копытных. В настоящее время опубликовано немало работ по их маркировочной деятельности (Никольский и др., 1975; Смир-

нов, 1978, 2007; Пажетнов, 1979; Глушков, 1991; Miquelle, 1991; Bowyer et al., 1994; Johansson et al., 1995; Johansson, Liberg, 1996; Данилкин, 1999; Whittle et al., 2000; Carranza, Mateos-Quesada, 2001; Black-Decima, Santana, 2011; Пучковский, 2013; Пучковский и др., 2012; Колчин, Сутырина, 2012; Середкин и др., 2014; Charco et al., 2016; Приходько, 2016; Олейников и др., 2018; Ярыш и др., 2018), и этот список регулярно пополняется новыми исследованиями. Маркировочное поведение косули в этом отношении изучено недостаточно (Johansson et al., 1995; Johansson, Liberg, 1996; Данилкин, 1999, 2014; Carranza, Mateos-Quesada, 2001; Ярыш и др., 2018), а сведения по сибирской косуле по этому вопросу имеются лишь в нескольких публикациях (Смирнов, 1978; Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, 1999, 2014). В Якутии, несмотря на относительную изученность биологических и экологических особенностей вида (Аргунов и др., 2015), его маркировочная деятельность еще не становилась предметом исследований. Изучение этого вопроса могло бы восполнить имеющиеся пробелы в знаниях о поведенческих особенностях центрально-якутской популяции косули, обитающей на периферии видового ареала. В Центральной Якутии популяция вида возникла относительно недавно – в первой

половине 20 столетия (Аргунов, 2013, 2018), и процессы приспособления косули к местным условиям продолжают. Поэтому в долгосрочной перспективе исследования любых аспектов экологии вида актуальны для познания механизмов адаптации и микроэволюции на популяционно-видовом уровне.

Целью данной работы является количественная и качественная характеристика древесно-кустарниковых растений, используемых косулей в качестве маркировочных объектов, а также оценка степени ее воздействия на дендрофлору в результате маркировочной активности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в период с мая по август 2019 г. и дополнен материалами полевых исследований в мае 2020 г. в Центральной Якутии. Полевые работы проводились в разных пунктах: на левобережье (Лено-Вилуйское междуречье) и на правобережье р. Лена (Лено-Амгинское междуречье). Исследования включали все типичные местообитания косули, представленные в таежно-аласном ландшафте (аласы – это безлесные пространства, занятые лугами и озерами, сформировавшиеся в результате таяния вечной мерзлоты; имеют впадины, достигающие в глубину 6–40 м, размеры их колеблются от нескольких сот квадратных метров до нескольких десятков квадратных километров) (Аргунов, Сафронов, 2013; Аргунов и др., 2015). В лесных биотопах маршруты прокладывались вдоль звериных и конских троп, а также проселочных дорог; в открытых и полукрытых биотопах – вдоль опушек аласов и долин ручьев. Общая протяженность маршрутов 61 км. На линии маршрутов маркировочные деревья косули учитывались на определенной полосе (трансекте), ширина которой составляла 20 м (по 10 м слева и справа). На трансектах фиксировали все повреждения деревьев и кустарников, нанесенные косулями в разное время. Измерения параметров поврежденных объектов производились мерной лентой, с точностью до 1 мм. Для описания маркированных деревьев и кустарников использовалась схема, приведенная в книге Смирнова (2007) с некоторыми изменениями. Измерения производились по четырем параметрам: обхват ствола дерева в середине обдира (обдир – это сдирание коры дерева рогами копытного животного); высота нижнего края обдира от земли; высота верхнего края от земли; общая длина повреждения ствола. Также у заломленных рогами животных деревьев и кустарников замеры брались по двум параметрам: обхват и высота ствола на месте заломла. Видовой состав меченых косулей растений определяли до вида, за исключением ив: в местах произрастания разных видов ив нередко встречаются переходные формы, которые затрудняют

идентификацию видовой принадлежности. Также практически невозможно определить видовой состав у некоторых сильно поврежденных и засохших подростов ив. Поэтому все зарегистрированные на маршрутах ивы объединены в одну группу – “ива”. Всего зарегистрировано 7 пород древесно-кустарниковых растений, используемых косулей в качестве маркировочных объектов. Описано 227 экз. маркированных косулями древесно-кустарниковых растений. Средняя плотность населения косули в районе исследований составляла 1.1 и 2.2 особи на 10 км² на правобережье и на левобережье Лены соответственно (Кривошапкин, 2017). Расчеты проведены по общепринятым методикам вариационной статистики (Ивантер, Коросов, 2010) с использованием пакета программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Маркировочная деятельность косули, как и других представителей оленьих, присуща только самцам, которые, повреждая рогами деревья и кустарники, маркируют свои индивидуальные участки ольфакторно-оптическими метками. Эти метки выполняют сигнальную функцию и, указывая соседям на занятость участка, способствуют регулированию социальных взаимоотношений в популяции (Johansson, Liberg, 1996; Данилкин, 1999).

Первые признаки маркировочной деятельности самцов косули появлялись с третьей декады мая, что совпадало с периодом очистки рогов. Мечение деревьев и кустарников самцами продолжается до осени. Оставляемые животными метки на растительности имеют четко выраженный сезонный характер и связаны с началом их территориального поведения (Johansson et al., 1995; Данилкин, 1999).

Породный состав маркировочных объектов. В качестве маркировочных объектов самцы косули использовали 7 пород деревьев и кустарников (табл. 1, 2). В количественном соотношении хвойные и лиственные породы использовались для мечений практически одинаково, с небольшой разницей в пользу хвойных пород. На долю последних приходилось 52.4% всех меченых косулями объектов дендрофлоры. Из них наиболее часто маркировалась сосна обыкновенная, несмотря на ее редкость в составе древостоев в основных местообитаниях косули. В общем составе поврежденных косулями деревьев на долю сосны приходилось 29.5% всех мечений. Кроме сосны, из хвойных пород косули метили лиственницу Каяндера – 16.7% и ель сибирскую – 6.1%. При этом в Центральной Якутии сосна и ель встречаются значительно реже лиственницы, на их долю приходится соответственно всего 6 и 1% лесопокрытой площади региона (Уткин, 1965; Щерба-

Таблица 1. Видовой состав и параметры повреждений древесно-кустарниковых растений сибирской косулей в Центральной Якутии

Вид породы	N	Обхват окружности ствола в середине обдира, см			Высота нижнего края обдира от земли, см			Высота верхнего края обдира от земли, см			Общая длина повреждения ствола, см		
		$X \pm SD$	min	max	$X \pm SD$	min	max	$X \pm SD$	min	max	$X \pm SD$	min	max
Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i>)	65	5.8 ± 4.5	3.0	20.6	25.3 ± 21.0	9.8	98	53.4 ± 38.6	45.5	156.4	26.6 ± 20.5	15.0	88.0
Лиственница Каяндера (<i>Larix cajanderi</i>)	26	6.6 ± 2.4	2.8	10.9	36.1 ± 13.9	6.2	73.8	66.5 ± 13.6	44.2	100	29.8 ± 15.9	10.4	83.6
Ель сибирская (<i>Picea odovata</i>)	14	9.9 ± 3.0	3.4	15.1	35.0 ± 8.9	14.5	52	67.6 ± 6.5	57.0	80.9	32.8 ± 7.0	25.1	53.8
Береза повислая (<i>Betula pendula</i>)	7	7.8 ± 3.2	5	13.4	33.1 ± 10	20.3	51	71.2 ± 11	52.1	86.2	38.8 ± 9.9	24.4	54.3
Ивы (<i>Salix</i>)	57	7.3 ± 2.7	3.0	15.8	35.9 ± 16.8	6.7	77	75.0 ± 20.9	33.7	155.7	39.2 ± 14.8	15.4	80.0
Осина (<i>Populus tremula</i>)	30	8.6 ± 4.3	3.6	21	31 ± 10.8	8	56.4	74 ± 15.2	49.0	99.1	43.5 ± 12.8	22.5	73.6
Ольха кустарниковая (<i>Alnus crispa</i>)	8	5.4 ± 0.9	3.7	6.9	34.1 ± 7.9	22.7	44.0	72.2 ± 7.8	59.0	87.2	38.8 ± 11.9	19.0	59.0
Хвойные породы	105	6.5 ± 4.1	2.8	20.6	29.3 ± 18.8	6.2	98	58.5 ± 31.8	44.2	156.4	28.2 ± 18.2	10.4	88.0
Лиственные породы	102	7.5 ± 3.3	3.0	21	33.8 ± 14.7	6.7	77	73.5 ± 19.3	33.7	155.7	40.0 ± 14.2	15.4	80
Всего	207												

Примечания. N – число деревьев и кустарников, X – среднее, SD – стандартное отклонение, min – минимальный показатель, max – максимальный показатель.

ков, 1975). Поэтому выбор для мечений сосны (довольно редкой породы в насаждениях) и небольшое внимание к лиственнице Каяндера (главной лесообразующей породы в Центральной Якутии) свидетельствуют об избирательности маркировочного поведения косули. В Забайкалье самцы сибирской косули также используют для мечений преимущественно сосну. Здесь на ее долю приходилось 73.5%, а на лиственницу – 4.1% всех поврежденных косулями деревьев (Смирнов, 1978).

В районе исследований лиственница чаще всего метилась косулями в местах ее сплошного произрастания, где в составе древостоев отсутствовали другие виды деревьев. Также животными избирательно метились одиночно стоящие подростки лиственниц, выделяющиеся на фоне ивово-березовых насаждений. Сходным образом косули метили и ель, редко встречающуюся в типичных местообитаниях косули. Такое маркировочное поведение вида наблюдалось при мечении и других пород деревьев, которые каким-то образом выделялись на общем фоне иных насаждений. Подобное явление – мечение отдельно растущих и редких в том или ином биотопе древесных растений –

характерно и для других видов млекопитающих (Рожнов, 2011).

На долю лиственных пород приходилось 47.5% всех меченых косулями объектов дендрофлоры. Из них наиболее часто маркировались ивы, широко распространенные во всех открытых и полукрытых стациях таежно-алаского комплекса. В общем составе поврежденных косулями деревьев на их долю приходилось 25.9% всех мечений. Кроме ив, косули предпочитали маркировать осину – 13.6%, несмотря на ее редкость в местных фитоценозах. В лесах Центральной Якутии распространение этой породы мозаичное, и встречается она только отдельными небольшими насаждениями в составе древостоев. При этом редкая встречаемость осины в фитоценозах способствовала избирательному ее мечению косулями. На линиях маршрутов, если встречались единичные подростки осины, косули метили именно их. В смешанном лесу, где доминировали лиственнично-ивово-березовые ассоциации, косули явно предпочитали осину другим породам. Нередко они маркировали практически все рядом стоящие подростки осины, тогда как при мечении ив подобного маркировочного поведения не наблюдалось. Один самец косули в смешанном лесу по-

Таблица 2. Встречаемость разных типов меток сибирской косули на древесно-кустарниковой растительности

Вид породы	Общее число меток	Кольцевой обдир по окружности ствола		Вертикальный обдир по стволу		Залом	
		<i>n</i>	доля от числа всех меток, %	<i>n</i>	доля от числа всех меток, %	<i>n</i>	доля от числа всех меток, %
Сосна обыкновенная	67	21	31.3	44	65.6	2	2.9
Лиственница Каяндера	38	1	2.6	27	71.0	10	26.3
Ель сибирская	14	1	7.1	13	92.8	—	—
Береза повислая	10	2	20.0	5	50.0	3	30.0
Ивы	59	5	8.4	49	83.0	5	8.4
Осина	31	3	9.6	28	90.3	—	—
Ольха кустарниковая	8	—	—	8	100.0	—	—
Хвойные породы	119	24	20.1	84	70.5	12	10.0
Лиственные породы	108	10	9.2	90	83.3	8	7.4
Все породы	227	34	14.9	174	76.6	20	8.8

метил рогами одновременно 8 рядом стоящих осин.

Среди лиственных пород в наименьшей степени косули метили ольху кустарниковую и березу повислую. На их долю приходилось всего 3.5 и 4.4% всех мечений соответственно. Если малую долю ольхи в составе маркировочных объектов можно объяснить ее редкостью в составе насаждений, то малая доля участия для мечений березы повислой, широко распространенной в местах обитания косули, свидетельствует о второстепенной роли этой породы для использования косулями в маркировочных целях.

Важно заметить, что разные виды оленьих выбирают разные породы деревьев. Например, в отличие от косули, прослеженные нами благородные олени, предпочитали маркировать хвойные деревья (сосну, лиственницу и ель), а лоси — лиственные породы (березу повислую и ивы). В бассейне р. Буотама среди помеченных благородными оленями деревьев сосны составляли 77%, а меньшую часть — лиственницы, ели, ивы и березы (Степанова, Охлопков, 2009). Такое использование разными видами оленьих маркировочных объектов разного породного состава не согласуется с мнением о том, что копытные больше всего отдают предпочтение хвойным породам, выделяющим смолу (Рожнов, 2011). Возможно, предпочтения связаны с составом древостоев в конкретном биотопе, где проявляется маркировочная деятельность копытных.

Характеристика маркировочных деревьев. Максимальный обхват окружности ствола маркируемых косулей деревьев и кустарников не превышал 21 см. Толщина стволов лиственных пород больше, чем хвойных, различия статистически достоверны по критерию Стьюдента ($t = 2.0$,

$df = 205$, $p < 0.05$; табл. 1). Средняя толщина окружности стволов у обеих пород 7.0 ± 3.7 см ($X \pm SD$, $n = 207$). Раны, нанесенные самцами косули, значительно больше у лиственных пород. Различия достигают статистической значимости и по трем другим параметрам (табл. 1): по высоте нижнего края обдира от поверхности земли ($p < 0.05$); по высоте верхнего края обдира и общей длине повреждения ($p < 0.001$). Различия в параметрах отдельных пород, вероятно, могут быть связаны с индивидуальными и возрастными различиями особей, маркировавших тот или иной конкретный объект. Более крупные взрослые самцы рогами наносят маркируемым объектам более существенные раны и способны использовать для мечения более высокие деревья и кустарники.

Кроме описанных выше параметров повреждений древесно-кустарниковых растений, перечисленных в табл. 1, самцы косули оставляют свои метки, заламывая стволы деревьев и кустарников. Из семи пород залом ствола не отмечен у трех видов — ели, осины и ольхи. Из 20 всех зарегистрированных случаев заломов стволов половина всех меток была обнаружена у лиственницы (10 экз.), меньше маркировались ивы (5 экз.), береза повислая (3 экз.) и сосна (2 экз.). Средний обхват заломленных стволов составил 5.2 ± 1.8 см ($X \pm SD$; $n = 20$), высота заломы 70.5 ± 26 см ($X \pm SD$, min 30.0, max 112.5). Среди лиственных пород косули выбирают для заломов более тонкие стволы 4.4 ± 1.0 см ($X \pm SD$, min 3.1, max 5.9; $n = 8$) а у хвойных пород, диапазон толщины меченых стволов шире — 5.7 ± 2.1 см ($X \pm SD$, min 2.3, max 9.6; $n = 12$). Можно предположить, что избирательность при заломе стволов по отношению к толщине и породе дерева у косули зависит от структуры и упругости ствола. Самцы европейской косули в основном маркируют деревца с диаметром

ствола до 2.5 см, а заломы более толстых стволов деревьев встречаются значительно реже (Johansson et al., 1995; Ярыш и др., 2018).

Повторные метки, оставленные косулями на одном и том же дереве, встречаются редко (2.6% от всех помеченных косулями деревьев, $n = 227$). Преобладающее большинство меченых животными деревьев метились единожды. Сходная черта мечений деревьев отмечена и у европейской косули в Швеции, где доля повторно произведенных меток на деревьях составляла 2% от всех помеченных косулями деревьев (Johansson et al., 1995). Склонность метить одни и те же маркировочные объекты у сибирской косули наиболее выражена в районах высокой численности вида. В Забайкалье доля повторных меток косули составляла 32.2%, на Южном Урале – 20.8% всех меченых деревьев (Смирнов, 1978; Соколов, Данилкин, 1981); возможно, маркировочная деятельность косули связана с плотностью населения этого вида. В Центральной Якутии, где плотность населения популяции низкая, самцы косули, вероятно, проявляют иной стереотип маркировочного поведения, предпочитая метить каждый раз новые объекты. Но чаще всего новые метки животных располагались в непосредственной близости или рядом со старыми метками. Т.е. свежие обдиры деревьев и кустарников как бы накладывались на старые, образуя цепочку оптических ориентиров на определенном участке. Как правило, маркировочные объекты располагались в наиболее посещаемых животными участках, выполняющая для реципиентов не только роль пограничных “столбов”, но и распространяя информацию о характере использования определенной территории. Данное явление, как справедливо заметил Никольский (2014), относится к особой форме наследования, названной автором “экологическим наследованием”, при котором популяции, некогда населявшие территорию, передают каждому новому поколению информацию о специфике экологической ниши, успешно “опробованной” множеством поколений. При этом мечение территории самцами косули образует направленный вектор в окружающей среде и, передавая информацию, представляет собой механизм, посредством которого каждое новое поколение наследует информацию об экологической нише вида и реализует ее в пространстве занимаемой популяцией территории (Никольский, 2014).

Типы меток на маркировочных объектах. По характеру наносимых косулей повреждений на древесно-кустарниковую растительность выделяются 3 типа меток: кольцевой обдир по окружности ствола; вертикальный обдир по стволу; заламывание ствола (рис. 1). При кольцевом обдире повреждение ствола дерева происходит по всей его окружности. Маркирующее животное трется ро-

гами о ствол дерева с разных сторон, меняя траекторию движения головы. В итоге косуля сдирает рогами древесину по кругу ствола и полностью или частично оголяет на стволе участок мечения. При вертикальном обдире ствол дерева повреждается только с одной стороны. В этом случае также сдирается древесина и оголяется ствол дерева. При заламах косули заламывают рогами стволы деревьев и кустарников. Как правило, при мечении маркировочного объекта животное оставляет на нем не только оптическую, но и ольфакторную метку, которая попадает на ствол растения от кожных желез головы и шеи животного (Данилкин, 1999, 2014). При этом оптическая метка является основной, так как ольфакторная метка привязывается к ней, дополняя и усиливая информационное составляющее произведенной метки. Оптическая метка является более долгоживущим сигналом в окружающей среде, но без ольфакторной составляющей сигнальная ее значимость, вероятно, резко снижается. На самом деле, обе эти модальности восприятия, являясь источником запахово-зрительной информации, неразрывно связаны между собой и составляют единую матрицу сигнального поля. Однако вклад как оптической, так и ольфакторной метки в информационную среду, вероятно, не одинаковый. Хемокоммуникация, или ольфакторная коммуникация, характерная черта для социального общения многих видов животных (Никольский и др., 1975; Глушков, 1991; Miquelle, 1991; Bowyer et al., 1994; Johansson et al., 1995; Johansson, Liberg, 1996; Данилкин, 1999; Whittle et al., 2000; Carranza, Mateos-Quesada, 2001; Black-Decima, Santana, 2011; Смирнов, 2007; Пучковский, 2013; Колчин, Сутырина, 2012; Середкин и др., 2014; Charco, 2016). В эксперименте феномен хемокоммуникации наиболее хорошо изучен только у ряда мелких хищных млекопитающих и грызунов (Gosling, McKay, 1990; Рожнов, 2011). Для оленей данный тип коммуникации изучен крайне слабо (Black-Decima, Santana, 2011). Предполагается, что химические вещества, содержащиеся в запаховой метке маркирующего животного, могут передавать информацию не только о репродуктивном состоянии особи, но и о его социальном статусе (Miquelle, 1991; Bowyer et al., 1994).

Демонстрация маркировочного поведения косули на разных видах древесно-кустарниковой растительности имеет некоторые различия, которые выражаются в частоте встречаемости определенного типа меток на маркировочных объектах (табл. 2). Среди хвойных пород кольцевой обдир косули чаще всего используют при мечении сосны, а на лиственных породах – при мечении березы повислой. Хвойные маркировались косулями данным типом метки чаще, чем лиственные породы.



Рис. 1. Типы меток самцов сибирской косули на древесно-кустарниковой растительности: *a* — кольцевой обдир на иве, *b* — вертикальный обдир на осине, *c* — заломленный ствол лиственницы.

Наиболее распространенным и характерным для всех пород деревьев и кустарников типом метки является вертикальный обдир по стволу.

Он встречается на всех маркированных объектах, но лиственные породы маркировались чаще, чем хвойные.

Залом ствола косулей, как уже указывалось выше, обнаружен при мечении четырех пород древесно-кустарниковой растительности (сосны, лиственницы, березы и ивы) и не выявлен у трех пород (ели, осины и ольхи). Не исключено, что отсутствие заломов на этих породах может быть связано их редкой встречаемостью в насаждениях, или же некоторой избирательностью косули при мечении определенных пород данным типом метки.

На общей линии маршрутов обнаружены 74 свежие и 153 старые метки, оставленные самцами косули на древесно-кустарниковой растительности. Частота встречаемости меток на маршрутах зависела не только от плотности населения животных на каждом конкретном участке, но и от особенностей ландшафта и состава древостоев. В среднем косули метили 3.7 деревьев на 1 км маршрута. Минимальное количество меток зарегистрировано в сплошных лесных массивах с большим участием однотипных зрелых насаждений. Например, в надпойменной террасе Лены в сосновых и сосново-лиственничных лесах, где плотность косули была наиболее высока (11 экз. на 10 км² только по визуальным наблюдениям), число мечений деревьев составляло 0.6–3.8 меток на 1 км. Наибольшее число меток звери оставляли в смешанных лесах с широким распространением открытых и полуоткрытых биотопов. На таких участках число меченых косулей деревьев колебалось от 1.7 до 19.6 меток на 1 км.

В других частях ареала вида частота встреч помеченных животными деревьев на единице площади значительно превышает частоту встреч в Центральной Якутии. В Забайкалье по данным Смирнова (1978), где плотность животных в угодьях равнялась 20 экз. на 10 км², косули метили одно дерево на каждые 100 м². На Южном Урале на 1 га площади в среднем приходилось 93.6 меток косулями деревьев (Соколов, Данилкин, 1981).

В результате маркировочной деятельности косули из 227 экз. меченых объектов засохли 29 экз. деревьев и кустарников (12.7%), т.е. на 1 км маршрута погибло 0.4 экз. растения. Кроме того, на этом отрезке лесного маршрута (61 км) 6 деревьев (2.6%) находились в процессе засыхания вследствие мечения косули. В южных и западных районах ареала вида в зависимости от популяционной плотности косули погибает от 16 до 44% меченых ими деревьев (Смирнов, 1978; Соколов, Данилкин, 1981).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В биоценозах Центральной Якутии самцы сибирской косули метят рогами практически стволы всех пород древесно-кустарниковой растительности, если толщина этих стволов достаточ-

ная для осуществления этих манипуляций. Тем не менее в качестве маркировочных объектов косули используют 7 пород деревьев и кустарников, из которых 3 породы принадлежат хвойным и представляют всех хвойных деревьев в данном регионе. Видовой состав лиственных пород более разнообразен, за счет разных видов ив. Однако, несмотря на значительное превосходство в видовом разнообразии над хвойными, лиственные породы метятся косулями чуть меньше. Среди хвойных наибольшее значение для мечений имеет сосна, а среди лиственных – ивы. Это свидетельствует об избирательности маркировочного поведения косули. Выбор косулей сосны – редкой породы в фитоценозах Центральной Якутии, как одной из основных объектов для мечений, – возможно, связан с историческим прошлым вида. В генетической памяти у относительно “молодой” популяции, происшедшей из южных районов Сибири и сформировавшемся в данном регионе в середине прошлого века (Аргунов, 2013), могла сохраниться информация о “постоянных” или предпочитаемых маркировочных объектах, которую популяция успешно реализует в новых природных условиях. Заметим, что на юге ареала у забайкальских косуль сосна имеет широкое распространение и является основным маркировочным объектом (Смирнов, 1978). В результате маркировочной деятельности самцы косули повреждают разные по толщине деревья и кустарники, которые составляют в среднем 7.0 ± 3.7 см по окружности ствола, максимально – 21 см. Раны на поверхности стволов растений, наносимые рогами животных, более значительные у лиственных пород. Выявлены три типа повреждений, из которых наиболее распространен вертикальный обдир по стволу. В результате маркировочной активности самцы косули повреждают рогами в среднем 3.7 дерева на 1 км маршрута. При низкой плотности населения вида в регионе роль косули в сукцессиях древесно-кустарниковой растительности незначительный.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке базового проекта: VI.51.1.11. Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение (рег. номер АААА-А17-117020110058-4) и Государственного задания ИБПК СО РАН по проекту V.54.1.2. “Выявление причинно-следственных основ динамики почвенного покрова, растительного и животного мира криолитозоны на территории распространения легких пород в Центральной Якутии для разработки фундаментальных основ их охраны в условиях возрастающего антропо-

генного пресса и глобальных изменений” (0376-2019-0006); рег. номер АААА-А19-119040990002-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аргунов А.В., 2013. Формирование ареала и современное распространение сибирской косули (*Capreolus pygargus*, *Cervidae*) в Якутии // Зоологический журнал. Т. 92. № 3. С. 346–352.
- Аргунов А.В., 2018. Чужеродные виды териофауны Якутии // Российский журнал биологических инвазий. Т. 11. № 3. С. 20–38.
- Аргунов А.В., Кривошапкин А.А., Боескоров Г.Г., 2015. Косуля Центральной Якутии. Новосибирск: Издательство СО РАН. 123 с.
- Аргунов А.В., Сафронов В.М., 2013. Демографическая структура популяции сибирской косули (*Capreolus pygargus*, Pal.) в Центральной Якутии // Экология. № 5. С. 361–367. [Argunov A.V., Safronov V.M., 2013. Demographic Structure of Siberian Roe Deer (*Capreolus pygargus* Pall.) Population in Central Yakutia // Russian Journal of Ecology. V. 44. № 5. С. 402–407].
- Биологическое сигнальное поле млекопитающих, 2013. Коллективная монография. Под редакцией А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Товарищество научных изданий КМК. 323 с.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А., 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журнал общей биологии. Т. 73. № 6. С. 403–417.
- Глушков В.М., 1991. Гон лосей и охота на вабу. (Биологические основы организации, техники и технологии добычи лосей-самцов во время гона): Методические рекомендации. Киров. 86 с.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой съезд Териологического общества. Тез. докл. (Москва, 1–16 апреля 1999 г.). М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Данилкин А.А., 1999. Олени (*Cervidae*). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: Геос. 552 с.
- Данилкин А.А., 2014. Косули (биологические основы управления ресурсами). М.: Товарищество научных изданий КМК. 337 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В., 2010. Элементарная биометрия // Учеб. пособие. Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 104 с.
- Колчин С.А., Сутырина С.В., 2012. Сигнальные деревья и опосредованная коммуникация медведей (*Ursus arctos*, *Ursus thibetanus*) и тигра (*Panthera tigris*) на Сихотэ-Алине // Вестник охотоведения. Т. 9. № 1. С. 5–16.
- Кривошапкин А.А., 2017. Материалы по динамике численности сибирской косули (*Capreolus pygargus* L.) в Центральной Якутии // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. № 5 (61). С. 17–25.
- Мозговой Д.П., Владимирова Э.Д., 2002. Сигнальные поля и поведение животных в сигнально-информационной среде // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 4. № 2. С. 207–2015.
- Наумов Н.П., 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журнал общей биологии. Т. 34. № 6. С. 808–817.
- Никольский А.А., 2003. Экологические аспекты биологического сигнального поля млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 82. № 4. С. 443–449.
- Никольский А.А., 2014. Экологическое наследование в биологическом сигнальном поле млекопитающих // Экология. № 1. С. 70–73. [Nikolskii A.A., 2014. Ecological inheritance in the biological signal field of mammals // Russian Journal of Ecology. V. 45. № 1. P. 76–79.]
- Никольский А.А., Новикова О.Б., Наумов Н.П., 1975. Пространственно-временная характеристика биологического сигнального поля (на примере рева бухарского оленя (*Cervus elaphus bactrianus* Lydekker) // Экология. № 1. С. 100–102.
- Олейников А.Ю., Антонов А.Л., Колчин С.А., 2018. Маркировочные деревья кабана (*Sus scrofa*) на Сихотэ-Алине // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 123. № 1. С. 15–22.
- Пажетнов В.С., 1979. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos*) // Зоологический журнал. Т. 58. Вып. 10. С. 1536–1542.
- Поляков А.Д., Кукин А.Н., Карнаухов А.С., Кораблев М.П., Александров Д.Ю., Чистополова М.Д., Эрнандес-Бланко Х.А., Рожнов В.В., 2011. Маркировочная активность ирбиса на хребте Цаган-Шибету в Юго-Западной Тыве // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 382.
- Приходько В.И., 2016. Разделение видов по критерию территориальности в сообществах парнокопытных: гипотеза ольфакторного исключения // Журнал общей биологии. Т. 77. № 1. С. 3–15.
- Пучковский С.В., 2013. Групповая и региональная специфика медвежьих деревьев // Сибирский экологический журнал. Т. 20. № 1. С. 135–144.
- Пучковский С.В., Буйновская М.С., Воронцовская Д.К., Неустроев Г.В., 2012. К изучению избирательности маркировочного поведения бурого медведя по диаметру деревьев // Сибирский экологический журнал. Т. 19. № 1. С. 141–147.
- Рожнов В.В., 2004. Опосредованная коммуникация млекопитающих: о смене парадигмы и новом концептуальном подходе в исследовании маркировочного поведения // Зоологический журнал. Т. 83. № 2. С. 132–158.
- Рожнов В.В., 2011. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 288 с.
- Середкин И.В., Костыря А.В., Гудрич Д.М., 2014. Маркировочная деятельность бурого медведя (*Ursus arctos*) на Сихотэ-Алине // Зоологический журнал. Т. 93. № 5. С. 694–702.
- Смирнов М.Н., 1978. Косуля в Западном Забайкалье. Новосибирск: Наука. 189 с.
- Смирнов М.Н., 2007. Благодородный олень в Южной Сибири: монография. Ч. 2. Красноярск: Сибирский федеральный ун-т; Ин-т естественных и гуманитарных наук. 260 с.

- Соколов В.Е., Данилкин А.А., 1981. Сибирская косуля. Экологические аспекты поведения. М.: Наука. 143 с.
- Степанова В.В., Охлопков И.М., 2009. Экология благородного оленя Якутии. Новосибирск: Наука. 136 с.
- Уткин А.И., 1965. Леса Центральной Якутии. М.: Наука. 206 с.
- Щербаков И.П., 1975. Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, Сиб. отделение. 344 с.
- Ярыш В.Л., Иванов С.П., Антонец Н.В., 2018. Влияние косули европейской на лесовозобновление в насаждениях Карадагского природного заповедника // Экосистемы. V. 16 (46). P. 116–129.
- Bowyer R.T., Ballenberghe V.V., Rock K.R., 1994. Scent marking by Alaskan moose: characteristics and spatial distribution of rubbed trees // Canadian Journal of Zoology. V. 72. P. 2186–2192.
- Black-Decima P., Santana M., 2011. Olfactory communication and counter-marking in brown brocket deer *Mazama gouazoubira* // Acta Theriologica. V. 56. P. 179–187.
- Carranza J., Mateos-Quesada P., 2001. Habitat modification when scent marking: shrub clearance by roe deer bucks // Oecologia. V. 126. P. 231–238.
- Charco J., Perea R., Gil L., Nanos N., 2016. Impact of deer rubbing on pine forests: implications for conservation and management of *Pinus pinaster* populations // European Journal of Forest Research. V. 135. P. 719–729.
- Gosling L.M., McKay H.V., 1990. Competitor assessment by scent matching: an experimental test // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 26. P. 415–420.
- Johansson A., Liberg O., Wahlstrom K., 1995. Temporal and Physical Characteristics of Scraping and Rubbing in Roe deer // Journal of Mammology. V. 76. P. 123–129.
- Johansson A., Liberg O., 1996. Functional aspects of marking behavior by male roe deer (*Capreolus capreolus*) // Journal of Mammology. V. 77. P. 558–567.
- Miquelle D.G., 1991. Are moose mice? The function of scent urination in moose // The American Naturalist. V. 138. P. 460–477.
- Whittle C.L., Bowyer R.T., Clausen T.P., Duffy L.K., 2000. Putative pheromones in urine of rutting male moose (*Alces alces*): evolution of honest advertisement? // Journal of Chemical Ecology. V. 26. P. 2747–2762.

SIBERIAN ROE DEER (*CAPREOLUS PYGARGUS*, CERVIDAE) MARKING ACTIVITIES IN CENTRAL YAKUTIA

A. V. Argunov*

Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677007 Russia
*e-mail: argal2@yandex.ru

The marking behavior of Siberian Roe deer males in central Yakutia, Siberia is considered in the context of a biological signal field. The optical elements of the Roe deer signal field are trees and shrubs damaged by their horns. Seven species of tree and shrub plants used by Roe deers as marking objects have been found: pine, larch, fir, birch, willow, aspen, and alder. Among them, representatives of conifers predominate. The maximum thickness of a marking tree across the trunk circumference does not exceed 21 cm, the thickness of marking objects averaging 7.0 ± 3.7 cm. The marking activity of the species rendered on wood and shrub vegetation is performed by demonstrating three damage types: circular stripping across the trunk circumference; vertical stripping along the trunk, and twisting the trunk.

Keywords: Roe deer, males, creases, skinning, tagging, marking activities, trees, shrubs

УДК 569.722+57.072+574.2+574.9

К ВОПРОСУ О ВРЕМЕНИ И СРЕДЕ ОБИТАНИЯ *STEPHANORHINUS KIRCHBERGENSIS* JÄGER 1839 (MAMMALIA, RHINOCERATIDAE) НА АЛТАЕ И СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2021 г. И. В. Кириллова^{a, *}, А. О. Вершинина^{b, **}, Э. П. Зазовская^{a, ***},
О. Г. Занина^{c, ****}, С. Катлер^{b, d, *****}, П. А. Косинцев^{e, *****}, Е. Г. Лаптева^{e, *****},
О. Ф. Чернова^{f, *****}, Б. Шапиро^{b, d, *****}

^aИнститут географии РАН, Старомонетный переулок, 29,
Москва, 119017 Россия

^bФакультет Экологии и Эволюционной Биологии, Университет Калифорнии Санта Круз,
Калифорния, 95064 США

^cИнститут физико-химических и биологических проблем РАН,
Институтская ул., 2, Пушкино, Московская область, 142290 Россия

^dМедицинский Институт Ховарда Хью, Университет Калифорнии Санта Круз,
Калифорния, 95064 США

^eИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^fИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

*e-mail: ikirillova@yandex.ru

**e-mail: avershin@ucsc.edu

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

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

*****e-mail: scutler@ucsc.edu

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

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

*****e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

*****e-mail: bashapir@ucsc.edu

Поступила в редакцию 20.02.2020 г.

После доработки 18.03.2020 г.

Принята к публикации 20.09.2020 г.

Остатки хорошо изученного в Западной Европе вымершего носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839)) на территории России редки. Однако, благодаря работам ряда исследователей, география находок и реконструированный ареал вида значительно расширены. Временем оптимального существования носорога Мерка в Якутии сейчас признается средний плейстоцен; наиболее поздние находки, датируемые началом позднего плейстоцена, известны с юго-востока Западной Сибири. Мы приводим новые данные. Две впервые сделанные радиоуглеродные датировки по корню зуба и костной ткани ранее не изученной нижней челюсти носорога Мерка с Алтая (AltR) совпадают на значении около 40 тыс. лет, что соответствует каргинскому времени (МИС 3), и являются самыми молодыми для вида на территории России. Спорово-пыльцевой спектр из грунта, заполнявшего канал кости, характеризует растительные сообщества открытых ландшафтов с лесными участками на плакоре или в пойме и отражает либо локальные особенности среды, либо сообщества холдного этапа внутри каргинского интерстадиала. Время жизни носорога Мерка с реки Чондон (ChR), череп которого найден на крайнем северо-востоке Якутии, предыдущие исследователи определяли в двух предполагаемых неперекрывающихся диапазонах: 45–70 тыс. лет и начало среднего плейстоцена. По нашему мнению, он мог обитать во время последнего – казанцевского – межледниковья (МИС 5e) и позже. Обе находки, AltR и ChR, расширяют временной диапазон существования вида. Генетический анализ подтверждает идентификацию AltR по морфологии. Филогения ныне существующих и вымерших носорогов определяет носорога Мерка сестринским видом шерстистому носорогу.

Ключевые слова: носорог Мерка, возраст, среда, Алтай, северо-восток России, древняя ДНК

DOI: 10.31857/S0044513421050068

Носорог Мерка (“тандемный” носорог *Dicerorhinus merckii*, в современной систематике *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839)) – вымерший представитель одного из трех родов крупных плейстоценовых носорогов (*Coelodonta*, *Elasmotherium*, *Stephanorhinus*), остатки которого редки на территории современной России. В Западной Европе приуроченность их к межледниковым отложениям определила его как межледникового, или “лесного”, носорога (Алексеева, 1977; Burkanova et al., 2020). Длительное время специальные публикации по этому виду опирались преимущественно на западноевропейские материалы. Несмотря на довольно большое количество находок почти полный скелет впервые был обнаружен только в 2016 г. на территории Польши (Kotowski et al., 2017).

Первая находка в России известна с территории Иркутской области (Черский, 1874). Позже остатки описаны из местонахождений Русской равнины в составе хазарского фаунистического комплекса (Громова, 1932; Беляева, 1939). С начала 21 века интерес к носорогу Мерка возобновился. Опубликована серия статей, включающих ревизию и описание новых находок на территории России (Billia, 2007, 2008, 2008a, 2010, 2014; Shpansky, Billia, 2012; Шпанский, 2016).

Реконструированный ареал этого носорога, прежде охватывавший большую часть Европы и значительную часть Азии, за исключением ее южной и северной территорий (Billia, Zervanova, 2015), значительно расширен к северу в связи с находкой на реке Чондон, северная Якутия (Kirillova et al., 2016), в Приморье (Kosintsev et al., 2020) и ревизией более ранних находок (Шпанский, Боесков, 2018). Самое позднее время его существования на территории России определено для Якутии средним плейстоценом (Шпанский, 2017), а для юго-востока Западной Сибири – началом позднего плейстоцена МИС 5 (Шпанский, 2017; Шпанский, Боесков, 2018).

На территории России находки носорога Мерка *in situ* единичны; соотнесение подъемных образцов с геологическими слоями при запредельном 14С возрасте, как в случае чондонского носорога, затруднительно.

На юге Сибири остатки носорога Мерка происходят с р. Чумыш, Алтайский край (Васильев и др., 2014, 2015; Шпанский, 2016) из позднеплейстоценовых отложений, широко представленных на этой территории.

Цель данной работы – уточнить пространственно-временные границы и условия существования этого экзотического носорога по двум находкам из удаленных друг от друга регионов России: р. Чумыш на Алтае и р. Чондон на Северо-Востоке России (рис. 1).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

1) Череп взрослой особи носорога Мерка с р. Чондон в северной Якутии, образец F–4160, далее – чондонский носорог (ChR), описан ранее (Kirillova et al., 2016, 2017).

2) Нижняя челюсть взрослой особи носорога Мерка (рис. 2), образец F–887, далее – алтайский носорог (AltR). Найдена в 2005 г. на бечевнике р. Чумыш около села Победа Целинного р-на Алтайского края. Сохранность хорошая; отсутствуют резцовая часть и диастема; заметна окатанность. Внутренний канал кости содержал грунт (желтый среднезернистый песок с пылеватой составляющей), из которого выделены споры и пыльца.

Оба образца хранятся в Национальном альянсе Шидловского “Ледниковый период”.

Морфометрия. Промеры нижней челюсти и зубов сделаны в соответствии с общепринятыми методиками (van der Made, 2010; von den Driesch, 1976) электронным штангенциркулем с точностью до 1 мм. Обозначения щечных зубов (премоляры и моляры): Р и М – верхние, р и m – нижние.

Микроповреждения эмали. Исследование проведено при помощи оборудования Центра коллективного пользования (ЦКП) “Инструментальные методы в экологии” при ИЭЭ РАН. При изучении зубов AltR использованы макро- и микроскопические морфологические методы. Изображения получены с различным увеличением с помощью цифровой камеры Sony Alpha 5000 (“Sony Corporation”, Япония) и цифрового микроскопа Keyence Digital Microscope VHX-1000 (“Keyence Corporation”, Япония). Они отредактированы с помощью компьютерной программы “Adobe Photoshop Elements 11” (Adobe Systems, Inc., США). Измерения ширины эмали и микро-рельефных изображений проведены с помощью программы “TESCAN ATLAS” (TESCAN, Czech Republic). Промеры некоторых элементов эмали обработаны методами вариационной статистики.

Спорово-пыльцевой анализ. Лабораторная обработка грунта из канала нижнечелюстной кости выполнена в Лаборатории континентальных экосистем мезозоя и кайнозоя Томского государственного университета (Томск) методом разделения органической и неорганической фракций тяжелой жидкостью на основе солевых растворов KJ и CdJ₂ (Гричук, 1940) в модификации с дополнительной ультразвуковой обработкой. Аналитическое изучение палиноостатков проведено в Институте экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург). Пыльца и споры определены во временных глицериновых препаратах с помощью микроскопа Olympus BX51 с увеличением 400×, с использованием эталонной коллекции современных пыльцы и спор Института экологии растений и животных УрО РАН и атласа-определителя



Рис. 1. Места находок изученных остатков носорога Мерка: AltR — алтайский носорог, образец F–887; ChR — чондонский носорог, образец F–4160.

теля (Beug, 2004). Подсчет проведен до 500 пыльцевых зерен наземных растений, при параллельной регистрации спор высших споровых растений и непыльцевых палиноморф. Сумма пыльцы деревьев, кустарников и трав принята за 100%.

Выделение и анализ древней ДНК. Мы приготовили одноцепочечную ДНК библиотеку из ДНК экстракта по модифицированному протоколу (Troll et al., 2019). Количественная ПЦР в растворе 1× Maxima SYBR Green показала, что оптимальное число ПЦР циклов для амплификации — 12. Мы амплифицировали ДНК библиотеку в растворе 1X Amplitaq Gold полимеразы согласно этому числу циклов. После амплификации мы очистили ДНК библиотеку на магнитных частицах Sera-Mag Magnetic SpeedBeads в растворе полиэтиленгликоля (18% PEG 8000).

Мы обогатили ДНК библиотеку митохондриальными ДНК-фрагментами с помощью набора биотинилированных РНК-проб, специально созданного для захвата митохондриальных геномов млекопитающих (подробнее в Kirillova et al., 2017, Supplementary Table 1). Следуя версии протокола 4.01 от производителя Arbor Biosciences (Ann Arbor, MI), мы гибридизовали библиотеку с РНК пробами в течение 36 ч при 65°C. Затем мы амплифицировали ее с помощью 2X КАРА HiFi полимеразного микса и секвенировали в Университете Калифорнии Санта-Круз на Illumina MiSeq (парными прочтениями, по 75 нуклеотидов каждый). С помощью парных коротких прочтений

(ридов) мы собрали целый митогеном по протоколу Вершининой с соавторами (Vershina et al., 2019). Мы использовали *Stephanorhinus cf. kirchbergensis* в качестве референса (ГенБанк: KX646743.1, табл. 1) для сборки митогенома.

Радиоуглеродное датирование AltR проведено дважды, по корню зуба (дентин) и ткани нижней челюстной кости, в ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН (лабораторный индекс IGAN_{AMS}), с использованием ускорительной масс-спектрометрии (AMS). Выделение коллагена для AMS-датирования соответствовало стандартному протоколу (Brown et al., 1988), который был дополнен ультрафильтрацией (Bronk Ramsey et al., 2004). Графитизация образцов выполнена с использованием системы AGE3, совмещенной с элементным анализатором vario ISO-TOPE select (Elementar, Великобритания) и precision IRMS (Isoprime, Великобритания) (Nemes et al., 2010; Wacker et al., 2010). Определение изотопного состава и графитизация исследуемого коллагена сделаны из одной навески. Полученные графиты спрессованы в мишени NEC пневматическим прессом (PSP, Ionplus). Измерение радиоуглеродного возраста проведено в Центре прикладных изотопных исследований Университета Джорджии, США (CAIS). Соотношение ¹⁴C/¹³C в графите измерено на 0.5 MeV тандемной системе ускоритель-масс-спектрометр 1.5SDH-1 Pelletron AMS. Все измерения проведены относи-

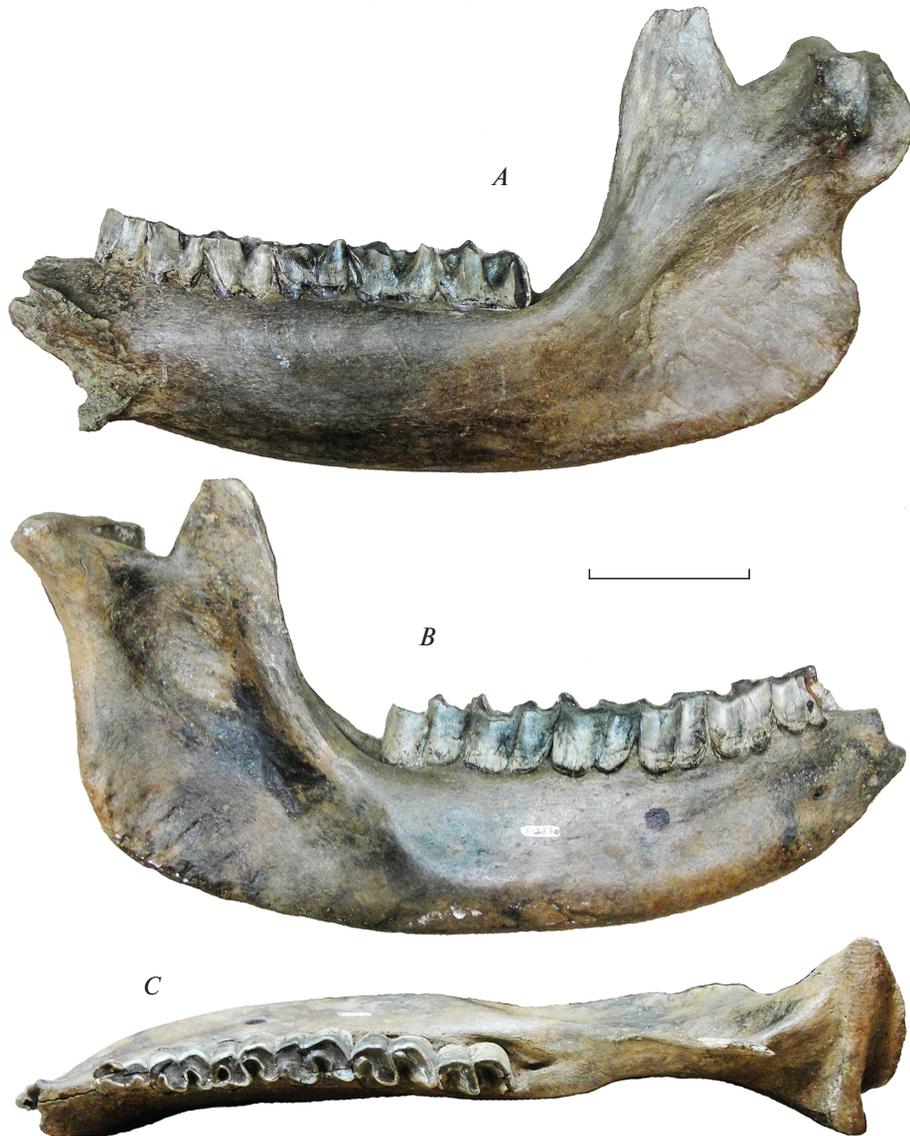


Рис. 2. Нижняя челюсть носорога Мерка с р. Чумыш (Алтай), образец F–887. Вид: *A* – лингвально, *B* – буккально, *C* – сверху. Фото. Масштаб 1 см. Национальный альянс Шидловского “Ледниковый период”.

тельно OXII стандарта, радиоуглеродный возраст рассчитан с использованием значения периода полураспада Либби 5568 лет. Даты скорректированы для естественного изотопного фракционирования. Калибровка произведена в программе CALIB 7.1 с использованием калибровочной кривой IntCal13 (Reimer et al., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нижняя челюсть AltR, образец F–887 (рис. 2), принадлежавшая взрослой особи, имеет хорошую сохранность, покрашена неравномерно до темно-бурого, местами черного цвета, включая губчатую ткань кости. Эмаль зубов местами с поверхности коричневатая-серая. Зубной ряд пол-

ный, передняя часть р2 повреждена. Все зубы прорезались и затронуты стиранием, m3 начал стираться недавно. Морфологические признаки AltR (слабая изогнутость вентральной части, овальная форма поперечного сечения и постоянная толщина горизонтальной ветви нижнечелюстной кости; коронки моляров наклонены вперед; зубы относительно высоты кости крупные; общие размеры кости крупные), зубная эмаль с поверхности гладкая (Громова, 1932; Villia, 2008; Kosintsev et al., 2020) указывают на принадлежность носорогу Мерка. Размеры приведены в табл. 2.

Нижняя челюсть AltR сопоставима по длине с образцами из других регионов России, хотя не-

Таблица 1. ГенБанк-номера митохондриальных геномов образцов, использованных для молекулярно-филогенетического анализа

Видовое название	ГенБанк номер
Суматранский носорог (<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>)	NC_012684.1
Шерстистый носорог (<i>Coelodonta antiquitatis</i>)	NC_012681.1
Белый носорог (<i>Ceratotherium simum</i>)	NC_001808.1
Черный носорог (<i>Diceros bicornis</i>)	NC_012682.1
Индийский носорог (<i>Rhinoceros unicornis</i>)	NC_001779.1
Яванский носорог (<i>Rhinoceros sondaicus</i>)	NC_012683.1
Носорог Мерка (<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>), образец F-4160	KX646743.1
Малайский тапир (<i>Tapirus indicus</i>)	NC_023838.1

сколько крупнее мус-хаяинской (образец 400 с р. Яна, северная Якутия: табл. 2). Однако небольшое количество образцов пока не позволяет выявить половой диморфизм, индивидуальную и географическую изменчивость.

14С возраст алтайского носорога

Полученные нами датировки AltR: 43000–44000 cal BP (табл. 3) на текущий момент являются самыми молодыми для носорога Мерка с территории России.

Микроструктура зуба алтайского носорога и микроповреждения

Размеры исследованного фрагмента р3 со стороны жевательной поверхности составляют 20.26 × 11.4 мм. Его поверхность отполирована, содержит хорошо различимые слои эмали и дентина (рис. 3А). Толщина слоя эмали колеблется от 2.9 до 3.1 мм. Внутренний слой эмали толщиной 1.4–1.5 мм (примерно 70% всей толщины эмали) содержит регулярно расположенные эмалевые призмы шириной 162.9 ± 22.4 (119.7–185.8) мкм и длиной 1195.5 ± 269.6 (782.8–1616.4) мкм ($n = 10$) рис. 3В). Расстояние между призмами 193.1 ± 60.5 (140.4–315.6) мкм (табл. 4). Мы сравнили степень развития эмалевых призм у двух носорогов Мерка: р3 AltR и ранее изученного нами М2 ChR (Kirillova et al., 2017, fig. 6). Оказалось, что статистически достоверные различия между длиной и шириной эмалевых призм у сравниваемых образцов отсутствуют ($p > 0.1$), но у М2 ChR ширина промежутков между призмами разная ($p < 0.1$) и расположены призмы реже, чем у р3 AltR (табл. 4). Однако недостаточное количество сравнительного материала не позволяет выявить различия в топографии и размерах эмалевых призм, обусловленные типом зуба, возрастом особи, а также характером питания и условиями обитания зверя. Такие маркеры могут быть весьма полезными. На поверхности эмали и дентина встречаются немногочисленные, но довольно крупные (76 × 74; 100 × 90 мкм) продолговатые или округлые ямки с неровными краями (рис. 3В, стрелки).

Размеры фрагмента со сколотой эмалью 32.3 × 10.4 мм, толщина эмали 1.9–2.0 мм (рис. 3С). Поверхность дентина изрыта многочисленными продолговатыми и округлыми ямками, самые крупные из которых достигают 556 × 405 и 657 × 408 мкм (рис. 3D, стрелка).

Пыльцевой спектр из вмещающей породы AltR и общая реконструкция среды

Пыльца и споры из образца AltR имеют типичную сохранность для аллювиальных отложений: зерна с тонкой экзиной, слегка окатанной. Минерализованных форм не обнаружено, но имеются неидентифицируемые скелетированные и деформированные пыльцевые зерна с нечеткой морфологической структурой. Переотложенных пыльцевых зерен и спор не обнаружено.

В спорово-пыльцевом спектре доминируют травянистые растения (68.2%), среди которых преобладает полынь (*Artemisia* sp. 26.6%), розоцветные (Rosaceae 11.6%), маревые (Chenopodiaceae 9.6%) и злаки (Poaceae 7.2%) (рис. 4, табл. 5).

Суммарное содержание пыльцы разнотравья (группа *Herbetum mixtum*) составляет 11%, включая Asteraceae, Polygonaceae, Apiaceae, Fabaceae и пыльцы неопределенной таксономической принадлежности (Pollen gen. indet.). Доля деревьев и кустарников 31.8%, причем преобладают ель (*Picea* sp. 14%) и кустарниковые березы (*Betula* sect. *Nanae* 9%). В небольшом количестве есть пыльца сосен (*Pinus* s/g *Diploxylon* и *Harpoxylon*) и берез (*Betula* sect. *Albae*). Споры папоротников *Polypodiophyta* и копрофильных грибов *Sordariaceae* единичны, есть один экземпляр зеленой водоросли рода *Pediastrum*.

Присутствуют ксерофитные (*Artemisia* sp., *Chenopodiaceae*, *Poaceae* и др.), бореальные (*Picea* sp., *Pinus* sp., *Betula* sect. *Albae*) и аркто-бореальные (*Betula* sect. *Nanae*) таксоны. Такое сочетание характерно для финала межстадиальных или начала стадиальных интервалов.

По соотношению основных таксонов спорово-пыльцевой спектр отражает растительность

Таблица 2. Промеры (мм) нижней челюсти носорога Мерка (значения округлены до целых чисел)

Промеры	Алтай, р. Чумыш	Шпанский, 2016	Шпанский, Боескоров, 2018, табл. 3	
	F–887	Киндал, Томская обл.	Мус-Хая, № 400	Черный Яр (Громова, 1935)
Длина от переднего края альвеолы p2 до заднего края восходящей ветви (№ 5 ¹)	495	510	488	478–510
Длина от заднего края альвеолы m3 до заднего края восходящей ветви (№ 3 ¹)	236	221	211	210–250
Длина зубного ряда p2–m3 (по альвеолам) (№ 7 ¹)	280	289	266	255–283
Длина ряда p2–4 (по альвеолам) (№ 9 ¹)	119	116	108	108–118
Длина ряда m1–3 (по альвеолам) (№ 8 ¹)	159	171	158	151–163
Высота между m1 и m2 (№ 6 ²)	103	108	111	
Высота позади m3 max (№ 8 ²)	115	115	123	121–129
Толщина горизонтальной ветви под m3 (№ 36 ²)	72	66	63	62–77
Ширина заднего края углового отдела	75	(54)	66	68–72
Ширина и поперечник суставной фасетки рг. condylaris (№ 14 ² и 21 ²)	122/30	124/32	118/28	112–134
Высота восходящей ветви до верхнего края рг. condylaris (№ 15 ²)	247	~270	282	260–290
Промеры зубов				
Длина/ширина p2	–/21		29/21	
Длина/ширина p3	38/30	40/30	34/27	
Длина/ширина p4	42/32	44/35	44/32	41/33
Длина/ширина m1	50/37	54/38	48/37	45/33
Длина/ширина m2	57/36	58/36	52/38	52–53/35–40
Длина/ширина m3	53/35	60/36	55/36	59–62/35–40

¹ № признака по: von den Driesch, 1976; ² № признака по: van der Made, 2010.

Таблица 3. Результаты радиоуглеродного датирования образца F–887 (AltR)

№	Лабораторный номер	Ткань	¹⁴ C, BP (1σ)	δ ¹³ C, ‰	δ ¹⁵ N, ‰	cal BP ⁱ
1	IGAN _{AMS} 6919	Дентин	40350 ± 150	20.51	6.00	68.3 (1 sigma) cal BP 43696–44166 1.000 95.4 (2 sigma) cal BP 43478–44372 1.000 Median Probability: 43931
2	IGAN _{AMS} 7224	Кость	40230 ± 180	20.49	6.53	68.3 (1 sigma) cal BP 43555–44060 1.000 95.4 (2 sigma) cal BP 43345–44298 1.000 Median Probability: 43813

открытых ландшафтов с лесными участками на плакоре и/или в пойме реки. Марево–полянны группировки чередовались с разнотравно–злаковыми сообществами; локальные лесные сообщества формировала ель с участием древесных берез. Судя по незначительной доле сосен и древесных берез, имел место дальний занос их пыльцы.

Филогения

Обогащение ДНК библиотеки митохондриальными пробами позволило собрать полный митогеном AltR со средним покрытием 49.86x. Филогенетический анализ полных митохондриальных геномов вымерших и ныне существующих носорогов поместил геном AltR вместе с ранее

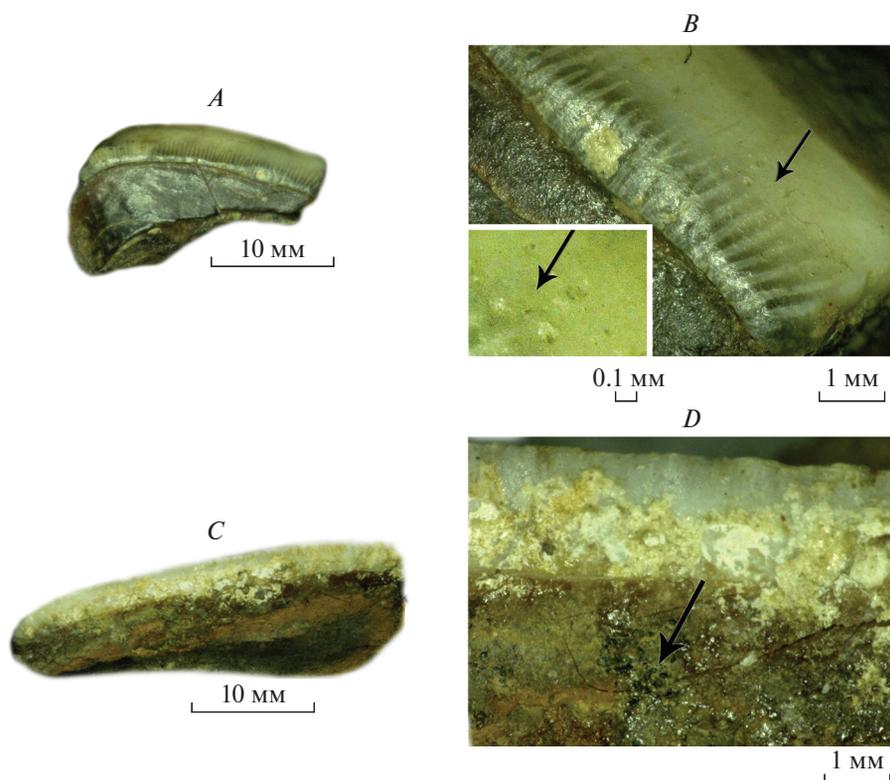


Рис. 3. Микроструктура и микроповреждения эмали на двух фрагментах р3, образец F–887. *A, B* – жевательная поверхность со слоем эмали с хорошо различимыми эмалевыми призмами и редкими ямками (указаны стрелками). *C, D* – боковая поверхность со сколотой эмалью, с хорошо различимым слоем дентина с многочисленными ямками (стрелка). Микрофото.

опубликованным митохондриальным геномом чондонского носорога Мерка; таксономическая принадлежность, выявленная генетически, не противоречит идентификации нижней челюсти по морфологическим признакам. Оба образца являются сестринскими генетическими линиями, принадлежащими *Stephanorhinus kirchbergensis* (рис. 5, табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

В последние годы исследования вымерших носорогов в России изменяют сложившиеся пред-

ставления об их распространении и времени существования. Например, *Elasmotherium sibiricum* J. Fischer 1809 дожил, как оказалось, до позднего, а не до среднего плейстоцена (Kosintsev et al., 2019). Носорог Мерка обитал вплоть до побережья арктических морей, что сдвинуло северную границу его реконструированного ареала на несколько сотен километров к северу (Kirillova et al., 2016; Шпанский, Боесков, 2018), а безрогий носорог хилотерий (*Chilotherium*) населял не только территории южной Европы, центральной и восточной Азии, но и южную часть Русской равнины (Titov, Tesakov, 2013). Сопряженные методы

Таблица 4. Промеры ($M \pm m$ (limits), $n = 10$, мкм) эмалевых элементов на зубах *Stephanorhinus kirchbergensis*: на р3 алтайского носорога (AltR, образец F–887) и на М2 чондонского носорога (ChR, образец F–4160)

Образец	<i>L</i>	<i>W</i>	<i>D</i> *
AltR, F–887, р3	1195.5 ± 269.6 (782.8–1616.4)	162.9 ± 22.4 (119.7–196.1)	193.1 ± 60.5 (140.4–315.6)
ChR, F–4160, М2	1122.5 ± 99.1 (926.9–1244.5)	150.8 ± 27.8 (102.9–191.7)	132.1 ± 15.7 (102.9–158.4)

Примечания. *L* – длина эмалевой призмы, *W* – ширина эмалевой призмы, *D* – расстояние между эмалевыми призмами. *n* – число промеров.

* различия статистически достоверны.

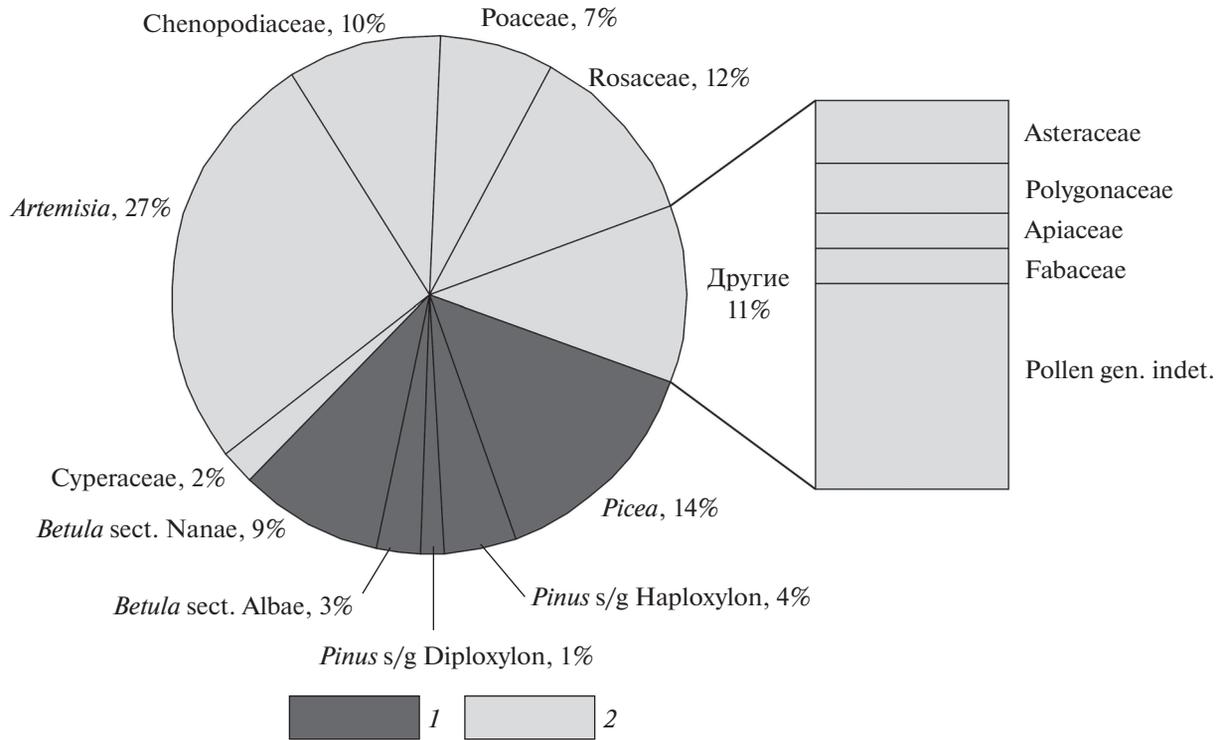


Рис. 4. Спорно-пыльцевой спектр из грунта, заполнявшего полость нижней челюсти AltR, образец F-887: 1 – травянистые растения, 2 – древесные растения.

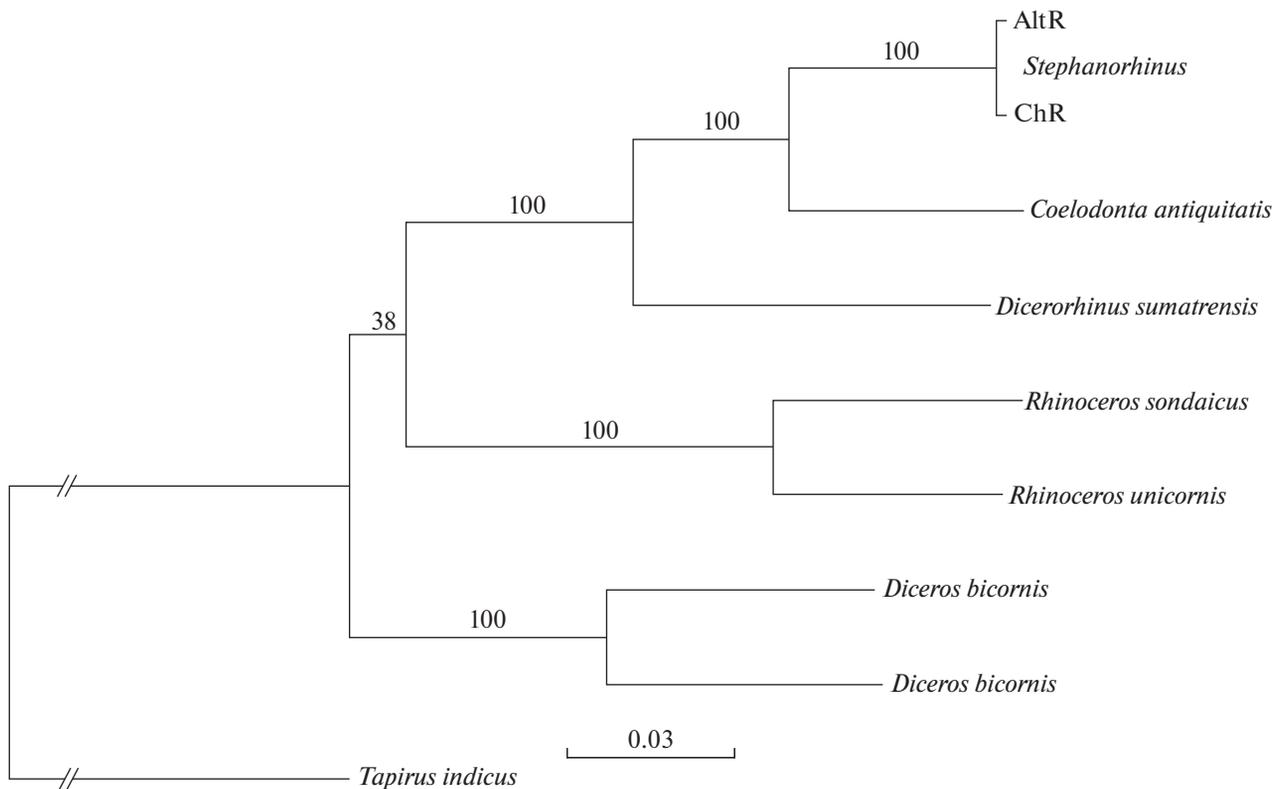


Рис. 5. Филогения вымерших и ныне живущих представителей семейства Rhinocerotidae, основанная на молекулярном анализе их полных митохондриальных геномов. Цифры – значения поддержки в узлах дерева, полученные с помощью анализа максимального правдоподобия и 500 бутстреп-реплик. Масштаб обозначает генетическую дистанцию между последовательностями.

Таблица 5. Состав и доля пыльцы и спор в грунте из образца F–887 (AltR)

Палинотаксоны	Число	%
Сумма пыльцы деревьев и кустарников	159	31.8
<i>Picea</i>	70	14.0
<i>Pinus</i> s/g Haploxyton	23	4.6
<i>Pinus</i> s/g Diploxyton	7	1.4
<i>Betula</i> sect. Albae	14	2.8
<i>Betula</i> sect. Nanae	45	9.0
Сумма пыльцы кустарничков и трав	341	68.2
Cyperaceae	11	2.2
Poaceae	36	7.2
Chenopodiaceae	48	9.6
<i>Artemisia</i>	133	26.6
Rosaceae	58	11.6
Asteraceae	9	1.8
Polygonaceae	7	1.4
Apiaceae	5	1.0
Fabceae	5	1.0
Pollen gen. indet.	29	5.8
Сумма пыльцы	500	100.0
Polypodiophyta	3	0.6
Sordariaceae	18	3.6
<i>Pediastrum</i>	1	0.2

исследования позволили получить большую информацию о распространении и среде обитания этих редких ископаемых носорогов.

Природная среда во время существования алтайского носорога

Обе АМС-даты для AltR соответствуют каргинскому интерстадиалу, МИС 3, позднего плейстоцена Западной Сибири (Унифицированная региональная стратиграфическая схема..., 2000). Палеоэкологические данные для этого периода свидетельствуют о мозаичности растительности и климата юга Сибири как на протяжении всего времени МИС 3, так и в пределах других временных интервалов позднего плейстоцена (Зыкин и др., 2003; Лаухин и др., 2006 и др.), вплоть до современности (Chytrý et al., 2019). Это было обусловлено локальными географическими особенностями. Согласно ранее опубликованным палинологическим данным, в МИС 3 большую часть региона занимала лесная растительность, преимущественно таежные леса с преобладанием ели, ареал которых был смещен южнее современных лесов на 5° (Лаухин и др., 2006, 2015).

На Алтае спорово-пыльцевые спектры из отложений в интервале 44–34 тыс. 14С лет характеризуют леса со значительной примесью широколиственных пород: граба, вяза, липы, лещины

и др. (Лаухин и др., 2015). Изучение серии разрезов позднеплейстоценовых отложений в долине верхнего течения р. Оби и ее притоков в пределах Предалтайской равнины (Архипов, Вотах, 1973; Паньчев, 1979) выявило различия в содержании пыльцы ведущих таксонов древесной и травянистой групп, что отражает изменения в соотношении лесной и луговой растительности как в отдельные хронологические интервалы каргинского интерстадиала (40–24 тыс. 14С лет), так и для последующего сартанского стадиала (24–10.3 тыс. 14С лет) (табл. 6).

Спорово-пыльцевые спектры из отложений возрастом 35–40 тыс. лет, соответствующие времени обитания AltR, показывают преобладание пыльцы древесных растений (50–80%): *Picea* sp. (доминант), *Pinus sylvestris* L., *P. sibirica* (Loud.) Mayr, *Salix* sp. и *Betula* sp., при участии трав (Cyperaceae, Poaceae, Chenopodiaceae, Brassicaceae и др.). Подобные сообщества, вероятно, формировались в условиях достаточно влажного, умеренно прохладного климата при господстве лесной растительности (Паньчев, 1979). Полученный же нами данные характеризует, скорее всего, растительные сообщества холодного этапа внутри каргинского интерстадиала, когда сохранились лишь локальные лесные сообщества среди

Таблица 6. Соотношение ведущих палинотаксонов в спорово-пыльцевых спектрах из отложений верхнего плейстоцена р. Оби и ее притоков в пределах Предалтайской равнины

Таксоны	Архипов, Вотах, 1973; Панычев, 1979						Наши данные
	р. Обь					р. Чумыш	
	1	2	3	4	5	6	
Пыльца деревьев (AP)	15	88	15	80	60	<5	32
Пыльца трав (NAP)	75	10.5	80	15	40	90	68
<i>Picea</i>	18	2.8	15	100	30	50	44
<i>Pinus sylvestris</i>	<5	6.1	40	—	60	20	4.4
<i>Pinus sibirica</i>	<5	42	20	—	<5	20	14.5
<i>Betula sect. Albae</i>	75	5.4	10	—	<5	10	8.8
<i>Betula sect. Nanae</i>	<5	—	<5	—	—	—	28.3
<i>Ephedra</i>	<5	—	—	—	—	<5	—
<i>Artemisia</i>	25	—	10	<5	—	60	39
Chenopodiaceae	25	<5	20	<5	—	20	14.1
Poaceae	30	<5	30	<5	<5	<5	10.6
Cyperaceae	—	<5	<5	<5	30	<5	3.2
Herbetum mixtum	15	<5	25	<5	10	17	31.1

Примечания. Спорово-пыльцевой спектр: 1 – из суглинков разреза отложений I надпойменной террасы р. Сузун, возраст 10950 ± 150 14С лет (СОАН-54); 2 – из глин разреза террасы р. Бия у с. Турочак, 13750 ± 70 14С лет (СОАН-576); 3 – из разреза отложений Красный Яр, р. Обь, 30870 ± 300 14С лет (СОАН-1457); 4 – из суглинков разреза р. Обь у с. Каргополово, 32275 ± 420 14С лет (СОАН-1254), 32400 ± 2000 14С лет (СОАН-23) и 33450 ± 550 14С лет (СОАН-744); 5 – из отложений разреза р. Большая Речка, 35980 ± 720 14С лет (СОАН-436) и 37340 ± 660 14С лет (СОАН-1258); 6 – из синих глин разреза у с. Кытманово, возраст 24240 ± 2700 14С лет (СОАН-31); 7 – образец F-887.

кустарниковых зарослей и ксерофитной растительности.

Диета алтайского и чондонского носорогов

Нами обнаружены следующие особенности микроповреждений эмали жевательной поверхности зуба AltR:

1) Отсутствие толстых бороздок и тонких хаотично расположенных царапин, которые обычно встречаются на зубах копытных.

2) Немногочисленность ямок на эмали и их обилие на поверхности дентина.

3) Продолговатая конфигурация и крупные размеры ямок.

Скорее всего, в последние несколько недель перед гибелью AltR питался веточным кормом.

Изотопные данные (азот, углерод) (табл. 3) близки к данным, полученным по шерстистым носорогам Якутии (Vocherens, 2015). Это не противоречит нашим данным, с учетом вынужденного разнообразия диеты даже у “специализированных” ископаемых носорогов (Asperen, Kahlke, 2015).

О геологическом возрасте чондонского носорога

Время существования ChR первоначально было определено с учетом двух маркеров: за пределами радиоуглеродной датировки, с одной стороны, и геологического возраста отложений,

“обычно насыщенных остатками млекопитающих в регионе” (Ломаченков, 1956), с другой (Kirillova et al., 2017). Этот “вычисленный” диапазон, вероятно, ошибочен, что было отмечено позже Шпанским (Шпанский, Боескоров, 2018) – одним из авторов публикации по носорогу Мерка. Однако с предложенным в этой публикации геологическим возрастом мы не можем согласиться по следующим причинам:

1) время существования носорога Мерка в Якутии обозначено средним плейстоценом, но без подтверждения другими методами: “По нашему мнению, все находки на территории Якутии ... можно отнести к первой половине среднего неоплейстоцена (МИС 11–9), экологически наиболее благоприятному времени существования этого специализированного животного” (Шпанский, Боескоров, 2018, с. 108)”.

Наибольшее экологическое благоприятствование не всегда является показателем для процветания какого-либо вида, а отсутствие оно не всегда признак неподходящих условий. Важно учитывать пластичность и умение приспособиться к разным типам питания даже у таких специализированных к веточному корму “лесных” носорогов Мерка и к травянистому корму “степного” *Coelodonta antiquitatis*. Изучение микроповреждений на эмали жевательной поверхности зубов по-

казало, что питание носорога Мерка могло быть как листовенно-веточным, так и травяным, в зависимости, очевидно, от сезона, ландшафтов и других факторов (Asperen, Kahlke, 2015), т.е. эти носороги потребляли то, что было в наличии. Пастбища ChR включали луга с травяно-разнотравными, моховыми сообществами и листовенными лесами, возможно, разреженные (Kirillova et al., 2017). Растительный покров тундры гетерогенен, что связано с микрорельефом, наличием многолетнемерзлых пород и связанных с ними криогенных процессов в активном слое почвы. Но даже в экстремальных условиях, при разреженном растительном покрове, по берегам озер и рек встречаются более продуктивные травянистые и кустарничковые интразональные ассоциации. Логично предположить, что носорог Мерка, как и современные виды, кормился в наиболее богатых кормом местах в долинах рек и вблизи водоемов.

2) Верхний маркер времени существования ChR (запредельная I4C-дата) отсекает период времени моложе 45 тыс. лет. Запредельная дата подразумевает любой возраст старше этого. Однако есть еще общие геологические и палеоботанические данные. Рубеж в 70 тыс. лет мы здесь пересматриваем, следуя принятой парадигме, что носорог Мерка жил в (относительно более теплые) межледниковые периоды и тяготел к лесным ландшафтам (чему не противоречат остатки ветвей листовенницы в зубных полостях ChR). Однако такие условия были не только в среднем плейстоцене. Подробная палинологическая характеристика отложений позднеплейстоценового (казанцевского) межледниковья Ойогосского Яра, в проливе Дмитрия Лаптева (Andreev et al., 2011), позволила реконструировать превышение температуры июля над современной на 9–10°C (Kienast et al., 2011). В соседнем регионе, на побережье Восточно-Сибирского моря, реконструированная температура по палеоботаническим и изотопным данным в это время была выше современной по меньшей мере на 8°C (Kirillova et al., 2020).

Таким образом, “приемлемые” по температуре условия для ChR были не только в среднем плейстоцене; относительно теплолюбивая растительность существовала на крайнем севере Якутии в казанцевское межледниковье, МИС 5e. Соответственно, нельзя исключить поздний плейстоцен как время существования носорога Мерка в районе р. Чондон.

3) “В течение молотковского времени (МИС 3) на этой территории были распространены тундровые ландшафты, которые были непригодны для обитания *S. kirchbergensis*” (Шпанский, Боесков, 2018, стр. 108). Стадия МИС 3 верхнего плейстоцена, имеющая региональные названия

каргинский (молотковский) горизонт, в Сибири в наиболее полных разрезах стратиграфически имеет пятичленное строение. По палинологическим данным, в это время три потепления перемежались двумя похолоданиями, из которых последнее потепление было самым слабым, а второе похолодание — самым интенсивным. Следы климата, близкого к современному или более мягкого, даже в северных разрезах каргинского горизонта, особенно для раннекаргинского времени, отмечены многими исследователями (Гитерман, 1985; Волкова, 2001; Schirrmeister et al., 2002; Lozhkin, Anderson, 2011; Andreev et al., 2011). Неоднократные изменения климата в течение МИС 3, как в сторону похолодания, так и в сторону потепления, подтверждают в т.ч. и палеопедологические исследования (Губин, Занина, 2013, 2014). Кроме того, ландшафты плейстоцена отличала мозаичность, локально сохранившаяся в современных как высокоширотных ландшафтах, так и в условиях горных стран (Chytrý et al., 2019). Тундровая, лесотундровая и лесная растительность могли сочетаться в пределах одного географического пояса, занимая разные участки водоразделов и долин. В каргинское (и не только) время природные события имели свои локальные особенности (Лаухин и др., 2012, 2015). Таким образом, чисто формально, каргинский межстадиал, температурные условия которого были близки современным, нельзя отвергать как теоретически возможное время для обитания носорога Мерка в регионе, и находка его остатков этого времени не удивит.

4) Условия существования ChR восстановлены по растительным остаткам, но вывод о том, что подобная “растительность для этой широты была характерна в начале среднего неоплейстоцена (МИС 9–11)” (Шпанский, Боесков, 2018, стр. 108), нам представляется декларативным, поскольку убедительные палеоботанические и другие доказательства цитируемыми авторами не приведены. Растительный покров начала среднего плейстоцена представлял собой листовенно-березовую лесотундру (редколесья). Значительные площади были заняты озерами и болотами, на что указывают находки многочисленных остатков водных растений. В течение второй фазы в условиях сурового резко континентального климата распространялись тундровые группировки с господством злаков и полыней. Начало фазы МИС 3 многими исследователями признается теплым, с листовенно-березовыми лесами типа северной редкостной тайги с кустарниковой березой, ольховником, кедровым стлаником, широким развитием болотных сфагновых и зеленых мхов (Гитерман, 1985). В целом, в теплые периоды среднего и позднего плейстоцена растительность была довольно схожей.

5) Наконец, “специализированный на поедании веточного корма” лесной носорог Мерка не является показателем исключительно лесных ландшафтов, он был “смешанным” едоком, см. выше (Asperen, Kahlke, 2015). Следует также отметить, что лиственница, остатки веток которой обнаружены в полостях зубов ChR, в настоящее время доходит до оз. Оротко, расположенного севернее среднего течения реки Чондон (Ломаченков, 1956), а также до устьев рек Индигирки, Яны и Колымы (Поздняков, 1975).

Конечно, наиболее надежно было бы определить время существования ChR (и любых других запредельных по 14C образцов) по инситу находкам из достоверно датированных отложений. Однако такая возможность предоставляется далеко не всегда.

Филогенетическая позиция

Реконструированные филогении указывают шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach 1799) сестринской группой носорогу Мерка, а ближайший ныне живущий родственник этой группы – суматранский носорог (*Dicerorhinus sumatrensis* Fischer 1814). Полученные данные по AltR согласуются с ранее реконструированной филогией этой группы (Kirillova et al., 2017).

ВЫВОДЫ

Проведенное нами исследование позволило дополнить информацию о времени и среде обитания носорога Мерка в России. Находка AltR возрастом около 40 тыс. лет с р. Чумыш “продлевает” время существования вида, на данный момент соотносимое с казанцевским межледниковьем, МИС 5 (Шпанский, 2017), до конца позднего плейстоцена – МИС 3, и это наиболее поздняя на сегодняшний день находка для территории России. Согласно ранее опубликованным палинологическим данным, 40 тыс. лет назад здесь была широко распространена лесная растительность: ель с участием березы и кустарников; луговые фитоценозы формировали ксерофитные и мезофитные травы (Архипов, Вотях, 1973; Паньчев, 1979). Полученные нами данные спорово-пыльцевые спектры характеризуют ограниченные лесные сообщества среди кустарниковых зарослей и ксерофитной растительности и отражают либо локальные ландшафтные особенности, либо сообщества холодного этапа внутри каргинского интерстадиала. Судя по микроповреждениям эмали зубов, основным кормом AltR были ветви деревьев и кустов.

Вполне вероятно, что ChR, обитавший в условиях открытых лиственничных лесов и травяных пастбищ и “продвинувший” северную границу ареала носорога Мерка далеко за Северный По-

лярный Круг, расширяет и временные рамки обитания на Северо-Востоке России до позднего плейстоцена (по меньшей мере, до МИС 5e, или даже позже). Дальнейшие исследования позволят внести ясность в вопросы существования и вымирания загадочного носорога Мерка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Ф.К. Шидловскому за предоставленную для изучения нижнюю челюсть носорога Мерка (AltR) и Е. Billia за консультацию.

Спорово-пыльцевой анализ выполнен по Государственному заданию (ГЗ) Института экологии растений и животных УрО РАН № АААА-А19-119031890086-0. Анализ результатов радиоуглеродного датирования и изотопного состава выполнен в рамках ГЗ Института географии РАН № 0148-2019-0006. Работы выполнены при частичной финансовой поддержке РФФИ (18-04-00982).

Авторы благодарны редакторам “Зоологического журнала” и рецензентам, несомненно, улучшившим нашу рукопись.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Л.И., 1977. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука. 214 с.
- Архипов С.А., Вотях М.Р., 1973. История растительности в среднем-позднем вюрме и голоцене в долине Верхней Оби // Плейстоцен Сибири и смежных областей. К IX конгрессу INQVA (Новая Зеландия, 1973). С. 130–143.
- Беляева Е.И., 1939. Об остатках ископаемого носорога из окрестностей г. Рыбинска // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. Т. 5. С. 69–92.
- Васильев С.К., Лобачев Ю.В., Лобачев А.Ю., 2014. Новые данные по местонахождениям позднплейстоценовой мегафауны на реках Чумыш и Чик (Алтайский край и Новосибирская область) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Т. 20. С. 15–18.
- Васильев С.К., Середнев М.А., Милютин К.И., Слюсаренко И.Ю., Козликин М.Б., Чеха А.М., 2015. Сборы палеотериологического материала на реке Чумыш (Алтайский край) и на реке Обь в районе поселка Бибиха (Новосибирская область) в 2015 году // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Т. XXI. С. 36–40.
- Волкова В.С., 2001. Палеогеография каргинского межледниковья (межстадиала) в Западной Сибири 50(55)–23 тыс. лет назад // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. № 64. С. 89–93.
- Гитерман Р.Е., 1985. История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М.: Наука. 96 с.
- Гричук В.П., 1940. Методика обработки осадочных пород бедных органическими остатками, для целей пыльцевого анализа // Проблемы физической географии. Т. 8. С. 53–58.

- Громова В., 1932. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья и по истории млекопитающих восточной Европы и северной Азии вообще // Труды Комиссии по изучению Четвертичного периода. Т. 2. С. 69–184.
- Громова В.И., 1935. Об остатках носорога Мерка (*Rhinoceros mercki* Jaeg.) с Нижней Волги // Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 4. С. 91–136.
- Губин С.В., Занина О.Г., 2013. Изменение почвенного покрова в ходе формирования отложений ледового комплекса на Колымской низменности (часть 1) // Криосфера Земли. Т. 17. № 4. С. 48–56.
- Губин С.В., Занина О.Г., 2014. Изменение почвенного покрова в ходе формирования отложений ледового комплекса на Колымской низменности (часть 2) // Криосфера Земли. Т. 18. № 1. С. 77–82.
- Зыкин В.С., Зыкина В.С., Орлова Л.А., 2003. Реконструкция изменений природной среды и климата позднего плейстоцена на юге Западной Сибири по отложениям котловины озера Аксор // Археология, этнография и антропология Евразии. № 4. С. 2–16.
- Лаухин С.А., Пушкарь В.С., Черепанова М.В., 2012. Современное состояние реконструкций природной среды на севере Сибири в каргинское время (поздний плейстоцен) // Бюллетень Московского Общества испытателей природы. Отд. геол. Т. 87. № 6. С. 37–48.
- Лаухин С.А., Пушкарь В.С., Черепанова М.В., 2015. Опыт корреляции природных событий каргинского времени плейстоцена (аналоги МИС-3) от Приобья до Охотского моря // Бюллетень Московского Общества испытателей природы. Отд. Геол. Т. 90. Вып. 2. С. 23–34.
- Лаухин С.А., Шилова Г.Н., Величневич Ф.Ю., 2006. Палеоботаническая характеристика и палеоклиматы каргинского времени на Западно-Сибирской равнине // Вестник археологии, антропологии и этнографии. Т. 7. С. 203–225.
- Ломаченков В.С., 1956. Геологическое строение и рельеф междуречий низовьев р. Омоллой, р. Яны и р. Чондона // Отчет НИИ Геология Арктики НПО "Севморгео". М.: Росгеолфонд.
- Панычев В.А., 1979. Радиоуглеродная хронология аллювиальных отложений Предалтайской равнины. Новосибирск: Наука. 103 с.
- Поздняков Л.К., 1975. Даурская лиственница. М.: Наука. 312 с.
- Черский И.Д., 1874. Описание черепа носорога, отличного от *Rh. tichorinus* (*Rh. Merckii* Jaeg.) // Записки Императорской Академии Наук. Т. XXV. С. 65–74.
- Шпанский А.В., 2016. Новые находки носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) в Томском Приобье // Геосферные исследования. № 1. С. 24–39.
- Шпанский А.В., 2017. Вопросы палеозоогеографии носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) // Геосферные исследования. № 3. С. 73–89.
- Шпанский А.В., Боескоров Г.Г., 2018. Самая северная находка носорога Мерка *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger) и таксономический статус *Coelodonta jacu-ticus rusanov* (Mammalia, Rhinocerotidae) // Палеонтологический журнал. Т. 4. С. 92–110.
- Унифицированная региональная стратиграфическая схема четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины, 2000. Новосибирск: СНИИГИМС. 64 с. + 8 лист.
- Andreev A.A., Schirrmeister L., Tarasov P.E., Ganopolski A., Brovkin V., Siebert C., Wetterich S., Hubberten H.-W., 2011. Vegetation and climate history in the Laptev Sea region (Arctic Siberia) during Late Quaternary inferred from pollen records // Quaternary Science Reviews. V. 30. P. 2182–2199. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.12.026>
- Asperen E.N., Kahlke R.-D., 2015. Dietary variation and overlap in central and northwest European *Stephanorhinus kirchbergensis* and *S. hemitoechus* (Rhinocerotidae, Mammalia) influenced by habitat diversity // Quaternary Science Reviews. V. 107. P. 47–61.
- Beug H.-J., 2004. Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 542 p.
- Billia E.M.E., 2007. First records of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Kuznetsk Basin (Kemerovo, Kuzbass area, southeast of western Siberia) // Bollettino della Paleontologica Italiana. V. 46. P. 95–100.
- Billia E.M.E., 2008. Revision of the fossil material attributed to *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) preserved in the museum collections of the Russian Federation // Quaternary International. V. 179. P. 25–37.
- Billia E.M.E., 2008a. The skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Irkutsk region (southwest eastern Siberia) // Quaternary International. V. 179. P. 20–24.
- Billia E.M.E., 2010. The famous *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) "Irkutsk skull" (Mammalia, Rhinocerotidae) from eastern Siberia briefly compared with those from Krapina and Warsaw (Eastern Europe) // Muzeul Olteniei Craiova. Oltenia. Studii și comunicări. Științele Naturii. V. 26. P. 296–302.
- Billia E.M.E., 2014. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from European Russia: a new, detailed inventory of sires and referred material // Central European Geology. V. 57/2. P. 165–195.
- Billia E.M.E., Zervanová J., 2015. New *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) records in Eurasia. Addenda to a previous work // Geologia, Paleontologia, Paleontologia. V. 36. P. 55–68.
- Bocherens H., 2015. Isotopic tracking of large carnivore palaeoecology in the mammoth steppe // Quaternary Science Reviews. V. 117. P. 42–71.
- Bronk Ramsey C., Higham T., Bowles A., Hedges R., 2004. Improvement to the pretreatment of bone at Oxford // Radiocarbon. V. 46. № 1. P. 155–163.
- Brown T.A., Nelson D.E., Vogel J.S., Southon J.R., 1988. Improved collagen extraction by modified Longin method // Radiocarbon. V. 30. P. 171–177.
- Burkanova E.M., Billia E.M.E., Persico D., 2020. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Po valley (Lombardia, Northern

- Italy): possible diet/nutrition and living conditions // *Quaternary International*. V. 554. P. 164–169. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.07.031>
- Chytrý M., Horsák M., Danihelka J., Ermakov N., German D.A., Hájek M., Hájková P., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Nekola J.C., Pvelková Ričánková V., Preislerová Z., Resl P., Valachovič M., 2019. A modern analogue of the Pleistocene steppe-tundra ecosystem in southern Siberia // *Boreas*. V. 48. P. 36–56. <https://doi.org/10.1111/bor.12338>. ISSN0300-9483
- Dabney J., Knapp M., Glocke I., Gansauge M.-T., Weihmann A., Nickel B., Valdiosera C., Garcia N., Paabo S., Arsuaga J.-L., Meyer M., 2013. Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 110. P. 15758–15763.
- Edgar R.C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucleic Acids Research*. V. 32. P. 1792–1797.
- Kienast F., Wetterich S., Kuzmina S., Schirrmeyer L., Andreev A.A., Tarasov P., Nazarova L., Kossler A., Frolova L., Kunitsky V.V., 2011. Paleontological records indicate the occurrence of open woodlands in a dry inland climate at the present-day Arctic coast in western Beringia during the Last Interglacial // *Quaternary Science Reviews*. V. 30. P. 2134–2159. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.11.024>
- Kirillova I.V., Chernova O.F., Kukarskikh V.V., Shidlovskiy F.K., Zanina O.G., 2016. The first finding of a rhinoceros of the genus *Stephanorhinus* in Arctic Asia // *Doklady Biological Sciences*. V. 471. P. 300–303.
- Kirillova I.V., Chernova O.F., van der Made J., Kukarskikh V.V., Shapiro B., van der Plicht J., Shidlovskiy F.K., Heintzman P.D., Kolfschoten T., Zanina O.G., 2017. Discovery of the skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) above the Arctic Circle // *Quaternary Research*. V. 3. P. 537–550.
- Kirillova I.V., Borisova O.K., Chernova O.F., van Kolfschoten T., van der Lubbe J.(H.), J.L., Panin A.V., Pečnerová P., van der Plicht J., Shidlovskiy F.K., Titov V.V., Zanina O.G., 2020. “Semi-dwarf” woolly mammoths from the East Siberian Sea coast (continental Russia) // *Boreas*. <https://doi.org/10.1111/bor.12431>
- Kosintsev P., Mitchell K.J., Devièse T., van der Plicht J., Kuitens M., Petrova E., Tikhonov A., Higham T., Comeskey D., Turney C., Cooper A., van Kolfschoten T., Stuart A.J., Lister A.M., 2019. Evolution and extinction of the giant rhinoceros *Elasmotherium sibiricum* sheds light on late Quaternary megafaunal extinctions // *Nature Ecology & Evolution*. V. 3. № 1. P. 31–38. www.nature.com/natecolevol
- Kosintsev P.A., Zykov S.V., Tiunov M.P., Shpansky A.V., Gasilin V.V., Gimranov D.O., Devjashin M.M., 2020. The First Find of Merck’s Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae, *Stephanorhinus kirchbergensis* Jager, 1839) remains in the Russian Far East // *Doklady Biological Sciences*. V. 491. P. 47–49.
- Kotowski A., Badura J., Borówka R.K., Stachowicz-Rybka R., Hryniewiecka A., Tomkowiak J., Bieniek B., Przybylski B., Ciszek D., Ratajczak U., Urbański K., Shpansky A.V., Stefaniak K., 2017. *Stephanorhinus kirchbergensis* from Gorzów Wielkopolski (Poland) – preliminary data and perspectives // *Quaternary Stratigraphy and Hominids around Europe: Tautavel (Eastern Pyrenees)*. INQUA_SEQS 2017. Tautavel-Ufa. 32.
- Lozhkin A.V., Anderson P.M., 2011. Forest or no forest: implications of the vegetation record for climatic stability in Western Beringia during Oxygen Isotope Stage 3 // *Quaternary Science Reviews*. V. 30. P. 2160–2181.
- Nemec M., Wacker L., Hajdas I., Gaggeler H., 2010. Alternative Methods for cellulose preparation for AMS measurement // *Radiocarbon*. V. 55. № 2–3. P. 1358–1370.
- Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Buck C.E., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Haflidason H., Hajdas I., Hatt C., Heaton T.J., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer R.W., Richard D.A., Scott E.M., Southon J.R., Turney C.S.M. and van der Plicht J., 2013. IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0–50000 years calBP // *Radiocarbon*. V. 55. № 4. P. 1869–1887.
- Shapiro B., Hofreiter M. (Eds), 2012. *Ancient DNA – Methods and Protocols*. Springer. 247 p.
- Schirrmeyer L., Siegert C., Kuznetsova T., Kuzmina S., Andreev A., Kienast F., Meyer H., Bobrov A., 2002. Paleo-environmental and Paleoclimatic Records from Permafrost Deposits in the Arctic region of Northern Siberia // *Paleoenvironmental and paleoclimatic records from permafrost deposits in the Arctic region of Northern Siberia* // *Quaternary International*. V. 89. P. 97–118.
- Shpansky A.V., Billia E.M.E., 2012. Records of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Ob’ River at Krasny Yar (Tomsk region, southeast of Western Siberia) // *Russian Journal of Theriology*. V. 1. P. 47–55.
- Stamatakis A., 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies // *Bioinformatics*. V. 30. P. 1312–1313.
- Titov V.V., Tesakov A.S., 2013. Late Miocene (Turolian) vertebrate faunas of the southern European Russia // *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. X. Wang, L.J. Flynn, and M. Fortelius (Eds). New York: Columbia University Press. P. 536–543.
- Troll C.J., Kapp J., Rao V., Harkins K.M., Cole C., Naughton C., Morgan J.M., Shapiro B., Green R.E., 2019. A ligation-based single-stranded library preparation method to analyze cell-free DNA and synthetic oligos. *BMC Genomics*. V. 20(1). № 1023. P. 1–14.
- Vershinina A.O., Kapp J.D., Baryshnikov G.F., Shapiro B., 2019. The case of an arctic wild ass highlights the utility of ancient DNA for validating problematic identifications in museum collections // *Molecular Ecology Resources*. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13130>
- Van der Made J., 2010. The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark-Nord (Saxony-Anhalt) // *Veröffentlichungen des Landesamtes für Denkmalpflege und Archäologie*. B. 62. P. 433–500.
- Von den Driesch A., 1976. A guide to the measurement of animals bones from archaeological sites. Peabody Museum Bulletin 1. Harvard University. 137 p.
- Wacker L., Nemec M., Bourquin J., 2010. A revolutionary graphitisation system: fully automated, compact and simple // *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*. V. 268. № 7–8. P. 931–934.

**ON THE TIME AND ENVIRONMENT OF *STEPHANORHINUS*
KIRCHBERGENSIS JÄGER 1839 (MAMMALIA, RHINOCERATIDAE)
IN THE ALTAIS AND NORTHEASTERN RUSSIA**

I. V. Kirillova^{1, *}, A. O. Vershinina^{2, **}, E. P. Zazovskaya^{1, *}, O. G. Zanina^{3, ****}, S. Cutler^{2, 4, *****},
P. A. Kosintsev^{5, *****}, E. G. Lapteva^{5, *****}, O. F. Chernova^{6, *****}, B. Shapiro^{2, 4, *****}**

¹*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Staromonetny Lane, Bldg 29, Moscow, 119017 Russia*

²*Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Santa Cruz, CA 95064 USA*

³*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Institutskaya Str. 2, Pushchino, Moscow region, 142290 Russia*

⁴*Howard Hughes Medical Institute, University of California Santa Cruz, Santa Cruz, CA 95064 USA*

⁵*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 202, 8 Marta Str., Ekaterinburg, 620144 Russia*

⁶*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskiy Prospekt, Bldg 33, Moscow, 119071 Russia*

*e-mail: ikirillova@yandex.ru

**e-mail: avershin@ucsc.edu

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

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

*****e-mail: scutler@ucsc.edu

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

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

*****e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

*****e-mail: bashapir@ucsc.edu

Merck's rhino (*Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839)), one of the extinct members of the Pleistocene megafauna, is scarce in Russia's geological record. According to the previous research paradigm, that large rhinoceros inhabited forest environments during interglacials, consumed mostly branch- and leaf-containing food, and went extinct across most of its range during the Middle Pleistocene, still persisting in southern Siberia until the Late Pleistocene. No direct evidence of this species associated with Late Pleistocene deposits and based on ¹⁴C dating has hitherto been obtained in Russia. Our studies on the mandible of Merck's rhino from the South of western Siberia confirm that the species was present in the Altai region until the second half of the Late Pleistocene (MIS3), but much later than previously thought, until about 40000 years before present. Tooth enamel microwear shows that this rhino ate branches and leaves of various trees and shrubs. Merck's rhino from the Chondon River (North of the Indigirka-Kolyma Lowlands) inhabited open larch forests and grassland landscapes. Considering the habitats, this species had a chance to survive there at least until the beginning of the Late Pleistocene (MIS5e), that is, their time lasted longer than previously thought. A phylogenetic analysis of complete mitochondrial genomes of extinct and extant rhinoceroses confirms the taxonomic morphological identification of the Altai and Chondon rhinos.

Keywords: Merck's rhinoceros, age, environment, Altai, northeastern Russia, ancient DNA

УДК 599.742.21-22:591.431.4

СОПОСТАВЛЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ КОМАНДОРСКИХ ПЕСЦОВ (*VULPES LAGOPUS SEMENOVII*, *VULPES LAGOPUS BERINGENSIS*) С МЕЖВИДОВЫМ УРОВНЕМ РАЗЛИЧИЙ В РОДАХ *UROCYON* И *VULPES* (CANIDAE)

© 2021 г. О. Г. Нанова*

Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, ул. Большая Никитская, 2,
Москва, 125009 Россия

*e-mail: nanova@mail.ru

Поступила в редакцию 27.06.2020 г.

После доработки 13.09.2020 г.

Принята к публикации 20.09.2020 г.

Песцы (*Vulpes lagopus*), населяющие Командорские острова – о-в Медный и о-в Беринга, хорошо отличаются от материковых песцов по размеру и форме черепа. Несмотря на подробную изученность этих различий, их уровень относительно изменчивости между близкими видами семейства Canidae оставался не ясен до настоящего исследования. Мы сопоставили уровень краниологических различий между командорскими и материковыми песцами с краниологическими различиями: 1) между серой лисицей (*Urocyon cinereoargenteus*) и островной лисицей (*U. littoralis*); 2) в комплексе близких видов песец – американский корсак (*V. velox*) – американская лисица (*V. macrotis*). Результаты анализа изменчивости черепа морфометрическими методами показали, что различия между командорскими и материковыми песцами по степени своей выраженности соответствуют межвидовому уровню изменчивости для близких видов лисиц и лисоподобных хищников в семействе Canidae. При этом различия между изученными видами и островными популяциями разнонаправлены и не носят характера выраженного тренда. Наши морфологические данные свидетельствуют в пользу правомерности выделения командорских песцов в отдельный вид *V. beringensis* Merriam 1902 с двумя подвидами *V. b. semenovii* Ognev 1931 (о-в Медный) и *V. b. beringensis* Merriam 1902 (о-в Беринга). Результаты данной работы показывают, что командорские песцы являются уникальной частью биологического разнообразия России и нуждаются в строгой охране.

Ключевые слова: Командорские острова, островная изоляция, песец, островная лисица, череп, *Vulpes*, *Urocyon*

DOI: 10.31857/S004451342105010X

Островные популяции песцов Командорских о-вов, населяющие о-в Медный (*Vulpes lagopus semenovii* Ognev 1931) и о-в Беринга (*V. l. beringensis* Merriam 1902), хорошо отличаются от материковых песцов (*V. l. lagopus* L. 1758) особенностями морфологии (Цалкин, 1944; Загребельный, Пузаченко, 2006; Пузаченко, Загребельный, 2008; Нанова, 2008, 2009, 2010; Daitch, Guralnick, 2007; Nanova, Prôa, 2017; Nanova et al., 2017; Martin-Serra et al., 2019; Gimranov, in press) и поведения (Загребельный, 2000; Goltsman et al., 2005), а также дистанцированы генетически (Geffen et al., 2007). Морфологические различия столь велики, что командорские песцы были выделены Огневым (1931) в отдельный вид *Alopex beringensis* Merriam 1902 с двумя подвидами с каждого острова соответственно. Позже командорские песцы стали рассматриваться как конспецифики мате-

риковых песцов (Гептнер, Наумов, 1967). В некоторых случаях две популяции командорских песцов рассматривают как единый подвид (например, Wozencraft, 2005; Sillero-Zubiri, 2009), что неверно, т.к. генетические (Geffen et al., 2007) и морфологические (Martin-Serra et al., 2019) различия между песцами о-в Медный и о-в Беринга велики. Кроме того, каждая из этих изолированных популяций обладает своей уникальной историей (Рязанов, 2002; Goltsman et al., 1996; Shienok et al., 2017; Prôa, Nanova, 2020).

Несмотря на подробную изученность особенностей морфологии черепа песцов Командорских о-вов, уровень их различий с материковыми песцами никогда не сопоставлялся с уровнем морфологической изменчивости островных видов и межвидовой изменчивости вообще в семействе Canidae. Во многом это связано с труднодоступ-

ностью коллекций, т.к. виды, необходимые для такого рода сравнения, населяют североамериканский континент.

Для получения сравнительной оценки уровня морфологической дифференциации песцов о-в Медный и о-в Беринга от материковых песцов мы сопоставили уровень различий между островными и материковыми песцами с аналогичными параметрами у следующих групп:

1) Род *Urocyon*, или серые лисицы, является базальной ветвью семейства Canidae (Geffen et al., 1992; Wayne et al., 1997; Bardeleben et al., 2005). Род включает два вида лисоподобных хищников: материковый вид – серая лисица (*Urocyon cinereoargenteus* Schreber 1775) и островной вид – островная лисица (*U. littoralis* Baird 1858). Серая лисица является прямым предком островной лисицы, которая заселила острова Чаннел у побережья Калифорнии 10 400–16 000 лет назад (Wayne et al., 1991) в результате единократного акта переселения с материка (George, Wayne, 1991). В настоящий момент островная лисица населяет 6 островов из 8. На каждом острове выделяют отдельный подвид: о-в Сан-Мигель – *U. l. littoralis* Baird 1858; о-в Санта-Круз – *U. l. santacruzae* Merriam 1903; о-в Санта-Роза – *U. l. santarosae* Merriam 1903, о-в Сан-Клементин – *U. l. clementae* Merriam 1903; о-в Сан-Николаас – *U. l. dickeyi* Grinnel et Linsdale 1930; о-в Санта-Каталина – *U. l. catalinae* Merriam 1903. Подробно генетические, хромосомные и краниометрические различия островной и серой лисиц исследованы Wayne et al. (1991).

Условия изоляции островных лисиц рода *Urocyon* во многом сходны с таковыми для командорских песцов. И островные лисицы, и командорские песцы полностью изолированы в течение сходного времени – с конца Плейстоцена – на небольших островах. Площади (км²) островов, населенных лисицами, следующие: острова Чаннел – о-в Сан-Мигель 38, о-в Санта-Круз 250, о-в Санта-Роза 215, о-в Сан-Клементин 147, о-в Сан-Николаас 58, о-в Санта-Каталина 194, Командорские острова – о-в Медный 186, о-в Беринга 1667. Кроме того, песцы и серые лисицы – животные одного размерного класса. Средний вес материкового песца 3.0–45 кг, а длина тела от кончика носа до основания хвоста 50–65 см (Audet et al., 2002), средний вес серой лисицы 3–5 кг, а длина тела 54–66 см (Fritzell, Haroldson, 1982; Sillero-Zubiri, 2009).

Тем не менее, командорские песцы крупнее материковых песцов, а островные лисицы мельче серых лисиц. При этом изменение размеров тела у лисиц выражено сильнее по сравнению с песцами. Вес командорских песцов в среднем составляет 4.0–8.8 кг, а длина тела 60–73 см. Средний вес островных лисиц составляет 1.4–2.5 кг, длина

тела 45.6–63.4 см (Moore, Collins, 1995; Sillero-Zubiri, 2009).

Представляет интерес сопоставление уровня морфологической дифференциации командорских песцов и островных лисиц от их материковых предков, сформировавшейся в сходных эволюционных условиях у животных одного размерного класса и принадлежащих одному семейству Canidae.

2) Близкие виды рода *Vulpes*: песец (*V. l. lagopus* L. 1758), американский корсак (*V. velox* Say 1823) и американская лисица (*V. macrotis* Merriam 1888). Согласно генетическим данным, песец, американский корсак и американская лисица – очень близкие виды (Geffen et al., 1992; Mercure et al., 1993; Bardeleben et al., 2005). Согласно генетическим (Geffen et al., 1992; Mercure et al., 1993) и палеонтологическим (Kurten, Anderson, 1980) данным первым около 500 тыс. лет назад от общего предка отделился американский корсак, затем 400–500 тыс. лет назад – песец (Kurten, Anderson, 1980; Savage, Russell, 1983). Самый молодой вид – американская лисица – появился около 200 тыс. лет назад (Kurten, Anderson, 1980) и имеет самые выраженные приспособления к аридным условиям. Ранее американского корсака и американскую лисицу рассматривали как подвиды одного вида (Packard, Bowers, 1970; Rohwer, Kilgore, 1973; Drago et al., 1990). Позже, на основании генетических и морфологических различий их выделили в два разных вида, разделенных Скалистыми Горами (Mercure et al., 1993). В местах соприкосновения эти виды гибридизируют между собой (Rohwer, Kilgore, 1973). Ареал современного песца не соприкасается с ареалами американского корсака и американской лисицы. Все имеющиеся данные говорят о том, что песец, американский корсак и американская лисица – очень близкие виды. При этом песец сформировал комплекс адаптаций к условиям Арктики (Audet et al., 2002), американская лисица – к пустынному климату (McGrew, 1979). Американский корсак населяет степные и луговые участки (Egoscue, 1979) Северной Америки.

Материковый песец, американский корсак и американская лисица принадлежат к одному размерному классу. Вес американского корсака в среднем составляет 1.6–2.5 кг (Egoscue, 1979; Sillero-Zubiri, 2009), а длина тела – 47.5–54.5 см, вес американской лисицы – 1.6–2.7 кг, а длина тела – 45.5–53.5 см (McGrew, 1979; Sillero-Zubiri, 2009).

Представляет несомненный интерес сопоставление степени морфологической дифференциации изолированных командорских песцов от материковых песцов и в комплексе трех близких материковых видов *V. lagopus*–*V. velox*–*V. macrotis*.

Целью данного исследования было определить, как уровень морфологической дифферен-

циации песцов Командорских о-вов от материковых песцов соотносится с уровнем межвидовой дифференциации лисиц и лисоподобных форм семейства Canidae.

Для этого мы решали следующие задачи:

1) Сопоставить уровень морфологических различий командорских и материковых песцов с уровнем морфологических различий серой (*U. cinereoargenteus*) и островной лисиц (*U. littoralis*).

2) Сопоставить уровень морфологических различий командорских и материковых песцов с уровнем различий в комплексе близких видов песец (*V. lagopus*) – американский корсак (*V. velox*) – американская лисица (*V. macrotis*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использован 21 промер черепа (рис. 1): кондилобазальная длина черепа (CBL), длина лицевой части (FL), длина мозговой камеры (BL), длина верхнего зубного ряда с клыком (TOOL), длина верхнего ряда малых премоляров (PRML), длина верхнего ряда моляров с хищным зубом (MOLL), длина носовых костей (NASL), длина роострума – расстояние до подглазничного отверстия (ROSTL), скуловая ширина (ZYGW), ширина мозговой коробки (BRCW), расстояние между заглазничными отростками (SORW), ширина роострума на уровне клыков (ROW), мастоидная ширина (MASTW), расстояние между слуховыми барабанами (BULLW), расстояние между мышелками (CONDW), длина слухового барабана (BULL), высота мозговой коробки в основании сагитального гребня (без слухового барабана) (BRCH), высота черепа в области глазниц (FAN), высота скуловой дуги (ZYGH), высота роострума на уровне второго предкоренного зуба (RON), заглазничная ширина (PORW). Черепа измеряли электронным штангенциркулем Sylvac. Измеряли только черепа взрослых животных. Возраст определяли, основываясь на степени стертости зубов и облитерации швов (Цалкин, 1944; Загребельный, 2000). Пол животных принимали по этикеточным данным.

В работе использовали следующие выборки. Песцы (*V. lagopus*): материковая часть Евразии – 118 экз. (60 самцов, 58 самок), о. Медный – 40 экз. (20 самцов, 20 самок); о. Беринга – 40 экз. (20 самцов, 20 самок). Материковая выборка песца включает экземпляры с Чукотки (39 экз.), Архангельской обл. (39 экз.) и окрестностей о. Диксона (40). Эти локалитеты были объединены в один, т.к. ранее было показано, что между ними нет достоверных краниологических различий (Нанова, 2009) и все материковые песцы представляют собой единую популяцию (Dalen et al., 2005).

Серая лисица (*U. cinereoargenteus*): 13 экз. (7 самцов, 5 самок, 1 пол неизвестен), собранные в штатах США Калифорния (11 экз.) и Орегон (2 экз.). Серые лисицы из этих локалитетов описаны как единый подвид *U. c. townsendi* Merriam, 1899 и являются ближайшими родственниками островных лисиц (Wayne et al., 1991).

Островная лисица (*U. littoralis*): о-в Санта-Каталина, подвид *U. l. catalinae* – 3 экз. (2 самца, 1 самка); о-в Сан-Клемент, подвид *U. l. clementae* – 4 экз. (4 самки); о-в Сан-Николас, подвид *U. l. dick-eui* – 8 экз. (2 самца, 6 самок). Островных лисиц с каждого острова рассматривали как самостоятельную выборку.

Ранее с помощью краниометрических исследований было показано, что половые различия черепа у песцов (Нанова, 2009, 2010), серой лисицы и островной лисицы (Collins, 1982) сводятся к размерным (самцы немного больше самок), при этом вариабельность самцов и самок одинакова. В задачи данной работы не входил анализ половых различий, поэтому при анализе данных мы по возможности объединяли самцов и самок.

Американский корсак (*V. velox*): 7 экз. (6 самцов, 1 самка), собранных в штате Колорадо, США (3 экз.), Монтана, США (2 экз.), Южная Дакота (1 экз.), провинции Альберта, Канада (1 экз.). Внутри вида *V. velox* существует клинальная размерная изменчивость с севера на юг, и некоторые исследователи предлагают выделять два подвида (*V. v. velox* Say 1823 и *V. v. hebes* Merriam 1902; Stromberg, Boyce, 1986), хотя четкой границы между ними нет. В более поздней работе на основе краниологических и генетических данных обосновывается объединение этих форм в одну *V. v. velox* (Dragoo et al., 1990). Все экземпляры мы объединили в единую выборку.

Американская лисица (*V. macrotis*): 13 экз. (6 самцов, 7 самок), собранных в штатах США – Юта (4 экз.), Невада (2 экз.), Калифорния (3 экз.), Баия Калифорния (4 экз.). Для *V. macrotis* предлагают выделять два подвида – более крупный *V. m. mutica* Merriam 1902, населяющий север Калифорнии, и *V. m. macrotis* Merriam 1888, населяющий остальной ареал (Waithman, Roest, 1977). Предполагается, что различия между ними обусловлены локальными особенностями климата. Эти две формы Dragoo et al. (1990) предлагают объединить в одну на основе краниологических и генетических данных. Черепа *V. macrotis* из разных локалитетов мы объединили в одну выборку.

Значимые половые различия черепа у *V. velox* и *V. macrotis* отсутствуют (Rohwer, Kilgore, 1973; Waithman, Roest, 1977; Stromberg, Boyce, 1986), поэтому самцы и самки исследовались в совокупности.

Исследованные черепа хранятся в коллекциях Зоологического музея МГУ, Москва; Зоологиче-

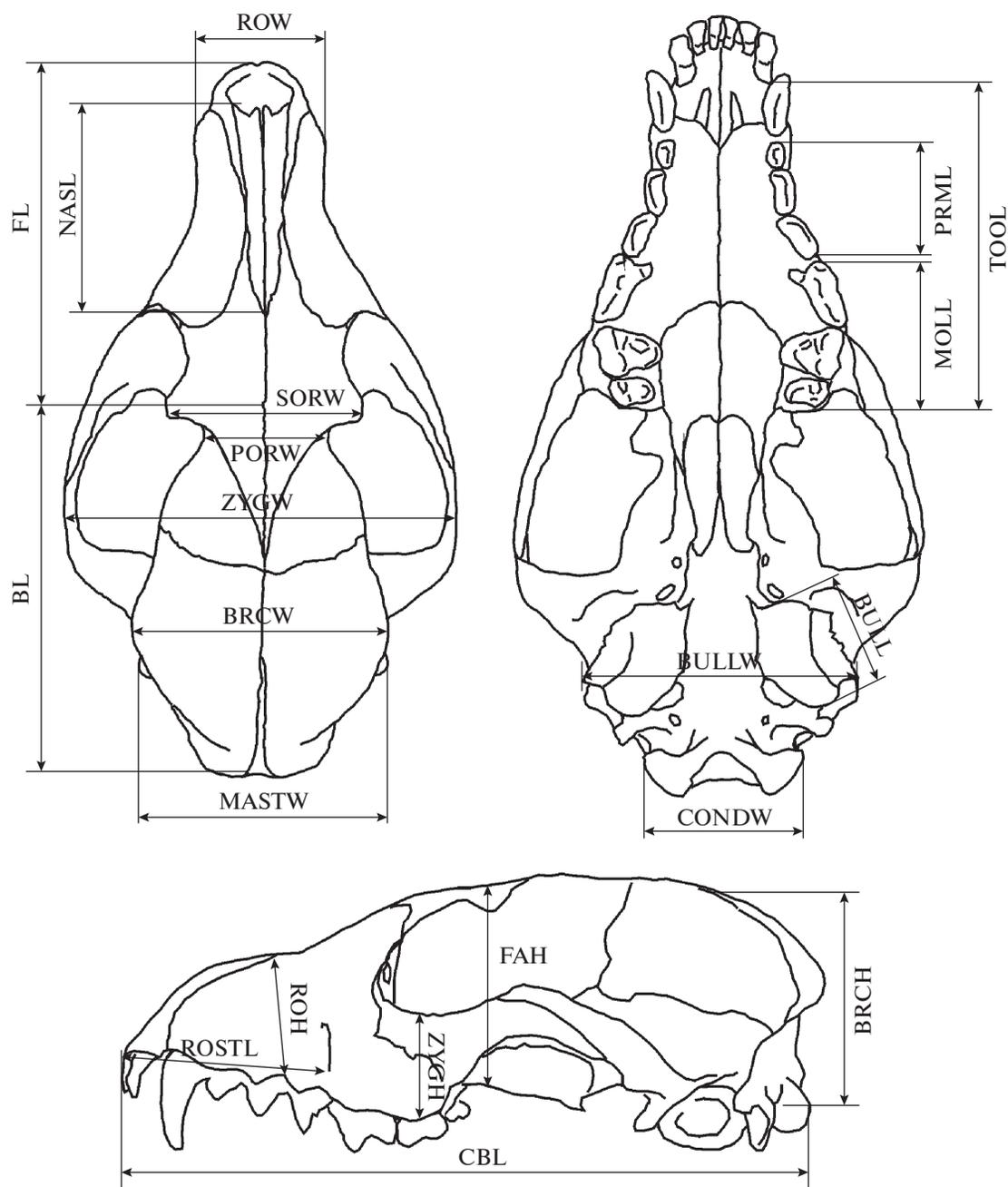


Рис. 1. Схема промеров.

ского института РАН, Санкт-Петербург, и Смитсоновского музея Естественной Истории, Вашингтон.

В качестве переменной, характеризующей размер животного, мы выбрали кондилобазальную длину черепа CBL, т.к. она хорошо коррелирует с линейными размерами тела. Выборки сравнили между собой по значению CBL с помощью t-теста Стьюдента. Далее промеры логарифмировали для линеаризации аллометрического эффекта (Huxley, 1932; Pimentel, 1979; Reyment, 1991; Klingenberg, 1996) и сопоставимости изменчивости разных выборок (Wayne et al., 1986).

Для выявления структуры изменчивости проводили анализ главных компонент на логарифмированных данных. Анализ проводили на следующих выборках: 1) только для песцов; 2) для всех исследуемых представителей рода *Vulpes* – песцов, американского корсака, американской лисицы; 3) для представителей рода *Urocyon* (серая лисица и островная лисица).

Зоологический журнал, том 100, № 5, 2021

Таблица 1. Значения кондиллобазальной длины черепа CBL для исследуемых видов и популяций

Вид/подвид	Пол	<i>N</i>	Mean	Min	Max	Std. Dev.
<i>V. l. lagopus</i>	m	60	124.62	118.00	130.00	2.77
<i>V. l. lagopus</i>	f	58	118.59	110.00	129.00	3.35
<i>V. l. semenovi</i>	m	20	129.65	122.00	137.00	4.55
<i>V. l. semenovi</i>	f	20	123.40	117.58	129.73	2.87
<i>V. l. beringensis</i>	m	20	132.20	127.00	138.00	2.84
<i>V. l. beringensis</i>	f	20	124.85	114.00	132.00	4.22
<i>U. cinereoargenteus</i>	m	7	120.07	118.75	121.28	0.88
<i>U. cinereoargenteus</i>	f	5	119.65	115.45	126.84	5.03
<i>U. cinereoargenteus</i>	—	1	121.16	121.16	121.16	—
<i>U. l. catalinae</i>	m	2	102.56	101.63	103.48	1.31
<i>U. l. catalinae</i>	f	1	102.98	102.98	102.98	—
<i>U. l. clementae</i>	f	4	92.55	89.02	95.92	2.82
<i>U. l. dickeyi</i>	m	2	99.99	99.11	100.86	1.24
<i>U. l. dickeyi</i>	f	6	94.43	86.32	98.76	4.54
<i>V. velox</i>	m	6	111.92	108.73	117.64	3.35
<i>V. velox</i>	f	1	114.16	114.16	114.16	—
<i>V. macrotis</i>	m	6	111.66	107.05	118.28	4.12
<i>V. macrotis</i>	f	7	105.46	97.52	108.13	3.73

Примечания. Пол: m — самец, f — самка, *N* — число экземпляров. Mean — среднее значение, Min — минимальное значение, Max — максимальное значение, Std. Dev. — среднеквадратичное отклонение.

Для оценки морфологических дистанций рассчитывали квадратичные дистанции Махаланобиса. Для визуализации дистанций между центроидами выборок использовали кластерный анализ, метод UPGMA, на матрице квадратичных дистанций Махаланобиса.

Для избавления от размерной и связанной с ней аллометрической изменчивости использовали регрессионный анализ (Klingenberg, 2016). Проводили линейную регрессию каждого признака на кондиллобазальную длину черепа CBL отдельно для рода *Vulpes* и отдельно для рода *Urocyon*.

Далее регрессионные остатки как переменные формы, свободные от размера и связанной с ним аллометрии, анализировали также как и исходные данные. Проводили анализ главных компонент: 1) только для песцов; 2) для всех исследуемых представителей рода *Vulpes* — песцов, американского корсака, американской лисицы; 3) для представителей рода *Urocyon* (серая лисица и островная лисица). Рассчитывали квадратичные дистанции Махаланобиса между отдельными видами и островными популяциями. Для визуализации дистанций между центроидами выборок использовали кластерный анализ, метод UPGMA.

Все расчеты были проведены в программе Statistica 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение длин черепа

Средние значения кондиллобазальной длины черепа CBL для каждого вида и популяции приведены в табл. 1. Материковые песцы и серые лисицы не различаются по CBL ($t = 1.33, p = 0.19$). CBL командорских песцов достоверно ($t =$ от -5.9 до $-8.14, p < 0.01$) больше CBL материковых песцов на 4–5%. CBL островных лисиц достоверно ($t = 10.42-17.41, p < 0.01$) меньше CBL серых лисиц на 14–23%. CBL американского корсака и американской лисицы достоверно меньше CBL материкового песца ($t = 5.87, p < 0.01$ и $t = 10.90, p < 0.01$ соответственно) на 8–11%. Американский корсак и американская лисица не различаются по значению CBL ($t = 1.89, p = 0.07$)

Многомерный анализ логарифмированных данных (размерная изменчивость включена в анализ)

Анализ главных компонент

Песец *V. lagopus* (*V. l. lagopus*, *V. l. semenovi*, *V. l. beringensis*)

90% общей изменчивости приходится на первые 11 осей главных компонент из 21-й оси. На первую главную компоненту (PC1) приходится 48.58% общей изменчивости, на вторую главную компоненту (PC2) — 12.95%, на третью главную компоненту (PC3) — 5.57%. Различия между материковым и островными подвидами прихо-

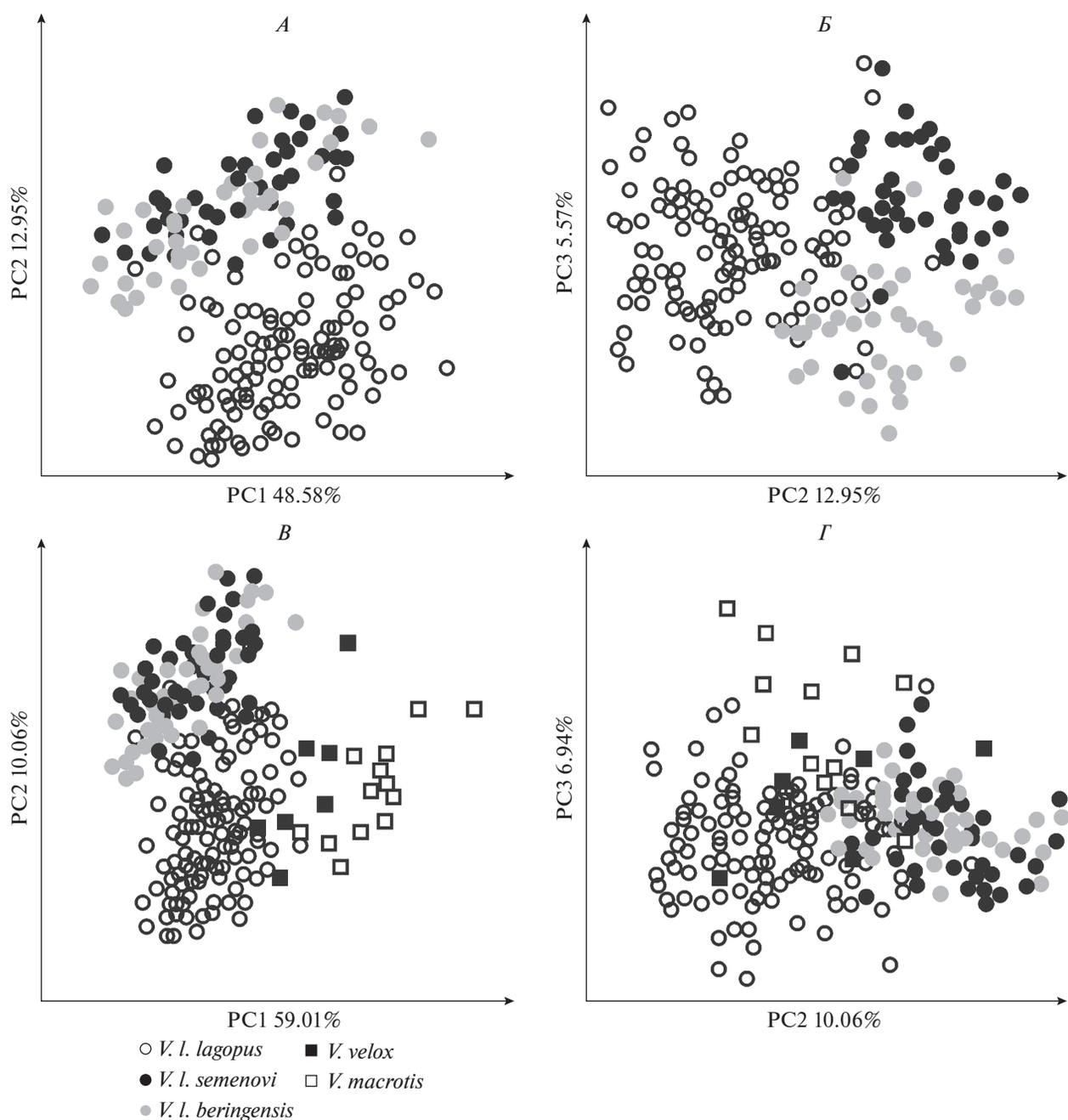


Рис. 2. Распределение экземпляров в пространстве первых трех главных компонент (PC1–PC3) логарифмированных признаков у видов рода *Vulpes*: А – песец *V. lagopus*, PC1–PC2; Б – песец *V. lagopus*, PC2–PC3; В – род *Vulpes* (виды *V. lagopus*, *V. velox*, *V. macrotis*), PC1–PC2; Г – род *Vulpes*, PC2–PC3.

дятся на PC1, PC2 и PC3 (рис. 2А, 2Б). Песцы о-в Медный отличаются от материковых песцов и песцов о-в Беринга по оси PC3.

Род *Vulpes* (*V. lagopus*, *V. velox*, *V. macrotis*)

90% общей изменчивости приходится на 8 первых осей главных компонент из 21-й оси. На PC1 приходится 59.01% изменчивости, PC2 – 10.06%, PC3 – 6.94%. Различия между подвидами

и видами приходятся на PC1 и на PC2 (рис. 2В, 2Г). Американский корсак и американская лисица отличаются от материкового песца по оси PC1, а также несколько обособлены друг от друга по PC1. Американская лисица обособлена от материкового песца также по PC3. Американский корсак и американская лисица обособлены от командорских песцов по всем трем первым осям главных компонент (PC1–PC3).

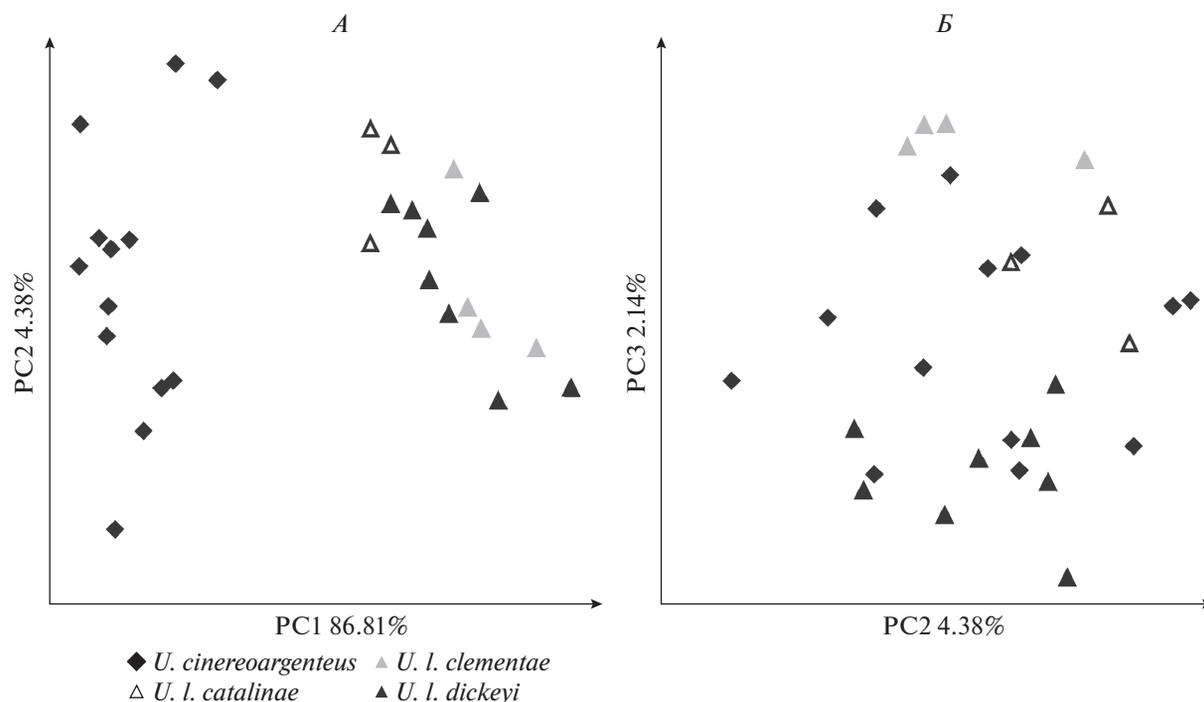


Рис. 3. Распределение экземпляров в пространстве первых трех главных компонент (PC1–PC3) логарифмированных признаков у видов рода *Urocyon* (*U. cinereoargenteus*, *U. littoralis*): А – PC1–PC2, Б – PC2–PC3.

Род *Urocyon* (*U. cinereoargenteus*, *U. littoralis*)

90% изменчивости приходится на первые две оси главных компонент из 21-й оси. На PC1 приходится 86.81% изменчивости, на PC2 – 4.38%, PC3 – 2.14%. Серая лисица и популяции островной лисицы различаются по PC1 и полностью перекрываются по осям PC2 и PC3 (рис. 3).

Анализ межгрупповых дистанций

Матрица квадратичных дистанций Махаланобиса приведена в табл. 2. Дерево, построенное на основе этой матрицы, изображено на рис. 4. Роды *Vulpes* и *Urocyon* обособлены друг от друга. Квадратичные дистанции Махаланобиса между материковыми видами этих двух родов составляют 198.81–214.91. Каждый вид внутри рода также хорошо обособлен друг от друга. В роде *Vulpes* американский корсак и американская лисица ближе друг к другу (дистанция 47.83), чем каждый из этих видов к материковому песцу (73.03 и 96.96 соответственно). Квадратичные дистанции Махаланобиса между серой лисицей и тремя островными популяциями островной лисицы составляет 75.20–128.45. Дистанции между тремя островными популяциями островной лисицы составляют 34.15–39.63. Квадратичные дистанции Махаланобиса между материковым песцом и командорскими песцами соответствуют 28.62–35.01. Дистанция между островными песцами – о-в Медный и о-в Беринга – меньше и равна 25.97.

Регрессионный анализ

Значение коэффициентов корреляции R между всеми признаками и СВЛ и их достоверность, полученные в результате проведения линейной регрессии для родов *Vulpes* и *Urocyon* отдельно, приведены в табл. 3. Для всех признаков коэффициент корреляции с СВЛ выше в роде *Urocyon* по сравнению с родом *Vulpes*.

Многомерный анализ регрессионных остатков (размерная изменчивость и простая аллометрия исключены из анализа)

Песец *V. lagopus* (*V. l. lagopus*, *V. l. semenovi*, *V. l. beringensis*)

90% изменчивости приходится на первые 14 осей главных компонент из 20. На PC1 – 22.94% изменчивости, PC2 – 14.92%, PC3 – 8.65%. Корректировка размерной и связанной с ней аллометрической изменчивости уменьшает на 25.64% долю изменчивости, приходящуюся на PC1. После корректировки размерной изменчивости различия между материковым и командорскими подвидами песца сохраняются и приходятся на оси PC1, PC2 и PC3 (рис. 5А, 5Б). О-в Медный в этом случае лучше дифференцирован по осям PC1–PC3 от материкового песца, чем о-в Беринга.

Род *Vulpes* (*V. lagopus*, *V. velox*, *V. macrotis*)

90% изменчивости приходится на 13 первых осей главных компонент из 20. На PC1 – 23.65%, PC2 – 17.88%, PC3 – 8.53%. Таким образом, кор-

Таблица 2. Матрица дистанций между исследуемыми выборками на логарифмированных данных. Ниже диагонали – квадратичные дистанции Махаланобиса, выше диагонали – F-значения. Все дистанции между выборками достоверны на уровне значимости $p < 0.01$

Вид/подвид	<i>V. l. lagopus</i>	<i>V. l. semenovi</i>	<i>V. l. beringensis</i>	<i>V. velox</i>	<i>V. macrotis</i>	<i>U. cinereoargenteus</i>	<i>U. l. catalinae</i>	<i>U. l. clementae</i>	<i>U. l. dickeyi</i>
<i>V. l. lagopus</i>		45.60	37.28	21.04	49.50	110.38	27.04	30.34	66.37
<i>V. l. semenovi</i>	35.01		22.65	31.91	69.01	86.44	26.32	32.45	58.55
<i>V. l. beringensis</i>	28.62	25.97		27.64	66.16	85.54	25.37	28.61	54.49
<i>V. velox</i>	73.03	122.84	106.41		9.49	42.63	18.35	15.34	33.45
<i>V. macrotis</i>	96.96	161.32	154.66	47.83		56.34	19.63	20.30	42.58
<i>U. cinereoargenteus</i>	216.20	202.07	199.97	214.91	198.81		7.99	17.13	19.77
<i>U. l. catalinae</i>	212.01	216.28	208.51	200.36	184.72	75.20		2.96	3.25
<i>U. l. clementae</i>	179.85	204.65	180.46	138.19	152.19	128.45	39.63		4.13
<i>U. l. dickeyi</i>	203.19	201.43	187.46	205.49	197.22	91.55	34.15	35.52	

ректировка размерной и связанной с ней аллометрической изменчивости уменьшает на 35.36% долю изменчивости, приходящуюся на PC1. Американский корсак в значительной степени перекрывается с песцами о. Беринга по осям PC1 и PC2 и отличается от песцов по PC3 (рис. 5B, 5I). Американская лисица заметно отделена и от всех песцов, и от американского корсака по осям PC1–PC2.

Род *Urocyon* (*U. cinereoargenteus*, *U. littoralis*)

90% изменчивости приходится на первые 10 осей главных компонент. На PC1 – 23.11%, PC2 – 15.68%, PC3 – 11.84%. Корректировка размерной и связанной с ней аллометрической изменчивости уменьшает на 63% долю изменчивости, приходящуюся на PC1. Два вида – серая лисица и островная лисица, а также отдельные

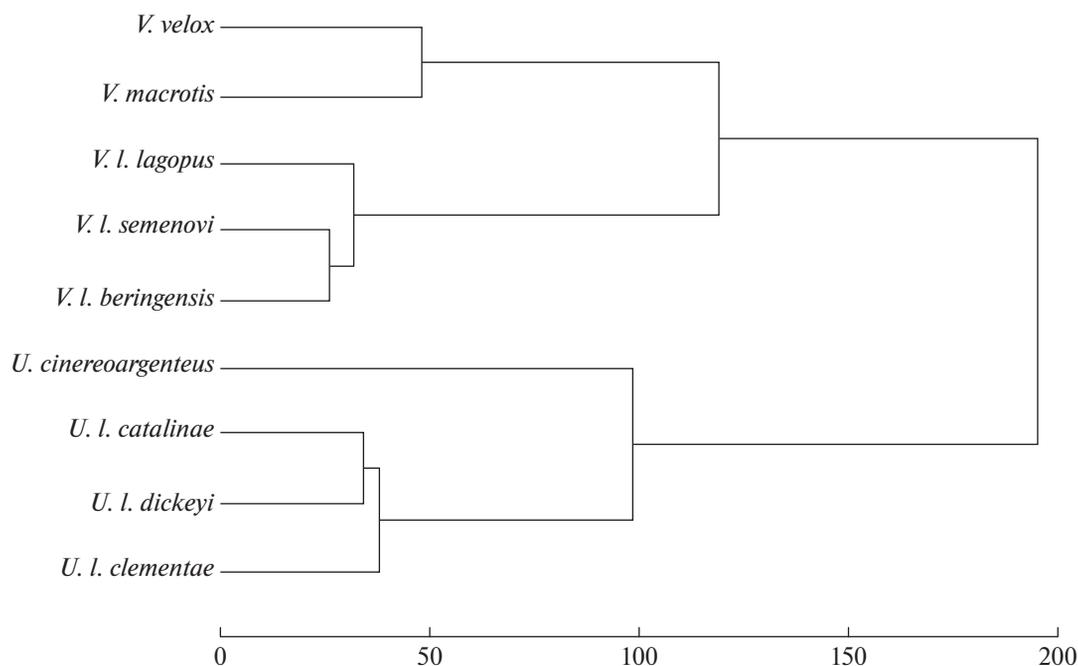


Рис. 4. Кластерный анализ, метод UPGMA, логарифмированных признаков.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции (R) между СВЛ и другими промерами черепа для рода *Vulpes* (число экземпляров $N = 218$) и *Urocyon* ($N = 28$)

Промеры	<i>Vulpes</i>		<i>Urocyon</i>	
	R	p	R	p
FL	0.87	0.000	0.98	0.000
BL	0.82	0.000	0.98	0.000
TOOL	0.81	0.000	0.90	0.000
PRML	0.58	0.000	0.90	0.000
MOLL	0.80	0.000	0.91	0.000
NASL	0.70	0.000	0.97	0.000
ROSTL	0.88	0.000	0.98	0.000
ZYGW	0.69	0.000	0.98	0.000
BRCW	0.23	0.001	0.95	0.000
SORW	0.63	0.000	0.93	0.000
ROW	0.83	0.000	0.90	0.000
MASTW	0.87	0.000	0.98	0.000
BULLW	0.82	0.000	0.98	0.000
CONDW	0.87	0.000	0.92	0.000
BULL	0.19	0.005	0.94	0.000
BRCH	0.08	0.260	0.91	0.000
FAH	0.81	0.000	0.91	0.000
ZYGH	0.79	0.000	0.85	0.000
ROH	0.85	0.000	0.92	0.000
PORW	0.22	0.001	0.47	0.011

Примечания. Уровни значимости $p < 0.01$ выделены курсивом.

популяции островной лисицы полностью перекрываются в пространстве осей PC1, PC2 и PC3 (рис. 6).

Анализ межгрупповых дистанций

Матрица квадратичных дистанций Махаланобиса приведена в табл. 4. Дерево, построенное на основе этой матрицы, изображено на рис. 7. Роды *Vulpes* и *Urocyon* перестали быть обособлены друг от друга. Квадратичные дистанции Махаланобиса между материковыми видами этих двух родов составляют 3.23–30.96. Дистанции между всеми тремя материковыми видами рода *Vulpes* (*V. lagopus*, *V. velox*, *V. macrotis*) близки и составляют 29.95–43.91. Квадратичные дистанции Махаланобиса между серой лисицей и тремя островными популяциями островной лисицы соответствует 4.88–21.21. Дистанции между тремя островными популяциями островной лисицы составляют 29.10–29.99. Квадратичные дистанции Махаланобиса между материковым песцом и командорскими песцами соответствуют 16.15–22.11. Дистанция между островными песцами о-ва Медный и о-ва Беринга – равна 25.82.

ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные методы анализа линейных промеров черепа

Животные изменчивы по размеру и форме тела. Это, в частности, относится к черепу и другим частям скелета. Изменчивость формы, связанная с размером, является аллометрической (Huxley, 1924, 1932; Huxley, Teissier, 1924; Klingenberg, 1996,

Таблица 4. Матрица дистанций между исследуемыми выборками на регрессионных остатках

Вид/подвид	<i>V. l. lagopus</i>	<i>V. l. semenovi</i>	<i>V. l. beringensis</i>	<i>V. velox</i>	<i>V. macrotis</i>	<i>U. cinereoargenteus</i>	<i>U. l. catalinae</i>	<i>U. l. clementae</i>	<i>U. l. dickeyi</i>
<i>V. l. lagopus</i>		23.75	22.19	13.35	16.13	1.74	2.63	2.40	2.87
<i>V. l. semenovi</i>	22.11		23.75	11.55	10.32	5.57	3.59	4.98	4.43
<i>V. l. beringensis</i>	16.15	25.82		7.32	7.79	3.76	3.61	3.23	3.65
<i>V. velox</i>	43.91	42.15	26.73		8.38	6.48	5.04	3.17	7.59
<i>V. macrotis</i>	29.95	22.88	17.27	40.02		5.38	3.65	4.73	4.70
<i>U. cinereoargenteus</i>	3.23*	12.35	8.33	30.96	17.99		2.38	1.60	1.11
<i>U. l. catalinae</i>	19.57	27.95	28.16	52.22	32.53	21.21		2.22	2.92
<i>U. l. clementae</i>	13.47	29.75	19.33	27.11	33.63	11.34*	28.14		3.68
<i>U. l. dickeyi</i>	8.32	14.44	11.91	44.22	20.66	4.88*	29.10	29.99	

Примечания. Ниже диагонали – квадратичные дистанции Махаланобиса, выше диагонали – F-значения. Дистанции между группами, различия между которыми недостоверны, отмечены *: *U. cinereoargenteus* – *V. lagopus*, $p = 0.029$; *U. cinereoargenteus* – *U. l. clementae*, $p = 0.055$; *U. cinereoargenteus* – *U. l. dickeyi*, $p = 0.338$. Остальные дистанции между выборками достоверны на уровне значимости $p < 0.01$.

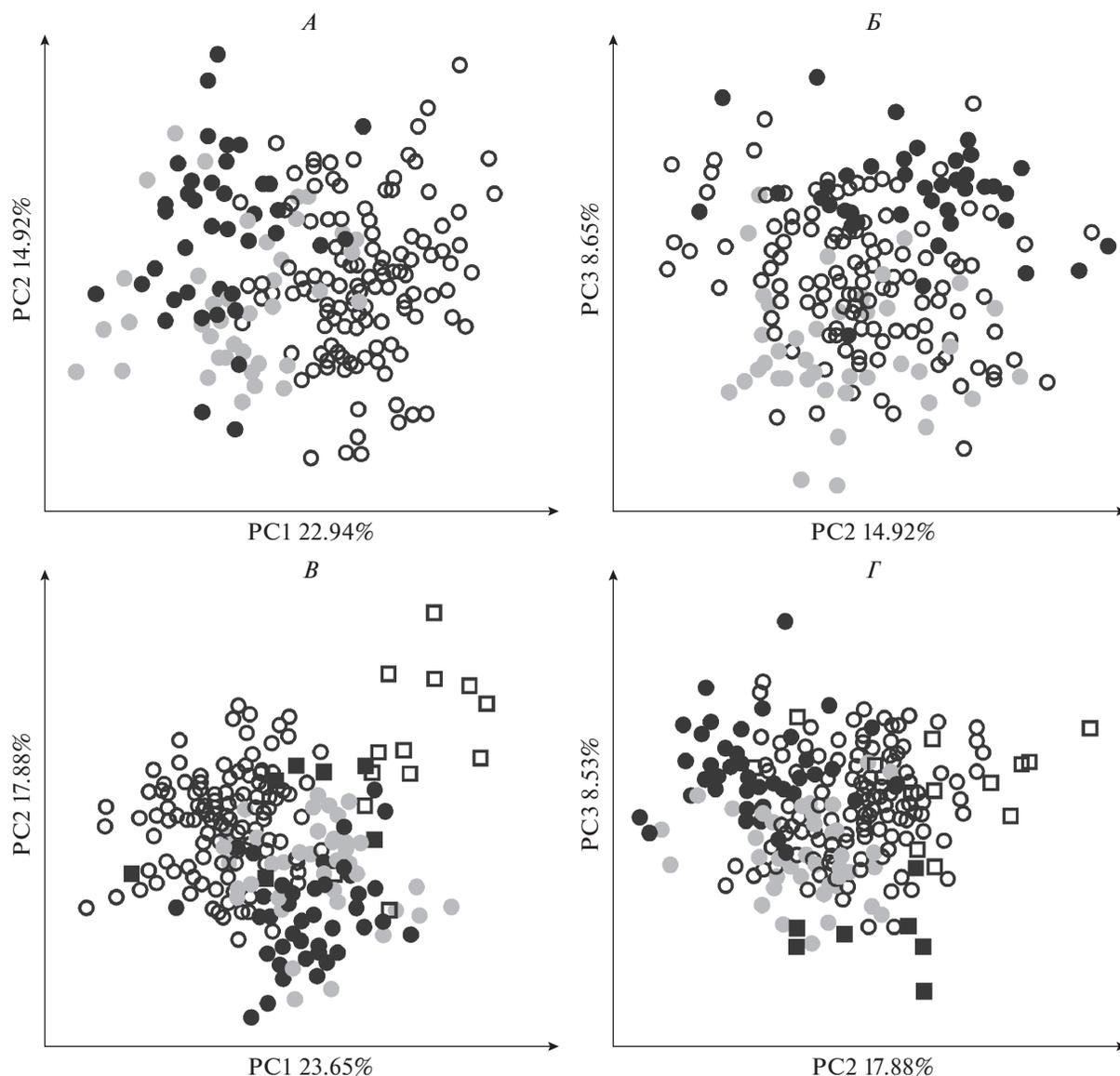


Рис. 5. Распределение экземпляров в пространстве первых трех главных компонент (PC1–PC3) регрессионных остатков для представителей рода *Vulpes*: А – песец (*V. lagopus*), оси PC1–PC2; Б – песец (*V. lagopus*), оси PC2–PC3; В – род *Vulpes* (виды *V. lagopus*, *V. velox*, *V. macrotis*), оси PC1–PC2; Г – род *Vulpes* (виды *V. lagopus*, *V. velox*, *V. macrotis*), оси PC2–PC3. Обозначения выборок такие же как на рис. 2.

2016). Изменчивость формы, не связанная с размером, является не аллометрической изменчивостью. Как правило, размерная изменчивость берет на себя большую часть общей изменчивости при работе с линейными промерами. Для того чтобы исследовать изменчивость формы, недостаточно удалить изометрический размер из данных, т.к. изменчивость формы, определяемая аллометрической зависимостью от размера, остается в данных. Общепринятый способ работы с аллометрией на линейных промерах – это регрессионный анализ, позволяющий получать аллометрические зависимости для отдельных признаков (Claude, 2011; Zelditch et al., 2012; Klingenberg,

1996). Важно, что признаки при этом должны быть логарифмированы, чтобы перевести степенную аллометрическую зависимость в линейную (Huxley, 1932; Pimentel, 1979; Reyment, 1991; Klingenberg, 1996). Для коррекции размерной и аллометрической компоненты в данных используют регрессионные остатки (residuals), являющиеся переменными формы, свободными от влияния размера (Claude, 2011; Zelditch et al., 2012; Klingenberg, 1996).

В нашей работе был проведен анализ двух типов данных: 1) Логарифмированные данные. Этот анализ позволил оценить в основном раз-

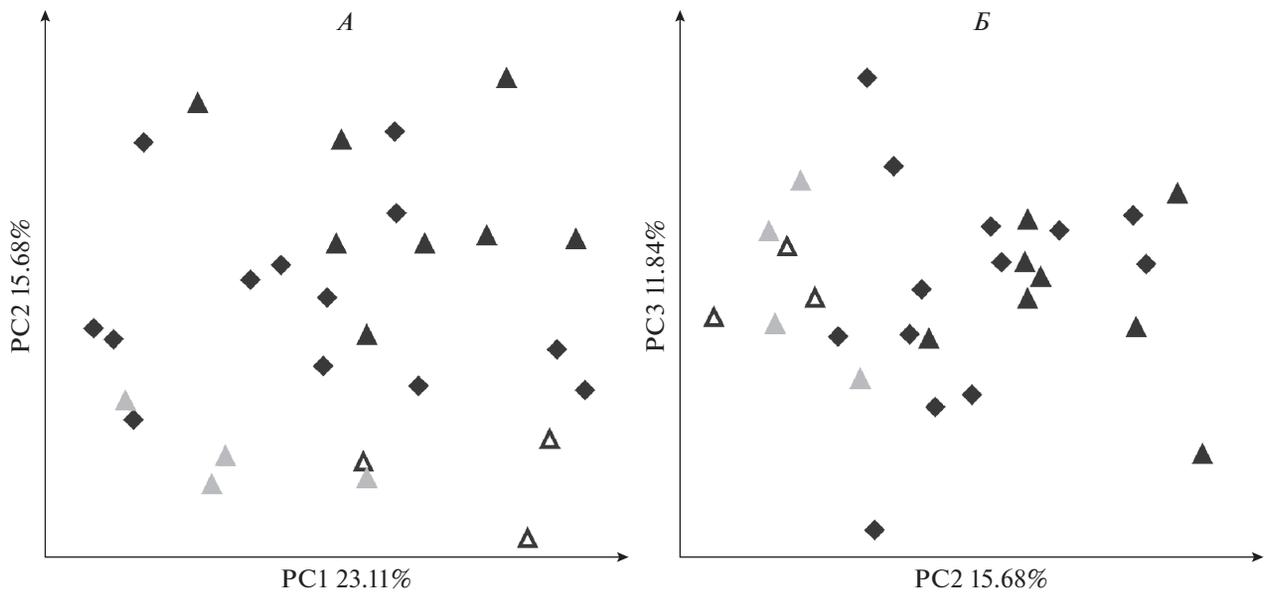


Рис. 6. Распределение экземпляров в пространстве первых трех главных компонент (PC1–PC3) регрессионных остатков для представителей рода *Urocyon*: А – оси PC1–PC2, Б – оси PC2–PC3. Обозначения выборок такие же как на рис. 3.

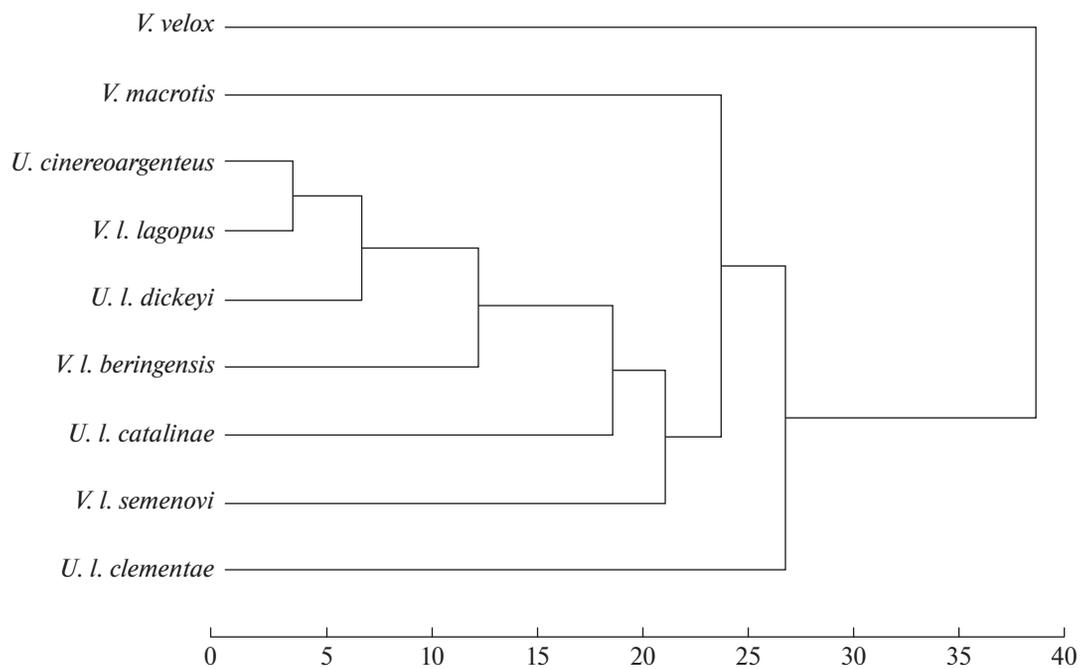


Рис. 7. Кластерный анализ, метод UPGMA, регрессионных остатков.

мерную изменчивость, вклад которой в общую изменчивость наибольший; 2) Регрессионные остатки. Этот анализ позволил оценить изменчивость формы, не зависящую от размерной изменчивости. Без такого разделения оценить изменчивость формы невозможно, т.к. все линейные промеры в той или иной степени скоррелированы с размерной изменчивостью.

Некоторые исследователи для разделения изменчивости размера и формы предлагают использовать анализ главных компонент (Atchley et al., 1981; Jolicœur, 1963). Действительно, первая главная компонента берет на себя значительную долю размерной изменчивости (PC1), а изменчивость формы распределяется по остальным главным компонентам. Это хорошо видно и при ана-

Таблица 5. Сопоставление дистанций Махаланобиса между выборками, полученными Wayne et al. 1991 (первое значение) и в данной работе (значение после косой черты)

Вид/подвид	<i>U. cinereoargenteus</i>	<i>U. l. catalinae</i>	<i>U. l. clementae</i>
<i>U. l. catalinae</i>	9.58/8.67		
<i>U. l. clementae</i>	12.41/11.33	6.38/6.30	
<i>U. l. dickeyi</i>	11.8/9.57	5.26/5.84	5.26/5.96

лизе наших данных. Тем не менее важно помнить, что это разделение не полное. На PC1 также приходится некоторая часть изменчивости формы, а на остальные главные компоненты – часть размерной изменчивости (Somers, 1989; Claude et al., 1996).

Анализ главных компонент – стандартный метод для анализа структурированности изменчивости (Marcus, 1990; Zelditch et al., 2012). Анализ числа осей, берущих на себя основную долю изменчивости, анализ долей изменчивости, распределенных на первых главных компонентах (PC1–PC3, несущих основную нагрузку по изменчивости), позволил сравнить амплитуду и структуру различий в группах материковые песцы – командорские песцы, серые лисицы – островные лисицы, песцы – американский корсак – американская лисица. Сопоставление результатов анализа главных компонент на логарифмированных данных и регрессионных остатках позволило оценить роль размерной изменчивости в этих группах.

Краниологическая изменчивость песцов (*V. l. lagopus*, *V. l. semenovi*, *V. l. beringensis*)

Командорские песцы несколько крупнее материковых песцов (Огнев, 1931; Цалкин, 1944). Если судить по длине черепа, то разница составляет 4–5%. Песцы Командорских о-вов отличаются от материковых песцов формой черепа, и эти различия не определяются аллометрической изменчивостью (Нанова, 2008, 2009; Martin-Serra et al., 2019). Песцы о-ва Медный и о-ва Беринга различаются между собой по форме черепа (но не по размеру), но эти различия слабее, чем различия обеих этих островных популяций и материковых песцов (Загребельный, Пузаченко, 2006; Пузаченко, Загребельный, 2008; Nanova, Prôa, 2017; Nanova et al., 2017; Martin-Serra et al., 2019). Песец о-ва Медный наиболее сильно отличается по пропорциям черепа от материковых песцов. Как было показано ранее, эти особенности пропорций черепа песца о-ва Медный формируются как особенности индивидуальных возрастных траекторий (Нанова, 2010). После коррекции размерной изменчивости различия между командорскими и материковыми песцами сохраняются, что показывают результаты анализа главных компонент и анализ дистанций Махаланобиса.

Изменчивость в роде *Urocyon* (*U. cinereoargenteus*, *U. littoralis*)

Морфологические различия черепа серой и островной лисиц изучены на логарифмированных признаках в работе Wayne et al. (1991), т.е. исследовалась вся изменчивость в совокупности без выделения размерной изменчивости и изменчивости формы. Авторами было показано, что серые и островные лисицы хорошо различаются морфологически, в частности серые лисицы значительно крупнее островных лисиц.

Для оценки того, насколько устойчив результат по оценке краниометрической изменчивости в роде *Urocyon*, мы сравнили дистанции между группами, полученные в настоящей работе, и дистанции между группами, полученные Wayne et al. (1991). В исследовании Wayne et al. (1991) использовались дистанции Махаланобиса, а в нашей работе рассчитывались квадратичные дистанции Махаланобиса. Для сопоставления результатов был извлечен корень из квадратичных дистанций Махаланобиса, полученных в данной работе для тех популяций *Urocyon*, что были нам доступны. Сравнение дистанций для соответствующих групп приведено в табл. 5. Как видно, дистанции, полученные в данной работе и Wayne et al. (1991), очень близки. Т.е. результат оказался устойчив даже при условии, что размер наших выборок ($N = 3–13$ экз.) меньше, чем размер выборок Wayne et al. 1991 ($N = 16–76$). Кроме того, мы использовали несколько отличающийся набор признаков. Такая схожесть результатов свидетельствует о том, что размерные различия – основной фактор изменчивости, который выявляется при анализе логарифмированных признаков.

Как видно из предыдущих работ (Wayne et al., 1991; Collins, 1983) и наших результатов, островные лисицы значительно мельче материковых серых лисиц. Если оценивать эти различия по длине черепа, то они составляют 14–23%.

Анализ изменчивости формы черепа в роде *Urocyon* ранее не проводился. Наши результаты показали, что корректировка размерной изменчивости убирает значительную долю изменчивости из данных по *Urocyon*. Во-первых, при изъятии размера из данных изменчивость становится значительно менее структурированной. Так, со включенным размером 90% общей изменчивости

приходится на первые две главные компоненты, а при изъятии размера 90% изменчивости распределяется уже на десяти первых осях. Во-вторых, при корректировке размера доля изменчивости, приходящаяся на PC1, а именно эта ось берет на себя основные размерные различия, уменьшается на 63.7% (с 86.81 до 23.11%). Для сравнения, у песцов доля изменчивости, приходящаяся на PC1, при корректировке размера снижается на 25.64% (с 48.58 до 22.94%). В-третьих, при корректировке данных на размер серая лисица и островная лисица полностью перекрываются между собой в пространстве первых трех главных компонент (PC1—PC3). Островные лисицы также полностью перекрываются между собой. Это подтверждается и анализом дистанций, которые становятся минимальными и не достоверными.

Полученные результаты анализа изменчивости в роде *Urocyon* показывают, что основные различия между серыми лисицами и островными лисицами обусловлены размерной и связанной с ней аллометрической изменчивостью. Различия по форме черепа между серыми и островными лисицами отсутствуют.

Сравнение изменчивости островных популяций у песцов и в роде *Urocyon*

Наши данные показали, что размерные различия между островными и серыми лисицами выражены значительно сильнее, чем между командорскими и материковыми песцами. Так, командорские песцы на 4–5% крупнее материковых песцов. Островные лисицы на 14–23% мельче серых лисиц. Согласно нашим данным, различия в форме черепа выражены значительно сильнее между командорскими песцами и материковыми песцами, чем между островными лисицами и серыми лисицами. Фактически, различий по форме черепа между островными и серыми лисицами мы не обнаружили. Тогда так различия в форме черепа хорошо выражены между командорскими песцами и материковыми песцами. Особенно заметно по форме черепа отличается песец о-в Медный.

Изменения размеров животных на островах — распространенное явление (Foster, 1964). Для млекопитающих отмечена общая закономерность, названная островным правилом (“island rule”; Lomolino, 1985), уменьшения размеров тела на островах для крупных животных и увеличения размеров на островах для мелких животных. Уменьшение или увеличение размеров тела на островах может происходить достаточно быстро по сравнению с темпами эволюции на материке (Millien, 2006). Изменение размеров тела в условиях островной изоляции и островное правило обусловлено многими экологическими факторами (Lomolino, 1985; Adler, Levins, 1994; Meiri et al., 2004), основной из которых — обедненная среда

обитания на островах. Как правило, острова характеризуются ограниченностью кормовых ресурсов, сниженным прессом хищников и уровнем межвидовой конкуренции. Следует иметь в виду, что каждый частный случай имеет свои особенности, которые могут изменить направление изменчивости на противоположное.

Песец и серая лисица относятся к животным среднего размерного класса, между собой по размеру они очень близки. Заселив острова, предки островных лисиц значительно уменьшились в размерах (Collins, 1983). Во многом это может объясняться ограниченностью кормовых ресурсов этих лисиц на островах. Так, фауна позвоночных животных островов Чаннел обеднена (Weniger, Johnson, 1980). Значительную часть рациона островных лисиц составляют насекомые и фрукты (Laughrin, 1977; Moore, Collins, 1995). Для серых лисиц, напротив, млекопитающие являются основным кормовым ресурсом (Fritzell, Haroldson, 1982). Размер тела и скоррелированный с ним размер черепа — важный отличительный признак между островными и серыми лисицами. Однако по форме черепа эти два вида не различаются.

Командорские песцы, напротив, увеличились в размере по сравнению с материковыми песцами (Огнев, 1931; Цалкин, 1944; Vibe, 1967; Frafjord, 1993). При этом размерные различия у материковых и островных песцов выражены слабее по сравнению с различиями у серых и островных лисиц. С другой стороны, командорские песцы хорошо отличаются от материковых песцов по форме черепа (Нанова, 2008, 2009; Martin-Serra et al., 2019), не связанной с размером, что стало возможно выявить с помощью современных методов разделения размера и формы. В наших предыдущих работах было показано, что особенности формы черепа командорских песцов могли сформироваться как результат комплекса причин — эффекта основателя и отбора, сформировавшего адаптации к питанию крупной добычей (Nanova et al., 2017; Nanova, Prda, 2017). Грызуны — основной корм песцов в материковой тундре — отсутствовали на Командорских о-вах до открытия их человеком, а на о-в Медный отсутствуют до сих пор. Основным кормовым ресурсом в период размножения для командорских песцов служат колонии морских птиц (Загребельный, 2000; Нанова, 2006; Гольцман и др., 2010), в основном глупыша, а в зимнее время — выбросы моря, в основном, трупы морских млекопитающих. Череп командорских песцов (особенно песца о-в Медный) более устойчив к нагрузкам, позволяет развивать большую силу укуса и эффективнее удерживать и разделять добычу (Nanova et al., 2017). Прохождение командорских песцов через бутылочные горлышки численности, характерные для островных популяций, могли эффективно фиксировать результаты отбора, тем самым ускоряя

темпы эволюции на островах (Prôa, Nanova, 2020). Увеличение размеров командорских песцов также может быть связано с питанием более крупной добычей.

Изменчивость близких видов в роде *Vulpes*

Мы сравнили степень краниологических различий между командорскими и материковыми песцами, с одной стороны, и между тремя близкими видами — песцом (материковым), американским корсаком и американской лисицей, с другой стороны. Наши результаты показали, что краниологические различия между командорскими и материковыми песцами сопоставимы по степени своей выраженности с межвидовыми различиями песца, американского корсака и американской лисицы.

Американский корсак и американская лисица меньше материкового песца (различия на 8–11%), при этом между собой не различаются по размеру черепа. Командорские песцы крупнее материкового песца (различия на 4–5%). Анализ изменчивости формы показал, что американский корсак и американская лисица хорошо различаются между собой именно по форме черепа. Песцы также близки по форме черепа к этим двум видам как американский корсак и американская лисица между собой. Различия по форме черепа между песцами командорских островов и материковым песцом сопоставимы с различиями по форме черепа между песцом, американским корсаком и американской лисицей.

Песец, американский корсак и американская лисица — близкие виды, их возраст составляет 200–500 тысяч лет. В настоящее время ареал песца циркумполярен и не соприкасается с ареалами двух других рассматриваемых видов. Несмотря на то, что песец приобрел ряд выраженных морфологических адаптаций к условиям Арктики (благодаря которым его ранее даже выделяли в отдельный род *Alopex*), по краниологическим признакам он очень близок к своим сестринским видам — американскому корсаку и американской лисице. Ареалы американского корсака и американской лисицы разделены географическим барьером, но в некоторых местах соприкасаются. Существует несколько точек зрения на их таксономию — одни исследователи предлагали рассматривать их как подвиды или полувиды одного надвидового комплекса (Packard, Bowers, 1970; Rohwer, Kilgore, 1973; Dragoo et al., 1990), другие же — как самостоятельные виды (Geffen et al., 1992; Mercure et al., 1993; Bardeleben et al., 2005). В настоящий момент принята точка зрения о видовом статусе американского корсака и американской лисицы (Wozencraft, 2005; Sillero-Zubiri, 2009).

Командорские песцы изолированы от материка, видимо, с момента последнего оледенения,

т.е. около 10 тысяч лет. При этом морфологические отличия черепа островных песцов соответствуют изменениям между материковыми видами возрастом 200–500 тысяч лет. Данный факт подтверждает точку зрения, что эволюция на островах происходит ускоренными темпами (Millien, 2006; Cardini et al., 2007).

Сравнительный анализ краниологической изменчивости нескольких видов лисиц и лисоподобных хищников показал, что:

1) Уровень различий между командорскими песцами и материковым песцом сходен с уровнем различий между островным и материковым видами рода *Urocyon*. Различия в этих группах носят разный характер. В роде *Urocyon* хорошо выражены размерные различия и отсутствуют различия в форме черепа, не связанной с размерами. У командорских и материковых песцов присутствуют размерные различия, хотя они не столь резки, как в роде *Urocyon*. Командорские песцы отличаются от материковых по форме черепа. Особенно эти отличия выражены у песца о-ва Медный.

2) Уровень краниологических различий между командорскими и материковыми песцами сопоставим с уровнем краниологических различий в группе хорошо различимых видов — песец, американский корсак, американская лисица, возраст которых составляет 200–500 тысяч лет.

Уровень морфологических различий между командорскими песцами и материковым песцом соответствует видовому. Этот факт свидетельствует в пользу правомерности выделения Огневым (1931) командорских песцов в отдельный вид *Vulpes beringensis* Merriam 1902 с двумя подвидами *V. b. semenovi* Ognev 1931 (о-в Медный) и *V. b. beringensis* Merriam 1902 (о-в Беринга).

Однако для окончательного подтверждения данного факта нужен сравнительный генетический анализ. В настоящий момент, несмотря на то, что филогенетика семейства Canidae — крайне популярная область исследований, данные, позволяющие напрямую сопоставить уровень генетических различий между командорскими и материковыми песцами и другими близкими видами, отсутствуют. Исследования разных видов проводили на разных участках генома и разными методами (Dragoo et al., 1990; Geffen et al., 1992; Mercure et al., 1993; Bardeleben et al., 2005; Wayne et al., 1991; Geffen et al., 2007). В работе Geffen et al. (2007) по циркумполярной изменчивости песцов показано с использованием контрольного региона mtDNA и 11 микросателлитных локусов, что командорские песцы значительно дистанцированы от всех остальных песцов, включая другие островные популяции. При этом генетически между собой песцы о-в Медный и о-в Беринга ближе, чем с остальными песцами. Для оценки того, насколько сильно морфологически командорские

песцы дифференцированы от материковых по сравнению с другими изолированными популяциями, необходим комплексный анализ морфологической изменчивости островных песцов на всем циркумполярном ареале.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (19-04-00111-а) и гранта МГУ имени М.В. Ломоносова для поддержки ведущих научных школ МГУ “Депозитарий живых систем Московского университета” в рамках Программы развития МГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гетнер В.Г., Наумов Н.П., 1967. Млекопитающие СССР. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа. 1003 с.
- Гольцман М.Е., Нанова О.Г., Сергеев С.Н., Шиенок А.Н., 2010. Использование кормовых ресурсов репродуктивными семьями песцов (*Alopex lagopus semenovi* Ognev 1931, Mammalia: Canidae) на о-ве Медный (Командорские о-ва) // Зоологический журнал. Т. 89. № 10. С. 1246–1263.
- Загребельный С.В., 2000. Командорские подвиды песца (*Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 и *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931): особенности островных популяций. Дис. ... канд. биол. наук. МГУ им. Ломоносова. 166 с.
- Загребельный С.В., Пузаченко А.Ю., 2006. Изменчивость черепа песцов беринговского *Alopex lagopus beringensis*, медновского *A. l. semenovi* и материкового *A. l. lagopus* подвидов (Carnivora, Canidae) // Зоологический журнал. Т. 85. № 8. С. 1007–1023.
- Нанова О.Г., 2006. Использование песцом (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931) кормовых ресурсов на о-ве Медный (Командорские о-ва). Дипломная работа. Москва, МГУ имени М.В. Ломоносова. 68 с.
- Нанова О.Г., 2008. Анализ изменчивости щечных зубов трех видов псовых (Mammalia: Canidae) методами стандартной и геометрической морфометрии // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 49. С. 413–427.
- Нанова О.Г., 2009. Структура морфологического разнообразия признаков черепа и зубов трех видов хищных млекопитающих (Mammalia: Carnivora). Дис. ... канд. биол. наук. МГУ им. Ломоносова. 222 с.
- Нанова О.Г., 2010. Возрастная изменчивость морфометрических признаков черепа материкового песца (*Alopex lagopus lagopus*) и песца командорских островов (*A. l. beringensis*, *A. l. semenovi*; Mammalia) // Зоологический журнал. Т. 89. № 7. С. 871–881.
- Огнев С.И., 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. М.-Л.: Главнаука. 776 с.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В., 2008. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, Carnivora, Canidae) Евразии // Зоологический журнал. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Рязанов Д.А., 2002. Песец (*Alopex lagopus*) Командорских островов // Зоологический журнал. Т. 81. № 7. С. 878–887.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоологический журнал. Т. 23. № 4. С. 156–169.
- Adler G.H., Levins R., 1994. The island syndrome in rodent populations // The Quarterly Review of Biology. V. 69. P. 473–490.
- Atchley W.R., Rutledge J.J., Cowley D.E., 1981. Genetic components of size and shape. 2. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull // Evolution. V. 35. № 6. P. 1037–1055.
- Audet A.M., Robbins B.C., Larivière S., 2002. *Alopex lagopus* // Mammalian Species. V. 713. P. 1–10.
- Bardeleben C., Moore R.L., Wayne R.K., 2005. A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 37. P. 815–831.
- Cardini A., Thorington R.W., Polly P.D., 2007. Evolutionary acceleration in the most endangered mammal of Canada: speciation and divergence in the Vancouver Island marmot (Rodentia, Sciuridae) // Journal of Evolutionary Biology. V. 20. P. 1833–1846.
- Claude J., 2011. Morphometrics with R. NY: Springer. 316 p.
- Claude J., Jolliffe I.T., Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M., 1996. Multivariate analyses of morphometric turtle data – size and shape // Advances in Morphometrics. Marcus L.F., Corti M., Loy A., Naylor G.J.P., Slice D.E. (Eds) P. 529–546.
- Collins P.W., 1982. Origin and differentiation of the island fox: A study on evolution in insular populations. Santa Barbara, California: University of California. Master’s Thesis. 303 p.
- Collins P.W., 1983. The origin of island foxes. Santa Barbara Museum of Natural History Museum Bulletin. V. 59. P. 1–2.
- Dalén L., Fuglei E., Hersteinsson P., Kapel C.M.O., Roth J.D., Samelius G., Tannerfeldt M., Angerbjörn A., 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox // Biological Journal of the Linnean Society. V. 84. P. 79–89.
- Daitch D.J., Guralnick R.P., 2007. Geographic variation in tooth morphology of the arctic fox, *Vulpes (Alopex) lagopus* // Journal of Mammalogy. V. 88. № 2. P. 384–393.
- Dragoo J.W., Choate J.R., Yates T.L., O’Farrell T.P., 1990. Evolutionary and Taxonomic Relationships among North American Arid-Land Foxes // Journal of Mammalogy. V. 71. № 3. P. 318–332.
- Egoscue H.J., 1979. *Vulpes velox* // Mammalian species. V. 122. P. 1–5.
- Foster B.J., 1964. Evolution of mammals on islands // Nature. V. 202. P. 234–235.
- Frafford K., 1993. Circumpolar size variation in the skull of the arctic fox *Alopex lagopus* // Polar Biology. V. 13. P. 235–238.
- Fritzell E.K., Haroldson K.J., 1982. *Urocyon cinereoargenteus* // Mammalian Species. V. 189. P. 1–8.
- Geffen E., Mercure A., Girman D.J., Macdonald D.W., Wayne R.K., 1992. Phylogenetic relationships of the fox-

- like canids: mitochondrial DNA restriction fragment, site and cytochrome beta sequence analyses // *Journal of Zoology*. V. 228. P. 27–39.
- Geffen E., Waidyaratne S., Dalén L., Angerbjörn A., Vila C., Hersteinsson P., Fuglei E., White P.A., Goltsman M.E., Kapel C.M., et al., 2007. Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox // *Molecular Ecology*. V. 16. P. 4241–4255.
- George S.B., Wayne R.K., 1991. Island foxes. A model for conservation genetics // *Terra*. V. 30. P. 18–23.
- Gimranov D.O., in press. The structure of the upper teeth of the red fox (*Vulpes vulpes*) and arctic fox (*V. lagopus*) with an analysis of dental variability in insular forms // *Russian Journal of Theriology*.
- Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Macdonald D.W., 1996. The Mednyi Arctic foxes: treating a population imperilled by disease // *Oryx*. V. 30. № 4. P. 251–258.
- Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Sergeev S.N., Volodin I.A., Macdonald D.W., 2005. “Island syndrome” in a population of arctic fox (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // *Journal of Zoology*. V. 267. P. 405–418.
- Huxley J.S., 1924. Constant differential growth-ratios and their significance // *Nature*. V. 114. P. 895–896.
- Huxley J.S., 1932. Problems of relative growth. London: Methuen. 1st edition. 276 p.
- Huxley J.S., Teissier G., 1924. Terminology of relative growth // *Nature*. V. 137. P. 780–781.
- Jolicoeur P., 1963. The multivariate generalization of the allometry equation // *Biometrics*. № 19. P. 497–499.
- Klingenberg C.P., 1996. Multivariate allometry // *Advances in Morphometrics*. Marcus L.F., Corti M., Loy A., Naylor G.J.P., Slice D.E. (Eds). NY-London: Plenum Press. P. 23–49.
- Klingenberg C.P. 2016. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics // *Development Genes and Evolution*. V. 226. P. 113–137.
- Kurten B., Anderson E., 1980. Pleistocene mammals of North America. NY: Columbia University Press. 442 p.
- Laughrin L.L., 1977. The island fox; a field study of its behavior and ecology. Ph.D. dissert. The University of California, Santa Barbara. 83 p.
- Lomolino M.V., 1985. Body size of mammals on islands. The island rule reexamined // *The American Naturalist*. V. 125. P. 310–316.
- Marcus L., 1990. Traditional morphometrics // *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Rohlf F.J., Bookstein F.L. (Eds). Michigan: The University of Michigan Museum of Zoology Ann Arbor. P. 77–123.
- Martín-Serra A., Nanova O., Varón-González C., Ortega G., Figueirido B., 2019. Phenotypic integration and modularity drives skull shape divergence in the arctic fox (*Vulpes lagopus*) from the Commander Islands // *Biology Letters*. V. 15: 20190406. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0406>
- McGrew J.C., 1979. *Vulpes macrotis* // *Mammalian species*. V. 123. P. 1–6.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D., 2004. Body size of insular carnivores: little support for the island rule // *The American Naturalist*. V. 163. № 3. P. 469–479.
- Mercure A., Ralls K., Koepfli K.P., Wayne R.K., 1993. Genetic subdivisions among small canids: mitochondrial DNA differentiation of swift, kit, and arctic foxes // *Evolution*. V. 47. № 5. P. 1313–1328.
- Millien V., 2006. Morphological evolution is accelerated among island mammals // *PLOS Biology*. V. 4. № 11: e384. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040384>
- Moore C.M., Collins P.W., 1995. *Urocyon littoralis* // *Mammalian species*. V. 489. P. 1–7.
- Nanova O., Prôa M., 2017. Cranial features of mainland and Commander Islands arctic foxes *Vulpes lagopus* reflect their diverging foraging strategies // *Polar Research*. V. 36 (S1). E68-E72. <http://dx.doi.org/https://doi.org/10.1080/17518369.2017.1310976>
- Nanova O.G., Prôa M., Fitton L., Evteev A.A., O’Higgins P., 2017. Comparison of cranial performance between mainland and two island subspecies of the Arctic fox *Vulpes lagopus* (Carnivora: Canidae) during simulated biting // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 120. № 4. P. 923–935.
- Packard R.L., Bowers J.H., 1970. Distributional notes on some foxes from western Texas and eastern New Mexico // *Southwestern Naturalist*. V. 14. P. 450–451.
- Pimentel R.A., 1979. Morphometrics: The multivariate analysis of biological data. Dobuque: Kendall/Hunt Publishing Company. 276 p.
- Prôa M., Nanova O., 2020. Severe population bottleneck in the 1970s caused cranial morphology to change in Mednyi Island subspecies of arctic fox // *Mammalia*. V. 84. № 2. P. 162–170.
- Reyment R.A., 1991. Multidimensional palaeobiology. Oxford: Pergamon Press. 377 p.
- Rohwer S.A., Kilgore D.L., Jr., 1973. Interbreeding in the aridland foxes, *Vulpes velox* and *V. macrotis* // *Systematic Zoology*. V. 22. P. 157–165.
- Savage D.E., Russell D.E., 1983. Mammalian paleofaunas of the world. London: Addison-Wesley Publ. Co. 432 p.
- Shienok A., Mamaev E., Mikhnevich J., Ploshnitsa A., 2017. Population dynamics of the Bering arctic fox (*Vulpes lagopus beringensis*) // 5th International conference in arctic fox Biology. Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada. P. 56.
- Sillero-Zubiri C., 2009. Family CANIDAE (Dogs) // *Handbook of the Mammals of the World*. V. 1: Carnivores. Wilson D.E., Mittermeier R.A. (Eds). Barcelona: Lynx Edicions. 352–447 p.
- Somers K.M., 1989. Allometry, isometry and shape in principal components analysis // *Systematic Zoology*. 38. P. 169–173.
- Stromberg M.R., Boyce M.S., 1986. Systematics and Conservation of the swift fox, *Vulpes velox*, in North America // *Biological conservation*. V. 35. P. 97–110.
- Vibe C., 1967. Arctic animals in relation to climatic fluctuations. Meddelelser om Grønland. V. 170. № 5. Copenhagen: C. A. Reitzel. P. 103–117.
- Waithman J., Roest A., 1977. A taxonomic study of the kit fox, *Vulpes macrotis* // *Journal of Mammalogy*. V. 58. № 2. P. 157–164.
- Wayne R.K., George S.B., Gilbert D., Collins P.W., Kovach S.D., Girman D., Lehman N., 1991. A morphologic and genet-

- ic study of the island fox, *Urocyon littoralis* // Evolution. V. 45. № 8. P. 1849–1868.
- Wayne R.K., GeVen E., Girman D.J., Koeppxi K.P., Lau L.M., Marshall C.R., 1997. Molecular systematics of the Canidae // Syst. Biol. V. 46. P. 622–653.
- Wayne R.K., Modi W.S., O'Brien S.J., 1986. Morphological variability and asymmetry in the cheetah (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species // Evolution. V. 40. P. 78–85.
- Wenner A.M., Johnson D.L., 1980. Land vertebrates on the California Channel Islands: sweepstakes or bridges? // The California Islands: proceedings of a multidisciplinary symposium. Power D.M. (Ed.). Santa Barbara, California: Santa Barbara Museum of Natural History. P. 497–530.
- Wozencraft W.C., 2005. Order Carnivora // Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed). Wilson D.E., Reeder D.M. (Eds). Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 532–628.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., 2012. Geometric Morphometrics for Biologists. A Primer. 2nd edition. Academic Press. 488 p.

CRANIUM VARIATIONS BETWEEN THE COMMANDER ISLANDS' ARCTIC FOXES (*VULPES LAGOPUS SEMENOV*, *VULPES LAGOPUS BERINGENSIS*) AND THE MAINLAND ARCTIC FOX (*VULPES LAGOPUS LAGOPUS*) IN COMPARISON WITH INTERSPECIES VARIATIONS IN THE GENERA *UROCYON* AND *VULPES* (CANIDAE)

O. G. Nanova*

Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Bol'shaya Nikitskaya 2, Moscow, 125009 Russia

*e-mail: nanova@mail.ru

The Arctic foxes, *Vulpes lagopus*, from the Commander Islands are known to be well differentiated in skull morphology from the mainland population. Our study is the first to compare this differentiation with interspecific variations in the family Canidae. The level of skull variation between the Commander Islands' Arctic foxes and the mainland arctic fox was compared with: (1) skull variations between the Grey fox, *Urocyon cinereoargenteus*, and the Island fox, *U. littoralis*; and (2) skull variations between three closely related species the Arctic fox; the Swift fox, *V. velox*, and the Kit fox, *V. macrotis*. The present study shows that skull variations between the Commander Islands' Arctic foxes and the mainland Arctic fox correspond to the interspecific level of skull variation in sister species of the genera *Vulpes* and *Urocyon*. No general trend in skull variation has been found between the studied species and isolated populations. The presented craniological data support the separation of the Commander Islands' foxes as a distinct species, *V. beringensis* Merriam 1902, with two subspecies involved: *V. b. semenovi* Ognev 1931 (Mednyi Island) and *V. b. beringensis* Merriam 1902 (Bering Island). The Commander Islands' Arctic foxes are a unique part of biological diversity and must be strictly protected.

Keywords: Commander Islands, island isolation, Arctic fox, Island fox, cranium, *Vulpes*, *Urocyon*

УДК 59.000/591.5

ЗНАЧЕНИЕ БЕРЕГОВЫХ ЛЕЖБИЩ В ЖИЗНИ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA). 1. ОБЗОР

© 2021 г. Е. А. Петров^а, *, А. Б. Купчинский^а, В. А. Фиалков^а, А. А. Бадардинов^а

^аБайкальский музей Иркутского Научного Центра,
пос. Листвянка Иркутская обл., 664520 Россия

*e-mail: evgen-p@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.01.2020 г.

После доработки 23.11.2020 г.

Принята к публикации 23.11.2020 г.

Обобщены и проанализированы литературные сведения о роли летних лежбищ в жизненном цикле байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788). Береговые лежбища у нерпы преимущественно релаксационные, но для части животных одновременно являются линными. Сроки выхода нерпы на берег и многочисленность залежек, по мнению одних ученых, определяются необходимостью завершения линьки, по мнению других, — комплексом причин, но основной причиной являются климатические условия. Теплые зимы и ранние весны способствуют быстрому сходу ледового покрова, в результате чего нерпа не успевает закончить линьку на льдах и вынуждена выходить на берег. Отмечено возобновление функционирования старых и возникновение новых лежбищ, но связь этого с высокой численностью пока не выявлена.

Ключевые слова: байкальская нерпа, береговые летние залежки, смена волосяного покрова (линька)

DOI: 10.31857/S0044513421050111

В жизненном цикле байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) до настоящего времени остаются малоизученные стороны, в частности это касается береговых лежбищ. Судя по биологии вида (обзор: Пастухов, 1993), кажется очевидным, что для нерпы берег не играет большой роли, как и для многих других настоящих тюленей (семейство *Phocidae*), среди которых, впрочем, есть как любители берега (ларга (*Phoca largha*), ладожская кольчатая нерпа (*Pusa hispida ladogensis*)), так и виды, которые не сильно к нему привязаны (кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), морской заяц (*Erignathus barbatus*)), или которым берег практически не нужен (крылатка, полосатый тюлень (*Histiophoca fasciata*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*)) (Трухин, 2005; Уличев, Дудакова, 2019). Нам представляется интересным оценить роль и значение “сухопутного” периода в жизни такого пагетодного вида, как байкальская нерпа, принимая во внимание место ее обитания — озеро Байкал, расположенное в центре материка. Это нужно сделать не только с целью более полного изучения экологии и поведения вида, но и в связи с активно развивающимся экологическим туризмом, в том числе связанным с нерпой. Знание поведения животных на береговых лежбищах позволит организовывать туризм таким образом, чтобы возможный ущерб популяции нерпы был минимален.

Трактовки термина “лежбище” (в том числе английские версии этого термина) подробно обсуждались (например, Нестеренко, Катин, 2014), но, судя по всему, до конкретных выводов дело не дошло, поскольку предлагается отказаться от использования “бытовой терминологии” (с. 46) и разработать новую, международную. Пока же “под лежбищем предлагается понимать топографически ограниченный участок супралиторали с установленным характером его использования тем или иным видом ластоногих” (Нестеренко, Катин, 2014, с. 47). Под лежбищем мы понимаем место или территорию на твердом субстрате (берег, лед), где временно сосредотачиваются ластоногие для различных (даже неведомых нам) целей. Как известно, бывают лежбища релаксационные, линные, детные, репродуктивные и т.п. Под залежкой мы понимаем группу (скопление) тюленей, залегающих в течение некоторого времени на лежбищах.

Цель нашего сообщения — провести обзор имеющихся литературных данных об одном из малоизученных периодов жизненного цикла байкальской нерпы, который связан с обитанием на твердом субстрате (на суше), и на основе этих данных оценить значение и роль береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы.

Нерпа в период, предшествующий формированию береговых залежек. В 1960–1970-х гг. период от начала разрушения ледового покрова до его полного исчезновения охватывал вторую половину мая и июнь (Пастухов, 1993) (“байкальская” весна). Пока озеро очищалось ото льда, его кромка отступала на север, происходило значительное перемещение животных в северном направлении, в результате чего в конце мая наибольшие концентрации нерпы наблюдались в среднем Байкале, а 1–10 июня до 2/3 численности популяции скапливалось на льдах северного Байкала (Пастухов, 1993). Поэтому с июня по ноябрь (6 месяцев), весь нагульный период, нерпа ведет водный образ жизни в пелагиали озера. С очищением северной части озера ото льда, по мнению Пастухова (1993), сразу начиналось перемещение нерп в обратном направлении, что в целом сомнительно – с какой целью? Впрочем, в ранних работах (например, Пастухов, 1971) тот же автор писал, что летнее распределение нерпы характеризуется перемещением части животных в южном направлении, но основная часть популяции держится в северном Байкале, а на юг возвращается незначительная часть стада. По его оценкам, в нагульный период нерпа расселяется по всей акватории озера, но в среднем $\approx 19\%$ численности популяции держится в южной части озера, 46% – в средней, и 35% в северной части (Пастухов, 1990).

В условиях потепления климата (на Байкале особенно с 1990-х годов) ледовый покров на озере начинает разрушаться в 20-х числах апреля (в южной части озера), а на всем озере процесс может затянуться на 3–4 недели, но к 1 июня на озере, как правило, не остается и следа плавающих льдов (Петров, 1997, 2009). Что можно сказать о миграциях нерп? Целенаправленного перемещения животных на север никто не наблюдал, а их весеннее распределение сильно зависит от ветрового режима, поскольку животные в основном перемещаются пассивно – вместе со льдами (точнее, на льдах). Но активные перемещения байкальских нерп (на сотни километров за короткое время) зарегистрированы (с помощью спутниковых телеметрических датчиков – Петров и др., 1993; Stewart et al., 1996), и иной раз трудно объяснить с наших рациональных позиций, с какой целью животное отправляется в то или иное путешествие (Петров, 1997). В маловетренные весны льды распадаются и тают на месте, почти не перемещаясь к северу, и, соответственно, животные остаются на месте (Петров, 1997). Собственно, южным льдам некуда перемещаться: когда южная часть озера очищается ото льда, северная еще скована льдами. Поэтому местные животные должны начинать и заканчивать линьку на своих льдах, на месте, и вряд ли далеко мигрируют на север, “догоняя” льды. И, напротив, в весны с

сильными ветрами часть животных может оказаться севернее (Петров, 2009).

Изменения ледового режима отразились на сроках протекания весенней линьки, нагула, образования береговых лежбищ и т.д., но пока не привели к заметным негативным последствиям, как это случилось в 1981 г. (Пастухов, 1993; Петров, 2009) (смотрите ниже). Однако и сейчас ускоренное разрушение и таяние льдов бесследно пройти не могло, поскольку, как минимум, происходит сокращение времени лактации, что должно негативно отражаться на росте щенков и должно иметь более далекие негативные последствия при созревании и взроslении животных. Вопросы эти не изучаются.

В 1960–1970-х гг. летом популяция максимально рассредоточивалась по всей акватории, даже в прибрежной трехкилометровой зоне обитало около 15% ее численности (преимущественно, неполовозрелые особи). Но нерпа избегала хорошо прогреваемых мелководных участков, и ее не встречали на Селенгинском мелководье, в заливах, на придельтовых участках крупных рек (Пастухов, 1971, 1990, 1993). С 1990-х гг. нерпа стала осваивать почти все озеро, включая Малое Море, Баргузинский залив, Селенгинское мелководье (где она нередко попадала в ставные невода) и т.д., а также часто встречалась в 150–300 м от берега и даже отмечалась в Северобайкальском соре и в заливе Провал (Петров, 1997).

Береговые летние лежбища. Ежегодно какая-то часть популяции в летние месяцы выходит на берег и образует береговые залежки. Более того, прежде сами летние миграции животных напрямую связывали с образованием береговых залежек, которых в 1930-х гг. было достаточно много (табл. 1), и большинство их находилось в северной части озера (рис. 1). Иванов (1938) разделил их на три группы: лежбища, ежегодно посещаемые нерпами с образованием залежек; отмирающие лежбища (только некоторые из них посещаются животными, обычно без образования залежек) и несколько лежбищ промежуточного статуса (летом нерпы их посещают, но на берег не выходят). Лежбища, указанные Т.М. Ивановым как часто посещаемые, Пастухов (1993) считал малопосещаемыми (возможно, в 1960-х гг. так оно и было, а Т.М. Иванов лично посещал только лежбища на Ушканьих о-вах и на п-ове Святой Нос). “Отмирающие” и “промежуточные” лежбища (табл. 1) В.Д. Пастухов не признавал, справедливо считая, что между ними нет разницы и к такому можно отнести множество мест на каменистых берегах Байкала (Пастухов, 1993, с. 114). Наконец, по мнению Пастухова (1993), ряд мест указан ошибочно (табл. 1), поскольку там преобладают песчаные пляжи, на которых нерпа никогда не залегает, однако это не совсем верно. В на-



Рис. 1. Местоположение береговых лежищ байкальской нерпы (номера локаций соответствуют номерам в табл. 1).

чале прошлого века в Чивыркуйском заливе нерпа, до возникновения первых льдов (заберегов), образовывала крупные залежки на песчано-галечном берегу (местами здесь даже трава была). В октябре 1901 г. у мыса Иркана рыбаки, обметав неводом такую береговую залежку, поймали сразу около сотни нерп (Иванов, 1938). Правда, уже в 1930-х гг. таких залежек не наблюдали¹. Кстати, в табл. 1 лежища на Ушканьих о-вах приведены как одно, хотя на самом деле их по меньшей мере 7–8. В целом же понятие береговые лежища применительно к байкальской нерпе В.Д. Пастухов считает условным, за исключением нескольких мест, где нерпы залегают ежегодно (в табл. 1 выделены жирным шрифтом) (Пастухов, 1993).

С этим в общем можно согласиться, и, на наш взгляд, проще подразделять лежища на времен-

¹ В наше время нерп видели, например, на песчаных косах с морской стороны залива Провал (о-в Сахалин).

ные лежища, на которых животные появляются не каждый год и на короткое время, и постоянные лежища, используемые нерпой в той или иной степени ежегодно. В 1980–1990-х гг. оставалось совсем немного мест, где летом нерпа продолжала образовывать береговые лежища: это Ушканьи о-ва, несколько мест на северо-восточном берегу и три-четыре лежища на западном побережье материка и на о-ве Ольхон. Все залежки нерп на лежищах (кроме Ушканьих о-вов) были обычно малочисленными, а сами лежища посещались редко. Например, в течение трех недель наблюдений за лежищем на р. Ледяная в июле 1995 г. нерпа появилась там лишь один раз (15–20 особей пробыли в районе лежища 3 дня) (Петров, 1997).

В последнее десятилетие нерпу чаще стали видеть у берегов и на берегу. При этом нерпа предпочитает выходить на берег в тех местах, которые

Таблица 1. Классификация и местоположение береговых лежбищ байкальской нерпы по данным разных авторов

По: Иванов, 1938		Оценка Пастухова (1993)	
№	название места		
Действующие лежбища			
Северо-восточный берег			
1	м. Немнянка	55.5°, 109.8°	Слабо посещаемое
2	губа Ая	55.4°, 109.9°	Постоянно посещаемое
3	м. Фролиха	55.5°, 109.8°	Слабо посещаемое
4	м. Тукала-Рагда	55.4°, 109.8°	Указаны ошибочно
5	м. Бирея	55.4°, 109.8°	Слабо посещаемое
6	м. Хакусы	55.3°, 109.8°	Указаны ошибочно
7	м. Турали	55.3°, 109.7°	Слабо посещаемое
8	м. Ширигли	55.2°, 109.8°	Указаны ошибочно
9	м. Амнундакан	55.2°, 109.8°	Слабо посещаемое
10	м. Оргокон	55.1°, 109.7°	Указаны ошибочно
11	м. Томпуда	55.1°, 109.7°	Слабо посещаемое
12	м. Омагачан	55.1°, 109.7°	Указаны ошибочно
13	м. Шуди-Након	Не обозначен	Постоянно посещаемое
14	м. Понгонье	54.8°, 109.9°	Слабо посещаемое
15	м. Индинский (Немнянка, Давша)	54.4°, 109.5°	?
16	м. Зырянский (Валукан)	54.3°, 109.4°	Слабо посещаемое
17	м. Воронинский	54.0°, 109.5°	?
18	устья Большой и Малой Черемшанки	54.0°, 109.4°	Слабо посещаемое
19	р. Сухие Ручья	53.9°, 109.2°	?
20	м. Чивыркуйский	53.7°, 109.0°	?
П-ов Святой Нос			
21	м. Орлова	53.8°, 108.9°	Слабо посещаемое
22	м. Марково	53.7°, 108.7°	Постоянно посещаемое
23	Малые Ушканы о-ва	53.9°, 108.7°	Слабо посещаемое
Северо-западный берег			
24	м. Котельниковский	55.0°, 109.1°	Постоянно посещаемое
25	р. Ледяная – Сев. Кедровый	54.5°, 108.6°	Постоянно посещаемое
26	м. Саган-Морян*	54.0°, 108.3°	Постоянно посещаемое
Южная часть Байкала			
27	м. Бакланий (Сухая)	52.7°, 107.8°	Слабо посещаемое (?)
28	м. Малый Колокольный	52.3°, 105.7°	Слабо посещаемое (?)
“Отмирающие” лежбища			
Южная часть Байкала			
29	м. Крестовый	53.3°, 108.6°	Не посещаемые
30	м. Горовой Утес	53.3°, 108.6°	
31	м. Катково	53.3°, 108.7°	
32	Белый Камень	52.7°, 107.4°	
33	м. Тонкий (Сухая)	52.6°, 107.3°	
34	м. Бакланий	51.8°, 104.1°	
35	м. Колокольный	52.1°, 105.7°	
36	о. Урунгой, Замугой (Малое море)	53.2°, 107.1°	
“Промежуточные” лежбища, о-в Ольхон			
37	м. Красный	Не обозначен	В отдельные годы полноценно функционируют
38	м. Саган	53.4°, 107.7°	
39	м. Хобой	53.4°, 107.8°	
40	м. Шара-Хапсагай	53.0°, 107.0°	

* У Т.М. Иванова не упоминается; жирным шрифтом выделены главные современные лежбища.



Рис. 2. Залежка нерпы на лежбище недалеко от мыса Хобой (о-в Ольхон) (фото www.i.ytimg.com) и залежка с морской стороны о-в Ольхон (фото www.rostovmama.ru).

указаны в табл. 1, т.е. после какого-то перерыва лежбища возобновляют свою “работу”.

По сообщениям наблюдателей (местных жителей, капитанов катеров и т.п.), в июне—июле 2017 и 2018 гг. многочисленные залежки нерп видели в Малом море на нешироком и довольно пологом о-ве Замогой (53.2° с.ш., 107.1° в.д.) и на обрывистом скалистом Огое (53.1° с.ш., 107.0° в.д.). Снова функционируют лежбища в районе мыса Хобой и в других местах на морской стороне о-ва Ольхон (рис. 2), в окрестностях мыса Крестовский, на п-ове Святой Нос (рис. 3). Мы перечислили только места, о которых имеются опросные, но надежные сведения, однако, без сомнения, на Байкале есть и другие места, используемые нерпой под лежбища.

Большинство наблюдений на береговых лежбищах, обсуждаемых в научных публикациях, проведены на Ушканьих о-вах (Иванов, 1938; Пастухов, 1993; Петров, 1997). Кроме прочего, эти лежбища весьма популярны у самих животных, что, на наш взгляд, объясняется их удобным географическим расположением на границе южной и северной котловин Байкала. Особую привлекательность упомянутым лежбищам, возможно, придает их островное положение, поэтому здесь нерп не беспокоят крупные хищники (бурый медведь, волк, лисица) (Иванов, 1938). На материковых береговых лежбищах у нерпы враги все же есть, в частности есть сведения о нападениях бурого медведя (*Ursus arctos*) на нерп, лежащих на лежбищах, причем в некоторых случаях он достигал своей цели (Иванов, 1938; Петров, 2009). Считая все места на островах, где нерпа выходит на берег, за единое Ушканское лежбище, его можно разделить на несколько участков. Каждый участок представляют собой скопление валунов и камней (скал), более или менее затопленных водой, а также береговую линию. Некоторые лежбищные участки труднодоступны для челове-

ка, поскольку расположены непосредственно под крутыми скальными берегами высотой до 10–15 м (рис. 4).

Таким образом, похоже, что летние береговые лежбища возрождаются. На наш взгляд, очевидно наличие связи между продолжительностью и массой пребывания нерп на берегу и сокращением “жизни” льдов в весенний период. Если говорить о популяции в целом, то с прогрессирующим более ранним исчезновением льдов в связи с потеплением климата в “бюджете времени” нерп увеличивается “сухопутная” доля и уменьшается “ледовитая”. Предположение о том, что сроки начала выхода нерп на лед изменчивы и зависят от толщины ледового покрова, было сделано давно, и, по оценкам, 20–30-сантиметровая разница в толщине льда сдвигает сроки выхода нерп на лед на 12–15 дней (Иванов, 1938). Поэтому и сроки выхода нерп на береговые лежбища могли зависеть от толщины и времени стояния ледового покрова. Связано ли увеличение береговых лежбищ и соответственно увеличение времени пребывания животных на берегу (в целом популяции) с ростом численности популяции — неизвестно, поскольку образование береговых залежек все-таки нельзя назвать строго обязательным элементом жизненного цикла нерпы (смотрите ниже), а причины, побуждающие нерп находиться на берегу, точно неизвестны.

Возможные причины образования береговых лежбищ. Первые исследователи, обратившие внимание на байкальскую нерпу, вслед за охотниками-нерповщиками полагали, что животные выходят на берег, главным образом, для спаривания (т.е. залежки считались репродуктивными). После того, как Н.И. Мартынюк показал, что ко времени выхода на береговые лежбища течка у нерп заканчивается (цит. по: Иванов, 1938), это мнение изменилось. “Летние лежбища являются непосредственным продолжением весенних ле-



Рис. 3. Лежбище на п-ове Святой Нос (морская сторона) (фото www.barrier.marshruty.ru).

довых лежбищ. Вследствие этого конец последних обычно является началом первых” — писал Иванов (1938, с. 54). И далее: “Образование летних лежбищ неразрывно связано с линькой”, причем на них “как правило, выходят исключительно начинающие линять или линяющие самки, подавляющее большинство которых плодоносило в текущем году” (там же). Исследователь приводит пример: в 1936 г. остатки плавающего льда в районе пос. Давша исчезли 22–23 июня, а первые выходы нерпы на берег в том же районе начались 24 июня. При этом он писал, что к лежбищам подходят (“посещают” их) все возрастные группы самцов и самок, но выходят на лежку только взрослые самки, а кумутканы (перелинявшие щенки, сеголетки) “играют в залежки”, “балуют”, забираясь на камни на 1–2 мин (Иванов, 1938, с. 55).

Почему он так думал? Теперь известно, что на лежбищах могут залегать нерпы любого возраста, любого пола, при этом линяющих особей среди них обычно не так уж много (Пастухов, 1993; Пет-

ров, 1997). Трудно представить, что Т.М. Иванов мог так сильно ошибаться в определении пола животных и, тем более, в оценке состояния волосяного покрова, поскольку он не только пользовался сведениями, получаемыми от охотников, а сам посещал лежбища на Ушканьих о-вах и на п-ове Святой Нос. Еще невероятнее, что он ошибался в сроках. Нам представляется, что за 60–80 лет климатические условия на Байкале изменились настолько, что некоторые феномены в жизненном цикле нерпы сместились во времени. Например, сведения, что лежбища начинают функционировать с июля (Иванов, 1938), верны, потому что лед в 1930-х гг. исчезал в конце июня. То, что на лежбищах были только линяющие особи, с учетом современных данных тоже допустимо (кстати, этим можно объяснить малочисленность залежек — здесь было не более 2–3 десятков нерп). Вот с самками проблема ... эти сведения, скорее всего, ошибочные.

Можем ли мы допустить, что имеем дело с примером быстрой адаптации животных к меня-

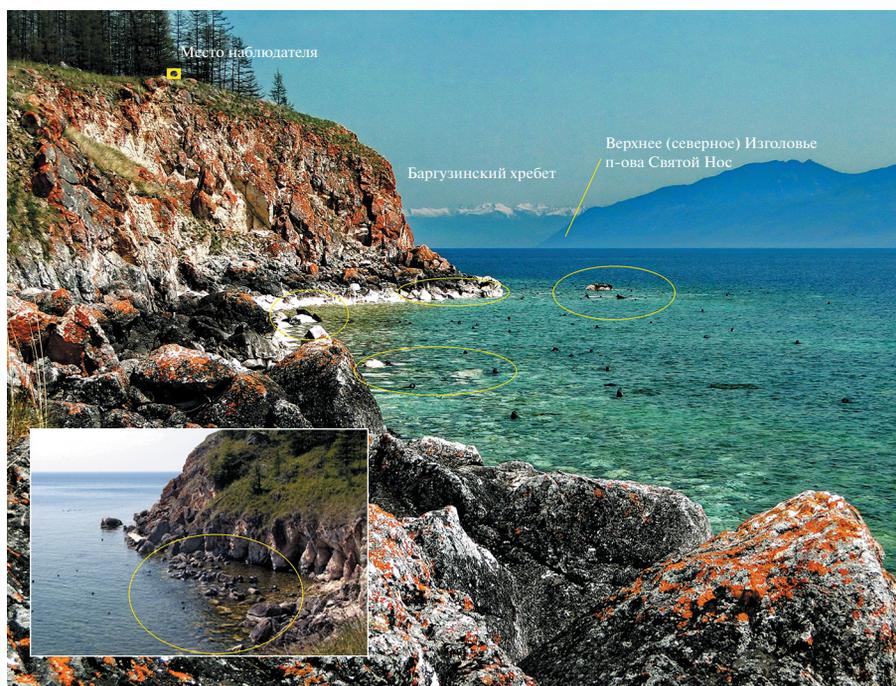


Рис. 4. Участок южного лежбища на о-в Долгий — съемка с разных точек и при разном уровне воды (на вклейке уровень высокий; фото www.baikaltravel.ru и Петрова Е.А.).

ющимся условиям существования, в частности климатическим? Конечно, можем, особенно учитывая, что популяция не реагирует на раннее исчезновение льдов, как это было в 1981 г. — в “экстремальном” году в жизни нерпы (термин Пастухова(1982)). В 1960–1980-х гг. нерпа обычно успевала полностью вылинять на плавающих льдах (Иванов, 1982), для чего и образовывала весенние ледовые (линные) залежки — в этом их главный биологический смысл. Примечательно, что в 1915–1917 гг. промысел нерпы заканчивался к 16–28 мая², а в 1930-е гг. было намного холоднее — ледовый (санный) промысел завершался к середине июня, а лодочный (с плавающих льдов) — к концу июня (Иванов, 1938). В 1936 г. на южной оконечности озера “взлом” ледового покрова начался 23 мая, и 27 мая эта часть озера очистилась ото льда; в районе Ушканьих о-вов ледовый покров начал распадаться 8 июня (лед исчез 17 июня), в районе р. Сосновка — 15 и 22 июня, соответственно (Иванов, 1938). Таким образом, в 1930-е гг. было намного холоднее, чем сейчас, лед на Байкале сохранялся дольше и нерпы, вероятно, успевали вылинять на плавающих льдах. Но и тогда линька захватывала значительную часть июня и даже июль, однако береговые залежки нерп были очень малочисленными (Иванов, 1938).

² Если календарные даты даны по старому стилю (автор не поясняет это), то по новому стилю они соответствуют 30 мая–12 июня.

Холодные зимы и долговечность плавающих льдов на Байкале были характерны и для 1960–1970-х гг. Например, 13 июня 1963 г. в районе губы Аяя на остатках плавающего льда наблюдали несколько сотен животных, которые после стаивания льда исчезли в неизвестном направлении, а не пошли в губу на береговые лежбища (Пастухов, 1993). В 1964 г. в открытых частях северного Байкала льды окончательно исчезли 20–25 июня, причем выход нерп ни на одном северном береговом лежбище не наблюдался. Объясняют такое “неправильное” поведение нерп тем, что “после спокойной жизни на льдах звери проявляли повышенную осторожность, нигде не приближаясь близко к берегу”, им как бы “требовалось какое-то время, чтобы привыкнуть к тревожным берегам и решиться вылезать на камни” (Пастухов, 1993, с. 117). Иванов (1938) рисовал более реалистичную картину. Он считал, что после окончательного разрушения плавающих льдов вся линяющая часть стада переходит на самые близкие летние лежбища. Затем, передвигаясь в южном направлении, нерпы попутно устраивают береговые залежки в подходящих местах и продолжают мигрировать на юг. По мере продвижения на юг на лежбищах остается все меньше и меньше линяющих особей, и падает общая численность животных на лежбищах (Иванов, 1938).

Процесс смены волосяного покрова у нерп может ускоряться и замедляться, но не существенно (Иванов, 1982). Но в 1981 г., когда внезапно слу-

чился “теплый” год и льды даже в северной части озера исчезли 23 мая (в среднем на 20 дней раньше обычного!), то времени для завершения линьки большинству животных не хватило. В начале июня нерпа в массе стала выходить на берег, даже в тех местах, где ее никогда не видели. В тот год первыми были заполнены лежбища южной и средней частей Байкала (где лед исчез еще раньше), а потом заполнились и лежбища северной части (Пастухов, 1990, 1993). Количество животных, вышедших на берега, было “в десятки и даже сотни раз выше, чем в среднем в обычные по ледовым условиям и линьке годы” (Пастухов, 1993, с. 122). Например, на лежбищах о-ва Длинный (Ушканьи о-ва) насчитывали 1.5–1.6 тыс. особей. Береговые залежки (по сути, линные) сохранялись с июня по сентябрь с пиком численности в июне (Пастухов, 1982) (сейчас динамика численности другая, см. сообщение № 3). Особо следует обратить внимание, что столь значительное нарушение сроков линьки сразу серьезно отразилось на популяции. Уже осенью 1981 г. упитанность животных была на 25% ниже, чем обычно (Пастухов, 1982), а яловость самок из-за резорбции эмбрионов на ранних стадиях — в 5 раз выше обычной (63% против 15) (Пастухов, 1993, с. 88).

В “теплые” годы, которые следовали один за другим (например, 1988–1993), льды полностью исчезали к 1 июня и подавляющее большинство животных благополучно заканчивали линьку на льдах (Петров, 1997). В современных условиях льды на Байкале тоже не долговечны (к 1 июня плавающего льда обычно уже не найти), но на береговых лежбищах отмечается довольно много особей, продолжающих линять. К стыду ученых, на которых возложен мониторинг состояния популяции байкальской нерпы, они не знают, какова реакция популяции на современные вызовы природы. Кстати, линька в 1981 г. растянулась на все лето, и даже в октябре и ноябре значительная часть животных продолжала линять (такая картина наблюдается в наши дни — см. сообщение № 3).

Однако позднее формирование береговых лежбищ стали связывать не с линькой, а с нагулом (Пастухов, 1990, 1993), правда, оснований для такого предположения нет. Трофический фактор мог бы стать причиной, если бы в озере в относительной близости от лежбищ отмечались высокие концентрации пищевых объектов. Однако ничего подобного никто никогда не наблюдал, но предполагали, что кормовая база близлежащей акватории (вокруг Ушканьих о-вов) достаточно хорошая, чтобы прокормить сотни животных (Пастухов, 1993). На самом деле часть животных, залегающих на берегу, периодически оставляет камни и, наверное, покидает район лежбищ (преимущественно к вечеру). Вероятно, нерпа уходит на кормежку. Такие перемещения нерпы можно связать с суточными вертикальными миграциями

основных пищевых объектов, что показано в отношении обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*) (Watts, 1993). Выяснилось, что ночью численность тюленя на береговых лежбищах зависит от фазы Луны: в темные (безлунные) ночи тюлени предпочитали оставаться на берегу, а во время полнолуния — уходили в море. Исследователи объяснили это увеличением активности кормовых организмов в верхних слоях моря. Другие возможные мотивации байкальской нерпы к выходу на берег и образованию массовых залежек в литературе не обсуждаются.

Формирование залежек на лежбищах. Как полагал Иванов (1938, с. 54), в годы, когда остатки плавающих льдов в последние дни их существования сосредоточивались в северной оконечности Байкала, многочисленные береговые лежбища, расположенные вдоль северо-восточного берега, заполнялись в направлении с севера и на юг. Например, в 1936 г. в районе Давши выход нерпы на лежбища начался 24 июня, в районе р. Сосновка (это южнее) — 28 июня, а на Ушканьих о-вах (еще южнее, в 150 км от Давши) — 14 июля. На лежбищах на Ушканьих о-вах существовали 1–3 так называемых “привала”. В 1935 г. на Ушканьих о-вах (и на п-ове Святой Нос, место не уточняется) первый привал случился в первой половине июля — на лежбища вышли самые крупные и самые упитанные самки весом не менее 80–100 кг (глазомерная оценка). Продолжался привал не больше 5–6 дней. Но с 25 июня по 5 августа 1935 г. на камни выходили единичные особи, составляла единицы (20 особей за 6 дней!), а подходили к лежбищам — десятки особей (80). “После того, как какая-либо группа нерп покинет лежбища, т.е. после конца привала, некоторый промежуток времени [от 1 до 12 дней] ... лежбища пустуют. Затем подходит другая группа нерп и начинается следующий очередной привал” (Иванов, 1938, табл. 9, с. 57). Второй, более массовый привал, отмеченный во второй половине июля, продолжался 5–12 дней, а на камни выходили самки средней величины (< 80 кг). Одновременно на камнях насчитывали максимум 56 особей (23 июля), а в другие дни — не более 22. В 1936 г. нерп на лежбище было еще меньше: с 27.06 по 27.07 к лежбищам подошли 129 нерп, а лежали на камнях ... 9 особей!

Мизерное количество нерп на лежбищах (и это в дни привалов!) удивительно и не идет ни в какое сравнение с современными показателями. Такое количество нерп, которое наблюдали в те годы, вполне позволяло знать их “в лицо”, может быть поэтому Т.М. Иванов заключил, что “почти ежедневно к каждому лежбищу подходят нерпы с лежбищ, лежащих севернее, а бывшие здесь уходят на лежбища, лежащие южнее” (Иванов, 1938, с. 59). Т.е. состав привалов не остается постоянными. По оценкам того же автора, конкретные

животные оставались на лежбище 1–2 суток в первом привале и на 2–4 суток – во втором. По-видимому, у байкальской нерпы строгой привязанности особей к какому-то определенному лежбищу не отмечено. Аналогичная ситуация наблюдается для тюленя ларги: одна и та же особь за нагульный период посещает несколько лежищ, нигде подолгу не задерживаясь (Трухин, 2005). Но на основании чего сделан вывод о направлении миграций нерп – не совсем понятно.

В 1960-е гг. береговые залежки были более многочисленными и образовывались в течение всего лета, начиная с июля (в отдельные годы – с июня) и существовали до конца сентября, численность животных на берегу постепенно увеличивалась, достигая максимума обычно в сентябре, и резко снижалась к середине октября (Пастухов, 1990, 1993). Судя по указанным срокам (берем за основу июль), о линьке речь уже не шла, зато нагул был, что называется, в самом разгаре, однако животные много времени проводили на берегу.

Имеется ли у байкальской нерпы сезонная цикличность или правильная периодика в формировании лежищ (по численности животных) – неизвестно. Но известно, что в разные годы на одно и то же лежище нерпа выходит в разные сроки и наполнение лежища происходит тоже по-разному. По нашему мнению, на летние лежища выходят, главным образом, животные ослабленные, плохо упитанные, подранки, нуждающиеся в отдыхе, больные (даже если это не определяется визуально), животные, не успевшие завершить по каким-то причинам линьку (Петров, 1997, 2009). Во всяком случае, нормальные здоровые животные вряд ли нуждаются в отдыхе на твердом субстрате, например, после шторма, как полагал (Пастухов, 1993). Описан случай, когда на лежище 5 нерп (из 50 лежавших на камнях) были настолько истощены и измождены, что “боязнь людей не могла победить усталости и заставить их прервать отдых” – они лезли на берег, несмотря на присутствие людей (Иванов, 1938, с. 27). Конечно, часть животных на лежищах (вероятно, не менее половины) совершенно здоровы, причем, хорошо упитаны. Но это скорее “местные” жители, обитающие в окрестных водах, а не “чужаки”, которые специально пришли на Ушканьи о-ва, преодолев десятки и сотни километров.

Миграцию нерп (с севера на юг) наблюдали в районе Ушканьих о-вов. Нерпы “отдельными нырками подходили к северной оконечности среднего Ушканьего острова и, нисколько не задерживаясь, уходили по направлению к южному концу полуострова Святой Нос” (Иванов, 1938, с. 54) (подчеркнуто нами). По-видимому, животные потому и проплывали мимо лежищ, что, как и подавляющая часть популяции, не нуждались в

них. Поэтому летние береговые лежища байкальской нерпы можно считать релаксационными и своего рода “санаториями”, т.е. главная цель животных, использующих берег, это оздоровление и отдых (Петров, 1997, 2009).

Состав и численность залежек на береговых лежищах. На береговые лежища, конечно, выходят не только взрослые линяющие самки, а животные обоих полов и всех возрастов, включая недавних кумутканов³ (ставших летом сеголетками). Количественных оценок половозрастного состава залежек нет, но очевидно, что он меняется. На основании того, что в конце сентября 1967 г. на лежищах в губе Аяя находилось около 600 нерп; между м. Северный Кедровый – р. Ледяная (табл. 1) – около 20, а на Ушканьих о-вах – всего 10 особей, сделан вывод, что “в одни и те же дни мощность залежек одного лежища может резко отличаться от другого” (Пастухов, 1993, с. 119). Понятно, что эти данные не говорят об особой “любви” нерпы к губе Аяя и не “любви” к Ушканьим островам и вывод не корректен. Распределение нерпы по Байкалу в летний период плохо изучено и нам неизвестно, где и почему особей этого вида в данный момент больше, а где меньше. Теоретически нерпа должна искать участки с хорошими кормовыми условиями, но заметные скопления (концентрации) нерпы на плаву (при отсутствии льда) ни в одном районе ни разу не отмечались (Пастухов, 1993), что, свидетельствует об относительно равномерном распределении кормовых объектов нерпы.

Чем определяется численность животных на береговых лежищах – не совсем понятно. Предлагались разные объяснения. Одно из них: много нерпы на берегу отмечается, когда животные сильнее обычного заражены экто- и эндопаразитами и имеют низкую упитанность (весной), а такое случается через каждые три года на четвертый (Иванов, 1938). Такую причинно-следственную связь подтвердить не удалось, но четырехлетняя периодичность не отрицается, только, мол, вызвана она “колебаниями запасов (биомассы и продукции) основных объектов питания нерпы” (Пастухов, 1993, с. 119). В годы, когда эти запасы небольшие, упитанность животных снижается, и они, мол, вынуждены чаще отдыхать на твердом субстрате. На наш взгляд, подобные предположения в лучшем случае выглядят спекулятивными. В том же ряду другое утверждение того же автора, а именно, что нерпа образует береговые залежки “только при относительно спокойном состоянии моря в перерывах между штормовыми периодами” (Пастухов, 1993, с. 119). При беспокойном состоянии водной поверхности отдых (сон) жи-

³ Так на Байкале (и в официальных источниках, например в Правилах рыболовства) называют перелинявших и перешедших на самостоятельное питание щенков.

вотных затруднен, и поэтому, мол, животные после штормов устремляются на берег именно для длительного отдыха. Утверждение, на наш взгляд, спорное хотя бы потому, что и без штормов, после многодневной хорошей погоды (нередко и штилевой) на лежбищах бывает много животных. Тем не менее, по мнению Пастухова (1993), “очень может быть”, что в годы с повышенной ветровой деятельностью (волнением) звери чаще нуждаются в отдыхе на твердом субстрате и потому в погожие дни в большом числе выходят на лежку. Даже то, что количество нерп на лежбище увеличивалось от июля к сентябрю, исследователь увязывал с увеличением количества дней с повышенной ветровой деятельностью (Пастухов, 1993, с. 119).

Если сравнивать с общей численностью популяции, то на все береговые лежбища озера ежегодно (летом) выходит около 0.1% – ничтожная часть популяции. Даже летом 1981 г. на берег выходило не более 10% численности популяции (т.е. не более 7 000 особей) (Пастухов, 1990, 1993). Трудно сказать, насколько точны эти оценки, поскольку одновременно определить численность береговых залежек по всему Байкалу невозможно. Полагают, что мощность береговых залежек (численность нерп на берегу) и частота их образования в значительной степени определяются общим количеством животных, обитающих вокруг лежбищ “на плаву” (Пастухов, 1993), по источнику – они “скоррелированы”. Не совсем понятно, из чего выведена корреляция, но логично – чем больше нерп плавают вокруг, тем больше вероятность, что кому-то захочется (или нужно) выбраться на берег.

В 1990-х гг. летние залежки начинали образовываться практически вслед за исчезновением плавающих льдов и уже во второй половине июня бывали многочисленными, а в июле – массовыми (Петров, 1997). По наблюдениям, проведенным в разные годы (1990–1996) на основном береговом лежбище нерпы (архипелаг Ушканьи острова) одновременно залегало до 300–400 особей разного возраста и пола. Линяющие особи (по визуальной оценке – в основном неполовозрелые) составляли около 1/3 численности, несколько животных были явно больными (с симптомами чумы плотоядных), заметное количество нерп были с ранениями, а также плохо упитанные (Петров, 1997).

В период линьки и выхода на береговые лежбища нерпы не прекращают питаться (Иванов, 1938; 1997), что подразумевает наличие достаточной кормовой базы в районе лежбища и в пределах досягаемости. Однако в летнем питании нерп (в том числе обитающих вокруг Ушканьих о-вов) отмечается большая доля ракообразных (Иванов, 1938; Егорова и др., 1992; Пастухов, 1993; Петров, 1997), и эти данные являются, на наш взгляд, подтверждением того, что обычной пищи (голомя-

нок и бычков-подкаменщиков) в ограниченном пространстве в районе лежбищ нерпе не хватает. В таком случае не может быть и речи о нагуле как факторе, влияющем на формирование береговых залежек.

Отсутствие нерп на лежбищах в непогоду отмечено давно, и, согласно источнику, нерпы “совершенно не подходят... к лежбищам при ветре сильнее 4–5 баллов, при волнении, когда через камни, служащие местами лежек, перекачивается гребень волны или летят брызги, во время дождя и грозы” (Иванов, 1938, с. 60). Понятно, что связано это с негативным физическим воздействием, в частности, волн, которые “смыывают” животных с камней. В хорошую погоду плотность залегания у нерп бывает очень высокой – нередко животные лежат буквально вплотную друг к другу.

Численность береговых залежек нерпы на лежбищах в разных частях (котловинах) Байкала, несомненно, зависит от особенностей погодных условий при распадении ледового покрова. Давно замечено, что в редкие годы, когда лед всю весну встречается по всему озеру (безветренные годы) и везде тает почти одновременно, миграции нерп затушевываются, и они выходят одновременно на все лежбища (Иванов, 1938). И напротив, если льды в южной части озера исчезают быстро, то более массовыми оказываются лежбища, расположенные севернее.

Критический анализ имеющихся источников по теме работы позволяет сделать следующие выводы.

- 1) Сроки формирования и функционирования береговых лежбищ (на примере лежбищ на Ушканьих о-вах) в 1990-х гг. изменились, стали более ранними и продолжительными.
- 2) Береговые лежбища стали более многочисленными, как за счет возобновления “работы” прежних лежбищ, так и за счет формирования новых.
- 3) На береговых лежбищах увеличилось количество линяющих особей разного возраста, поскольку животным не хватает времени, чтобы завершить линьку на плавающих льдах, как это наблюдалось в 1960–1980 годах (за исключением 1982 г.), и они вынуждены завершать ее на берегу.
- 4) Основное предназначение береговых лежбищ – это отдых и оздоровление животных (релаксация); для части животных они являются одновременно и линными.
- 5) Значение береговых лежбищ в жизненном цикле байкальской нерпы определяется мотивами залегания животных на берегу. В современных условиях усматриваются только две причины формирования береговых залежек. Это необходимость завершения смены волосяного покрова – процесса, влияющего на все жизненные проявления нерпы, и необходимость восстановления физического состояния и здоровья; и то и другое – важно для благополучия популяции.
- 6) Скопление сотен

животных на ограниченной территории береговых лежбищ может иметь негативные последствия. В первую очередь, в результате скученности и наличия больных особей возрастает опасность возникновения эпизоотий (передачи инфекций и т.д.). Во-вторых, если нерпы для кормежки не уходят далеко от лежбищ (а это, скорее всего, так), то может возникать значительная нагрузка на местную кормовую базу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Егорова Л.И., Елагин О.К., Иванов М.К., Казачишина И.Ю., Петров Е.А., 1992. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 1. Метод и результаты исследования питания в конце 80-х годов // Сибирский биологический журнал. № 4. С. 40–47.
- Иванов М.К., 1982. Кожно-волосистой покров байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск. С. 20–39.
- Иванов Т.М., 1938. Байкальская нерпа, ее биология и промысел // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. Иркутск. Т. VIII. Вып. 1–2. С. 5–119.
- Нестеренко В.А., Катин И.О., 2014. Ларга *Phoca largha* в заливе Петра Великого. Владивосток: Дальнаука. 219 с.
- Пастухов В.Д., 1971. О концентрации, распределении и питании нерпы // Труды Лимнологического института СО АН СССР. Т. 12 (32). С. 278–286.
- Пастухов В.Д., 1982. Экстремальный год в жизни байкальской нерпы // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих (тезисы докладов VIII Всесоюзного совещания, Астрахань, 5–8 октября 1982 г.). Астрахань. С. 277–279.
- Пастухов В.Д., 1990. Биологические основы использования и охраны ресурсов байкальской нерпы. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 21 с.
- Пастухов В.Д., 1993. Нерпа Байкала. Новосибирск: Наука. 272 с.
- Петров Е.А., 1997. Распределение байкальской нерпы *Pusa sibirica* // Зоологический журнал. Т. 76. № 10. С. 1202–1209.
- Петров Е.А., 2009. Байкальская нерпа. Улан-Удэ: ИД “Экос”. 176 с.
- Петров Е.А., Сиделева В.Г., Стюарт Б., Мельник Н.Г., 1993. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 5. Нырятельное поведение и экология питания // Сибирский биологический журнал. Известия СО РАН. № 6. С. 32–41.
- Трухин А.М., 2005. Ларга. Владивосток: Дальнаука. 246 с.
- Уличев В.И., Дудакова Д.С., 2019. Изменение численности ладожской нерпы (*Pusa hispida ladogensis*) на линных залежках в зависимости от гидрологических факторов // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов. Т. 1. Москва. С. 353–357.
- Stewart B., Petrov E., Baranov E., Timonin A., Ivanov M., 1996. Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal Seals, *Phoca sibirica* // Marine Mammal Science. № 12/5. P. 623–631.
- Watts P., 1993. Possible lunar influence on hauling-out behavior by the Pacific Harbor Seal (*Phoca vitulina richardsi*) // Marine Mammals Science. V. 9. № 1. P. 68–76.

THE IMPORTANCE OF SHORE ROOMS IN THE LIFE OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA). 1. A REVIEW

E. A. Petrov¹*, A. B. Kupchinsky¹, V. A. Fialkov¹, A. A. Badardinov¹

¹Baikal Museum, Irkutsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Listvyanka Region, 664520 Russia

*e-mail: evgen-p@yandex.ru

Literature information on the roles the summer rookeries play in the life cycle of the Baikal seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788) is summarized and analyzed. Coastal rookeries are normally visited by relatively few animals, numbering hundreds. It was only in the “extreme year” 1981 in the seal life, when ice on Lake Baikal disappeared 2–3 weeks earlier than usual, that approximately 10% of the population visited the lay areas, and the population responded instantly to this event (thin fleshed, highly infertile). In the 1990s, the ice situation on Lake Baikal often resembled that of the “extreme year” (ice disappeared by June 1st), but nothing unusual happened to the population. Coastal rookeries are predominantly relaxation places, but sometimes they are used for shedding. The timing for the seal to move ashore and the number of rookeries, according to some students, is determined by the need to complete the shedding, but according to some others, by a complex of reasons, the main ones being climatic conditions. The shore beds have nothing to do with the trophic factor. Warm winters and early springs contribute to a rapid collapse of the ice sheet, the result being too little time for the seals to finish shedding and a forceful need to move to a solid substrate. There have been records of old rookeries being used repeatedly, as well as of new ones emerged, but no links to the high number of animals have been detected.

Keywords: Baikal seal, coastal summer rookeries, shedding