

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 10

Октябрь 2023



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 102, номер 10, 2023

Ультраструктура раковин диплоидных и триплоидных устриц <i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg 1793) (Bivalvia, Ostreidae), выращенных в Чёрном море <i>А. В. Пиркова, Л. В. Ладыгина</i>	1083
<i>Microstomum rogozini</i> sp. n. (Plathelminthes, Dolichomicrostomida, Microstomidae) из озера Байкал <i>Р. С. Кривороткин, О. А. Тимошкин</i>	1095
Анализ фауны амфипод континентальных водоемов Северо-Запада европейской части России <i>Н. А. Березина</i>	1104
Песня птиц во времени: изменчивость и стабильность <i>В. В. Иваницкий, И. М. Марова</i>	1118
Методы изучения территорий певчих птиц <i>М. В. Матанцева</i>	1127
Экология и годовые циклы овсянковых (Emberizidae, Aves) Северо-Западной Сибири как отражение адаптаций к условиям Субарктики и Арктики <i>В. Н. Рыжановский</i>	1139
Колонизация: индивидуальные особенности колонистов и популяционные процессы <i>А. В. Чабовский, Е. Н. Суркова, О. Н. Батова</i>	1152
О закономерностях и причине хронографической изменчивости морфологических признаков у некоторых видов млекопитающих: отряды Rodentia и Carnivora <i>В. А. Лобков</i>	1172
История голоценового ареала кулана (<i>Equus hemionus</i> , Equidae, Perissodactyla) в Казахстане <i>Н. А. Пластеева, П. А. Косинцев, М. С. Шагирбаев, М. М. Девяшин, В. В. Гасилин</i>	1189

Contents

Volume 102, No 10, 2023

Fine Structure of the Shell of Diploid and Triploid Oysters, <i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg 1793) (Bivalvia, Ostreidae) Reared in the Black Sea <i>A. V. Pirkova, L. V. Ladygina</i>	1083
<i>Microstomum rogozini</i> sp. n. (Plathelminthes, Dolichomicrostomida, Microstomidae) from Lake Baikal <i>R. S. Krivorotkin, O. A. Timoshkin</i>	1095
Analysis of the Amphipod Fauna of Continental Reservoirs in the Northwest of Russia's European Part <i>N. A. Berezina</i>	1104
The Avian Song Over Time: Variability and Stability <i>V. V. Ivanitskii, I. M. Marova</i>	1118
Methods for Studying Songbird Territories <i>M. V. Matantseva</i>	1127
Ecology and Annual Cycles of Buntings (Emberizidae, Aves) in Northwestern Siberia as a Reflection of Adaptations to the Subarctic and Arctic <i>V. N. Ryzhanovskiy</i>	1139
Colonization: Individual Traits of Colonists and Population Processes <i>A. V. Tchabovsky, E. N. Surkova, O. N. Batova</i>	1152
On the Patterns and Causes of Chronographic Variability of Morphological Characteristics in Some Mammals: the Orders Rodentia and Carnivora <i>V. A. Lobkov</i>	1172
Holocene Distribution of the Asiatic Wild Ass (<i>Equus hemionus</i> , Equidae, Perissodactyla) in Kazakhstan <i>N. A. Plasteeva, P. A. Kosintsev, M. S. Shagirbaev, M. M. Devjashin, V. V. Gasilin</i>	1189

УДК 594.121-147.124:57.01

УЛЬТРАСТРУКТУРА РАКОВИН ДИПЛОИДНЫХ И ТРИПЛОИДНЫХ УСТРИЦ *CRASSOSTREA GIGAS* (THUNBERG 1793) (BIVALVIA, OSTREIDAE), ВЫРАЩЕННЫХ В ЧЁРНОМ МОРЕ

© 2023 г. А. В. Пиркова^{а, *}, Л. В. Ладыгина^{а, **}

^аФИЦ Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН,
пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011 Россия

*e-mail: avpirkova@mail.ru

**e-mail: lvladygina@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.06.2023 г.

После доработки 02.07.2023 г.

Принята к публикации 07.07.2023 г.

Проведено сравнение ультраструктуры ростового края раковин диплоидных и триплоидных устриц (*Crassostrea gigas* Thunberg 1793), выращенных до товарного размера на морской ферме у берегов Крыма. Диплоидные устрицы — осевшие из планктона, триплоидные — получены в питомнике атлантического побережья. При исследовании использован электронный сканирующий микроскоп SEM Hitachi SU 3500 со встроенным программным обеспечением Oxford Ultin Max 65 для микроанализа. Показано, что ростовой край раковин состоит из двух слоев: периостракума и призматического слоя. Периостракум диплоидных устриц гладкий, пористый. Периостракум триплоидных устриц объемный, с продольными складками. Призматический слой как правой, так и левой створки раковин состоит из призм, окруженных органическими оболочками. В отличие от диплоидных, у триплоидных устриц грани призм длиннее, кальцитовое заполнение значительно ниже нормы, а межпризматические органические оболочки прерывистые с включениями карбоната кальция. Доля органического вещества в раковинах диплоидных устриц достоверно выше, чем в раковинах триплоидных. Обсуждаются факторы, влияющие на ультраструктуру раковин устриц разной пloidности.

Ключевые слова: ростовой край створки, ploидность, тонкая морфология, химический состав

DOI: 10.31857/S004451342309009X, **EDN:** REMWAA

Ареал обитания устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793) — Охотское, Японское, Жёлтое, Восточно- и Южно-Китайское моря (Раков, 1987). В 60–70-е годы XX в. гигантская устрица была завезена на Атлантическое побережье Европы и западное побережье США, где в дальнейшем стала доминирующим видом, как среди природных популяций двусторчатых моллюсков, так и в аквакультуре (Helm, 2004; Troost, 2010; Dauphina et al., 2013). *C. gigas* выращивают во многих странах Европы, Азии, Африки, Австралии и Америки. Спат устриц собирают на коллекторы в период максимальной численности личинок в планктоне, а также получают при разведении в питомниках. Значительная часть мирового производства морских моллюсков, особенно в Европе и Америке, приходится на долю гигантской устрицы, благодаря ее высокому темпу росту и адаптации к широкому диапазону условий окружающей среды (Troost, 2010). Начиная с 2010 г., мировое производство *C. gigas* увеличилось на 22% и в 2016 г. достигло около 600 тыс. т (FAO, 2018).

В Чёрное море *C. gigas* была интродуцирована в начале 80-х годов XX в. взамен исчезающего вида *Ostrea edulis* (Linnaeus 1758) (Орленко, 2005). Моллюсков разного размера (преимущественно спат) доставляли из Японского моря на побережье Чёрного моря. Аклиматизация проводилась согласно государственной программе, с прохождением моллюсков через карантин с последующим расселением по многим экспериментальным морским фермам. Устрицы хорошо адаптировались к черноморским условиям, о чем можно было судить по их темпу роста и выживаемости.

В настоящее время на черноморском побережье России функционируют три десятка марихозяйств с применением биотехники полуциклического выращивания *C. gigas*. Для этого спат диплоидных и триплоидных устриц закупают в питомниках атлантического побережья либо спат диплоидных устриц, осевший на искусственные субстраты в морях Дальнего Востока, подращивают в садках в течение двух лет до товарного размера. За этот пе-

риод диплоидные устрицы *C. gigas* дважды нерестятся в природных условиях, т.к. половозрелыми они становятся в первый год жизни (Раков, 1987). В Чёрном море гигантских устриц все чаще обнаруживают на твердых субстратах дна, конструкциях морских ферм и раковинах других видов двустворчатых моллюсков (Пиркова и др., 2020).

Товарная привлекательность устриц зависит от целостности и прочности раковины, которая защищает мягкие ткани моллюсков от воздействий внешних факторов и хищников (Suzuki et al., 2017). Известно, что раковины устриц состоят из карбоната кальция (CaCO_3) двух форм кристаллизации: кальцита и арагонита. Арагонит в раковине устриц находится только в месте прикрепления мускула аддуктора (миостракальный слой) и в замковом крае раковины (Galtsoff, 1964). Неорганическая часть раковины гигантских устриц составляет от 95 до 99% их веса (Suzuki et al., 2017; Song et al., 2019). Органическая часть раковины (матрица) представляет собой смесь белков, полисахаридов, гликопротеинов, липидов, пигментов, свободных аминокислот и пептидов, выделяемых тканями моллюска в процессе скелетогенеза; причем белки являются основными макромолекулами, контролирующими синтез биокристаллов (Marin et al., 2012; Mouchi et al., 2016). Несмотря на то, что органическая матрица составляет незначительную часть раковины моллюска, она является одним из основных компонентов, ответственных за прочность раковины (Marin et al., 2012).

В формировании раковины участвуют край мантии и внешний эпителиальный слой всей мантии. Раковина соприкасается с мантией через экстрапаллиальную жидкость, которая снабжает периостракум и кальцинированные слои неорганическими ионами и органическими веществами (Waller, 1980). Ионы кальция поглощаются из пищи при фильтрации воды или в результате пассивной диффузии через все органы. Впоследствии эти ионы переносятся клетками гемолимфы и могут временно накапливаться в соединительных тканях мантии или в эпителии мантии (Marin et al., 2012). В гемолимфе устриц есть две основные формы амебоидных клеток: агранулоциты и гранулоциты. Гранулоциты доставляют кристаллы CaCO_3 к месту образования раковины и участвуют в формировании призматического слоя и кристаллизации кальция (Song et al., 2019).

Раковина *C. gigas*, как и у других двустворчатых моллюсков, имеет многослойное органо-минеральное строение (Marie et al., 2011). Первым формируется периостракум, который покрывает внешнюю поверхность раковины и состоит в основном из органического матрикса. Периостракум секретируется специализированными клет-

ками периостракальной борозды и выделяется в виде жидкости. Жидкость состоит из нестабильных растворимых предшественников, которые богаты тирозином и становятся не растворимыми при попадании во внеклеточную среду (Marin et al., 2012). Один из растворимых предшественников был выделен из периостракума *Mytilus edulis* (Lamarck 1819). Это вещество, частично охарактеризованное и описанное как периострацин, содержит 55% остатков глицина, 10% тирозина и 2.2% ДОФА (3,4-дигидроксифенилаланин) (Waite et al., 1979). Периостракум обеспечивает первичную матрицу для внеклеточной минерализации раковины и роста кристаллов; разграничивает и герметизирует замкнутое пространство между тканями мантии и самой раковиной (экстрапаллиальное пространство) и защищает раковину от растворения (Marin et al., 2012).

Под периостракумом формируется призматический слой. Этот слой состоит из кристаллов кальцита, окруженных органическим каркасом и ориентированных перпендикулярно к поверхности раковины (Suzuki et al., 2017). Высота призм правой створки *C. gigas* составляет от 20 до 200 мкм и ширина — от 5 до 40 мкм. Призмы левой створки всегда меньше, и их размеры варьируют от 11 до 31 мкм в высоту и 9.5–17.7 мкм в ширину (Marie et al., 2011). Установлено, что каждая призма, в свою очередь, состоит из субъединиц ($< \sim 200$ нм) и органических макромолекул (Dauphina et al., 2013). На внутренней части раковин простые призмы имеют характерную “сотовую” структуру с органической мембраной, разделяющей карбонатные единицы. Толщина органической мембраны у большинства видов устриц варьирует от 0.5 до 8 мкм (Kennedy et al., 1969). Описаны два способа образования межпризматических мембран (Chesa et al., 2005). На начальном этапе организации этих мембран весь внешний эпителий мантии выделяет органическую жидкость, покрывающую всю поверхность. В дальнейшем межпризматические мембраны образуются в результате выделения секрета особыми эпителиальными клетками внешнего края мантии. Органические мембраны затвердевают в результате полимеризации. Вскоре после формирования зачаточных органических полостей в них начинается рост монокристаллов кальцита, которые выравнивают секретированную поверхность органических мембран (Chesa et al., 2005). Согласно результатам многих исследований, отложение минералов в биологических тканях — это контролируемый процесс. Среди наиболее активных агентов, контролирующих биологическую минерализацию, есть группы кислых белков, богатых аспарагиновой кислотой, серином или глицином (Weiner, Addadi, 1991). Они могут специфически взаимодействовать с некоторыми гранями кристалла, вызывая ориентированное отложение кристаллов

(nucleation), или внедряться в самую кристаллическую решетку.

Все эти сведения о структуре раковин были получены при исследовании диплоидных гигантских устриц.

Цель настоящего исследования — сравнение морфометрических характеристик, ультраструктуры ростового края и содержания органического и неорганического вещества в раковинах устриц *C. gigas* диплоидных — черноморского происхождения и триплоидных — с атлантического побережья, выращенных до товарного размера в идентичных условиях на морской ферме Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили диплоидные и триплоидные устрицы *C. gigas* возрастом 2,5 года (высота раковин диплоидных устриц от 86.76 до 121.06 мм; триплоидных — от 89.04 до 131.20 мм), выращенные в подвесной культуре в садках на морской ферме (внешний рейд Севастопольской бухты: 44°37'13.4" N, 33°30'13.6" E). Спат диплоидных устриц размерами 10–12 мм был обнаружен в 2019 г. на раковинах двустворчатого моллюска анадары (*Anadara kagoshimensis* (Tokunaga 1906)), подращиваемой в садках на ферме. Спат триплоидных устриц размерами около 12 мм был приобретен в 2019 г. ООО НИО “Марикультура” в устричном питомнике, расположенном на атлантическом побережье.

Линейные характеристики устриц (высоту, длину, ширину) измеряли цифровым штангенциркулем (ШЦ-1 “Зубр”, с точностью до 0.01 мм) согласно методике (Almeida et al., 1998). Раковины взвешивали на электронных весах AXIS ANG200C (до 0.0001 г). Рассмотрены особенности изменения индексов сагиттальной (H/L), фронтальной (D/L) кривизны и выпуклости ($(H + D)/L$) раковин (Harding, Mann, 2006). Для весовых и размерных характеристик устриц приводятся средние арифметические значения со стандартными отклонениями и 95% доверительные интервалы средних.

Долю органического вещества в правых (верхних) и левых (нижних) створках раковин диплоидных и триплоидных устриц определяли как разницу веса до и после сжигания и представили в процентах от веса створок. Образцы раковин сжигали в муфельной печи “ТЕМОС-Экспресс” при 450°C (температура, при которой происходит разложение органической матрицы) в течение 5 час (по три навески правой и левой створки; всего 36 навесок) после предварительного механического измельчения и высушивания в сушильном шкафу в течение 42 час при 45°C согласно методике (Soisuwan et al., 2014).

Для изучения ультраструктуры створки раковин тщательно промывали в проточной, затем дистиллированной воде и сушили на воздухе. Детальный ультраструктурный и химический анализ ростового края (рис. 1) правых и левых створок диплоидных и триплоидных устриц проводили с помощью электронного сканирующего микроскопа SEM Hitachi SU 3500 со встроенным программным обеспечением Oxford Ultin Max 65 для микроанализа. Регистрация рентгеновского излучения от каждой точки в процессе сканирования позволяет построить изображение, отражающее элементный состав различных участков поверхности. Такие изображения называют картами элементного состава (Pirozzi et al., 2018).

Плоидность определяли индивидуально как для диплоидных, так и для триплоидных устриц, анализируя метафазы митоза эпителиальных клеток жабр с удовлетворительным расположением хромосом с помощью микроскопа “Axioskop 40” C.ZEISS, фотокамеры “CanonPowerShot A640” и программного обеспечения “AxiVision Rel. 4.6”. Фотографии метафаз митоза были обработаны в Adobe Photoshop (версия 3) при использовании контраста, оптимизации цвета и фильтра. Постоянные препараты готовили согласно методике (Дарлингтон, Ла Кур, 1980). Для этого кусочки тканей жабр промывали дистиллированной водой, обрабатывали гипотоническим раствором (0.03 М лимоннокислого натрия) при температуре 60°C в течение 30 мин и фиксировали в смеси этилового спирта и уксусной кислоты (3 : 1). Смену фиксатора проводили дважды: через 30 мин и 2 часа. Для приготовления клеточной суспензии ткани измельчали в 50% растворе уксусной кислоты; на предметное стекло наносили несколько капель суспензии; распределяли тонким слоем и высушивали на воздухе в течение суток. Препараты окрашивали разбавленным раствором Гимзы в течение 2–4 часов. Затем промывали дистиллированной водой, высушивали и заключали в hydro-matrix.

Значимость различия веса раковин диплоидных и триплоидных устриц и значимость различия содержания органического вещества в раковинах проводили по U-критерию Манна–Уитни (Гублер, Генкин, 1973):

$$U_{\text{эмп}} = n_x n_y + \frac{n_{\text{max}}(n_{\text{max}} + 1)}{2} - T,$$

где: n_x и n_y — объемы выборок;

n_{max} — объем выборки, имеющей большую ранговую сумму;

T — большая сумма рангов из выборки x и y .

При этом различия между двумя выборками считаются значимыми, если $U_{\text{эмп}} \leq U_{0.05}$.

Сравнение средних значений доли органического вещества в правых створках диплоидных и

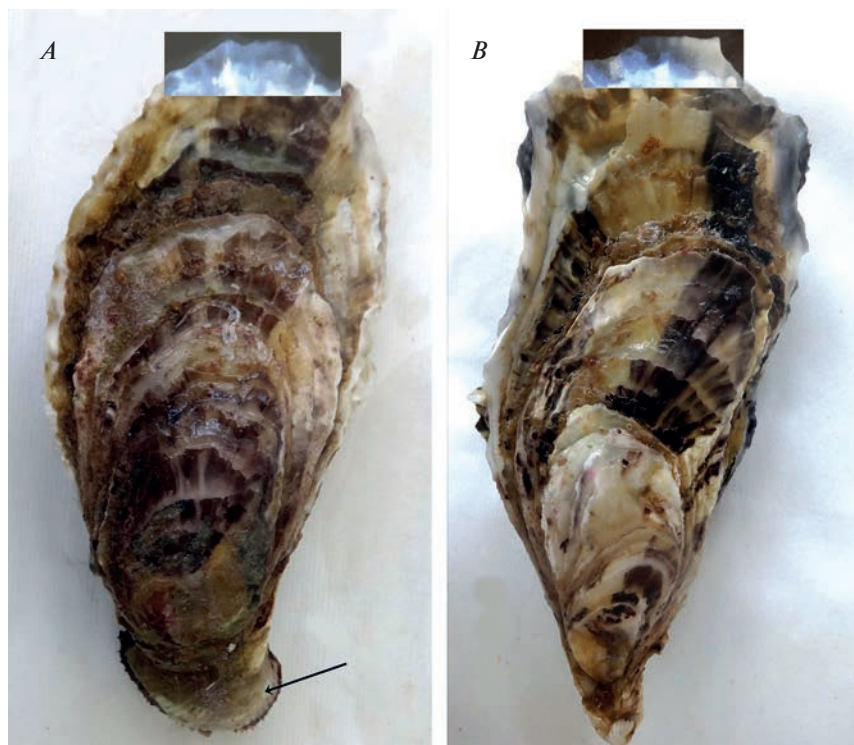


Рис 1. *Crassostrea gigas*: *A* — диплоидная, осевшая из планктона Чёрного моря на раковину анадары *Anadara kagoshimensis* (обозначено стрелкой); *B* — триплоидная, полученная в питомнике атлантического побережья и выращенная до товарного размера на морской ферме Чёрного моря. (Ростовой край устриц выделен полупрозрачным прямоугольником).

триплоидных устриц, а также в левых створках устриц разной плоидности проводили по *t*-критерию Стьюдента (для уровня значимости $P = 0.05$) (Лакин, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средние значения высоты (H , мм) раковин исследуемых диплоидных и триплоидных устриц примерно равны и составляют соответственно 104.05 ± 19.41 ($SD = 17.15$) и 105.01 ± 25.87 ($SD = 22.86$) мм при более сильном варьировании этого признака у триплоидных устриц (табл. 1). Ширина (D , мм) раковин триплоидных устриц больше (среднее значение 41.24 ± 6.57 мм, $SD = 5.81$), чем диплоидных (среднее значение 30.76 ± 2.67 мм, $SD = 2.36$). И как следствие — значения морфометрических индексов, а особенно выпуклость раковин ($(H + D)/L$) триплоидных устриц больше, чем диплоидных, что является отличительным морфологическим признаком триплоидных устриц с чашевидной раковиной. При сравнении средних значений весовых параметров левых створок диплоидных (26.49 ± 8.88 г, $SD = 7.85$) и триплоидных (26.17 ± 6.08 г, $SD = 7.05$) устриц различия не выявлены (см. табл.1). Однако средний вес правых створок диплоидных устриц несколько больше (20.16 ± 3.98 г, $SD = 3.52$), чем

триплоидных (15.05 ± 5.53 г, $SD = 4.89$). Сравнение веса правых и левых створок диплоидных и триплоидных устриц по критерию Манна—Уитни показало, что различия не достоверны и носят случайный характер: $U_{\text{эмп}} = 14 > U_{\text{кр } 0.05} = 7$.

Органическое вещество в правых створках раковин диплоидных устриц составило: 3.40, 3.17 и 2.99%, у триплоидных — 2.08, 2.01 и 1.87% (табл. 2). После ранжирования полученных данных по величине доли органического вещества и подсчета значения $U_{\text{эмп}}$ установлено, что $U_{\text{эмп}} = U_{\text{кр } 0.05} = 0$ при уровне значимости $p \leq 0.05$. При аналогичном сравнении содержания органического вещества в левых створках диплоидных (4.24, 3.35 и 2.95%) и триплоидных (1.97, 2.12 и 2.35%) устриц также было установлено: $U_{\text{эмп}} = U_{\text{кр } 0.05} = 0$. Так как эмпирическое значение U -критерия равно критическому, то различия в содержании органического вещества как в правых створках диплоидных и триплоидных устриц, так и в левых створках устриц разной плоидности можно считать значимыми.

Для проверки достоверности различий сравнивали средние значения доли органического вещества в правых створках диплоидных (3.19%) и триплоидных (1.99%) устриц по *t*-критерию Стьюдента (для долей). Было установлено, что для уровня значимости $P = 0.05$ и $k = 4$, $t_{\text{ф}} = 7.55 >$

Таблица 1. Весовые и размерные характеристики диплоидных и триплоидных устриц *Crassostrea gigas*

Параметры	Диплоидные устрицы					Триплоидные устрицы				
	1	2	3	сред. знач. $\pm i$	SD	1	2	3	сред. знач. $\pm i$	SD
<i>H</i> , мм	121.06	104.34	86.76	104.05 $\pm$ 19.41	17.15	131.20	94.73	89.09	105.01 $\pm$ 25.87	22.86
<i>L</i> , мм	62.98	77.46	57.40	65.95 $\pm$ 11.72	10.35	53.00	55.36	45.54	51.30 $\pm$ 5.80	5.13
<i>D</i> , мм	32.10	32.15	28.04	30.76 $\pm$ 2.67	2.36	47.00	41.32	35.39	41.24 $\pm$ 6.57	5.81
<i>H/L</i>	1.92	1.35	1.51	—	—	2.48	1.71	1.96	—	—
<i>D/L</i>	0.51	0.42	0.49	—	—	0.89	0.75	0.78	—	—
<i>H + D/L</i>	2.43	1.76	2.00	—	—	3.36	2.46	2.73	—	—
Wп.с., г	24.09	19.09	17.30	20.16 $\pm$ 3.98	3.52	20.22	14.44	10.50	15.05 $\pm$ 5.53	4.89
Wл.с., г	35.12	24.59	19.77	26.49 $\pm$ 8.88	7.85	31.11	23.76	20.65	26.17 $\pm$ 6.08	7.05

Примечания. *H*, мм — высота раковины; *L*, мм — длина раковины; *D*, мм — ширина раковины; *H/L* — сагиттальная кривизна; *D/L* — фронтальная кривизна; (*H + D*)/*L* — выпуклость раковины; Wп.с., г — вес правой створки; Wл.с., г — вес левой створки; сред. знач. — среднее значение; SD — стандартное отклонение; $\pm i$ — 95% доверительные интервалы средних значений.

Таблица 2. Доля (%) неорганического и органического вещества в раковинах диплоидных и триплоидных устриц *Crassostrea gigas*

№ устрицы	Диплоидные устрицы				Триплоидные устрицы			
	правая створка		левая створка		правая створка		левая створка	
	неорг. вещ.	орг. вещ.	неорг. вещ.	орг. вещ.	неорг. вещ.	орг. вещ.	неорг. вещ.	орг. вещ.
1	96.83	3.17	95.76	4.24	97.92	2.08	97.88	2.12
2	96.60	3.40	96.65	3.35	98.13	1.87	98.03	1.97
3	97.01	2.99	97.05	2.95	97.99	2.01	97.65	2.35
Ср. знач. $\pm i$	96.81 $\pm$ 0.23	3.19 $\pm$ 0.23	96.49 $\pm$ 0.75	3.51 $\pm$ 0.75	98.01 $\pm$ 0.12	1.99 $\pm$ 0.12	97.85 $\pm$ 0.22	2.15 $\pm$ 0.22
SD	0.21	0.21	0.66	0.66	0.11	0.11	0.19	0.19

Примечания. неорг. вещ. — неорганическое вещество, орг. вещ. — органическое вещество, сред. знач. — среднее значение, SD — стандартное отклонение, $\pm i$ — 95% доверительные интервалы средних значений.

$> t_{st} = 2.78$. При сравнении средних значений содержания органического вещества в левых створках диплоидных (3.51%) и триплоидных (2.15%) устриц также выявлено достоверное различие: $t_{ф} = 5.03 > t_{st} = 2.78$ ($k = 4$ и $P = 0.05$), т.е. с высокой вероятностью можно утверждать, что доля органического вещества в раковинах диплоидных устриц достоверно выше, чем в раковинах триплоидных.

В результате электронно-микроскопических исследований было показано, что ростовой край раковин диплоидных и триплоидных устриц состоит из двух слоев: периостракума (или конхиолинового слоя) (рис. 2) и призматического слоя (рис. 3). Конхиолиновый слой диплоидных устриц имеет гладкую пористую поверхность (рис. 2А). Вероятно, через поры происходит поступление ионов при минерализации раковины. Периостракум ростового края триплоидных устриц объемный, состоит из соединенных “пластин” разного размера и формы, которые образуют крупные продольные складки и бороздки (рис. 2В). Склад-

ки состоят из нескольких неплотно прилегающих слоев конхиолина. Между складками видны мембраны, покрывающие основание призм.

Призматический слой ростового края диплоидных и триплоидных устриц *C. gigas* расположен непосредственно под периостракумом раковины. Как было показано ранее, призматический слой раковин двустворчатых моллюсков состоит из столбчатых призм в окружении органической оболочки. На рис. 3 представлены электронно-микроскопические фотографии призматического слоя диплоидных *C. gigas*, имеющего характерную “сотовую” структуру. Концы призм представляют собой неправильные многоугольники. Число сторон многоугольных призм — от четырех до шести. Длина сторон отдельных призм правой створки — от 2.27 до 15.53 мкм (рис. 3А–3А1); левой створки — от 5.77 до 18.12 мкм (рис. 3В–3В1). Стороны призм в основном прямые, редко встречаются изогнутые. Толщина межпризматических органических оболочек правой створки от 0.27 до 1.07 мкм, левой створки от 0.44 до 1.15 мкм. Центральная часть большинства призм правой

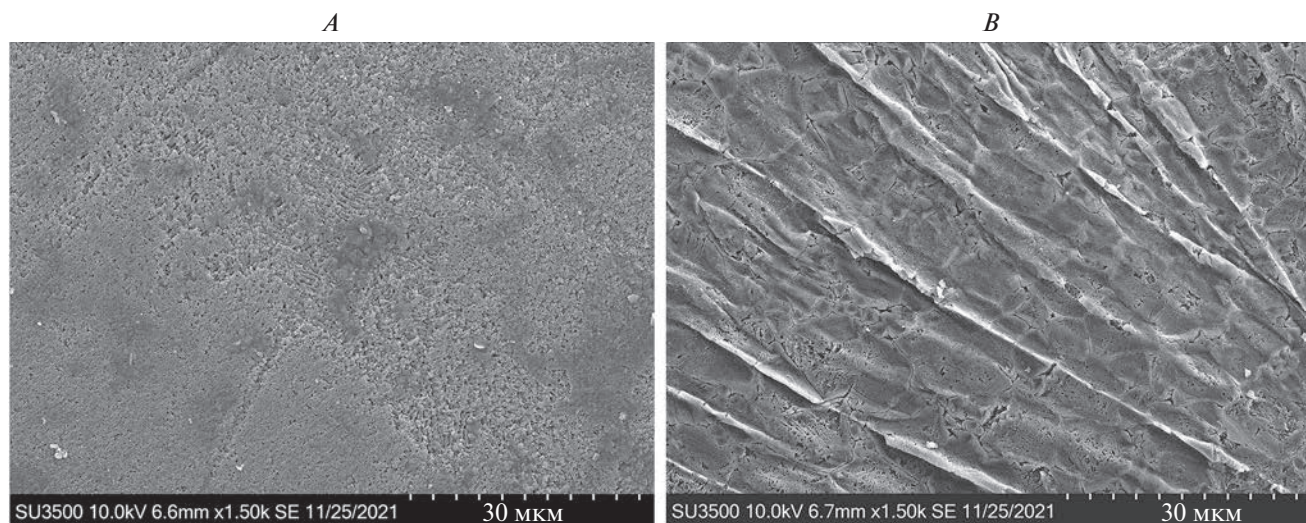


Рис. 2. СЭМ-изображения конхиолинового слоя ростового края правых створках раковин устриц *Crassostrea gigas*: *A* – диплоидной, *B* – триплоидной.

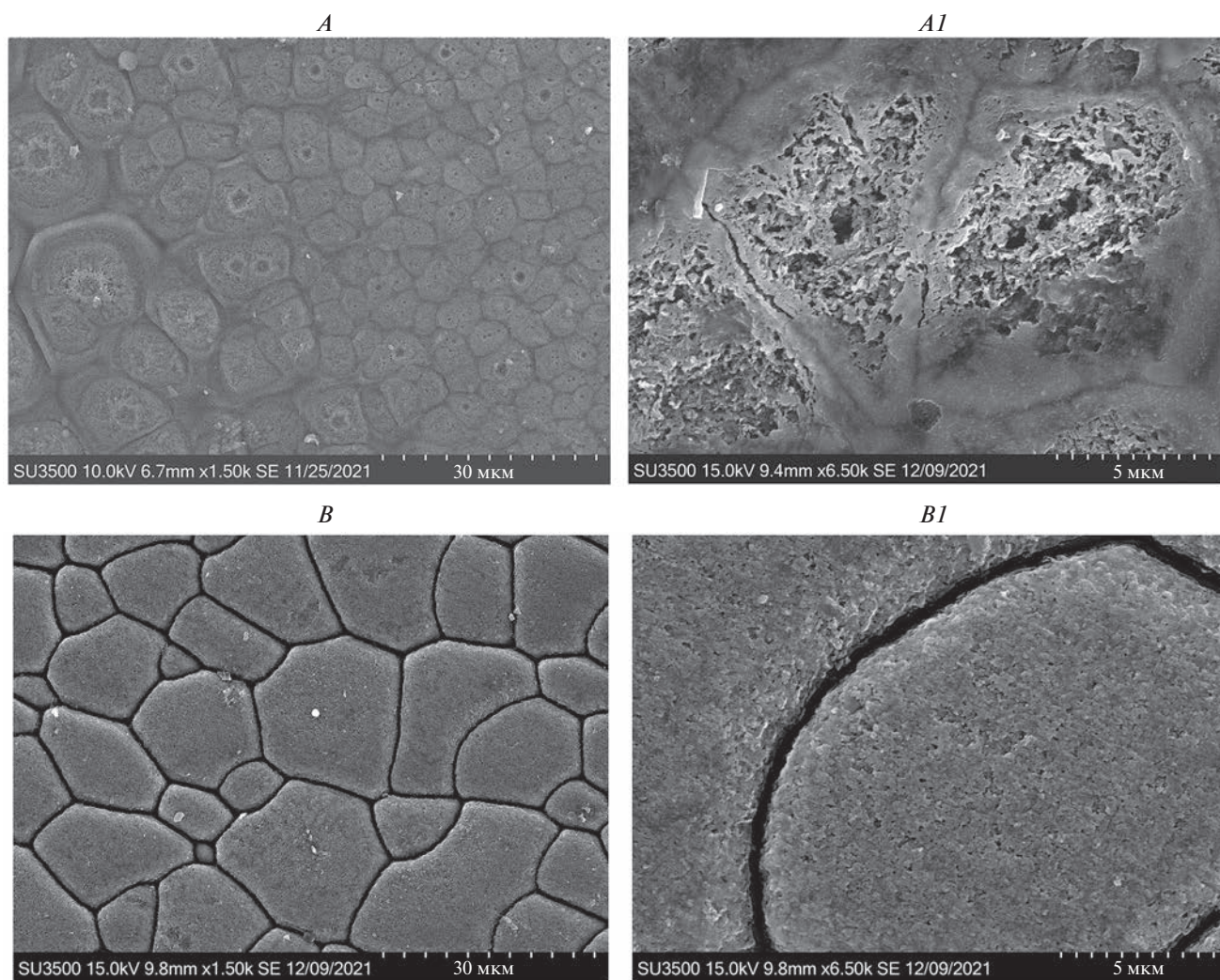


Рис. 3. СЭМ-изображения призматического слоя ростового края раковины диплоидных устриц *Crassostrea gigas*: *A*, *A1* – внутренняя сторона правой створки; *B*, *B1* – внутренняя сторона левой створки.

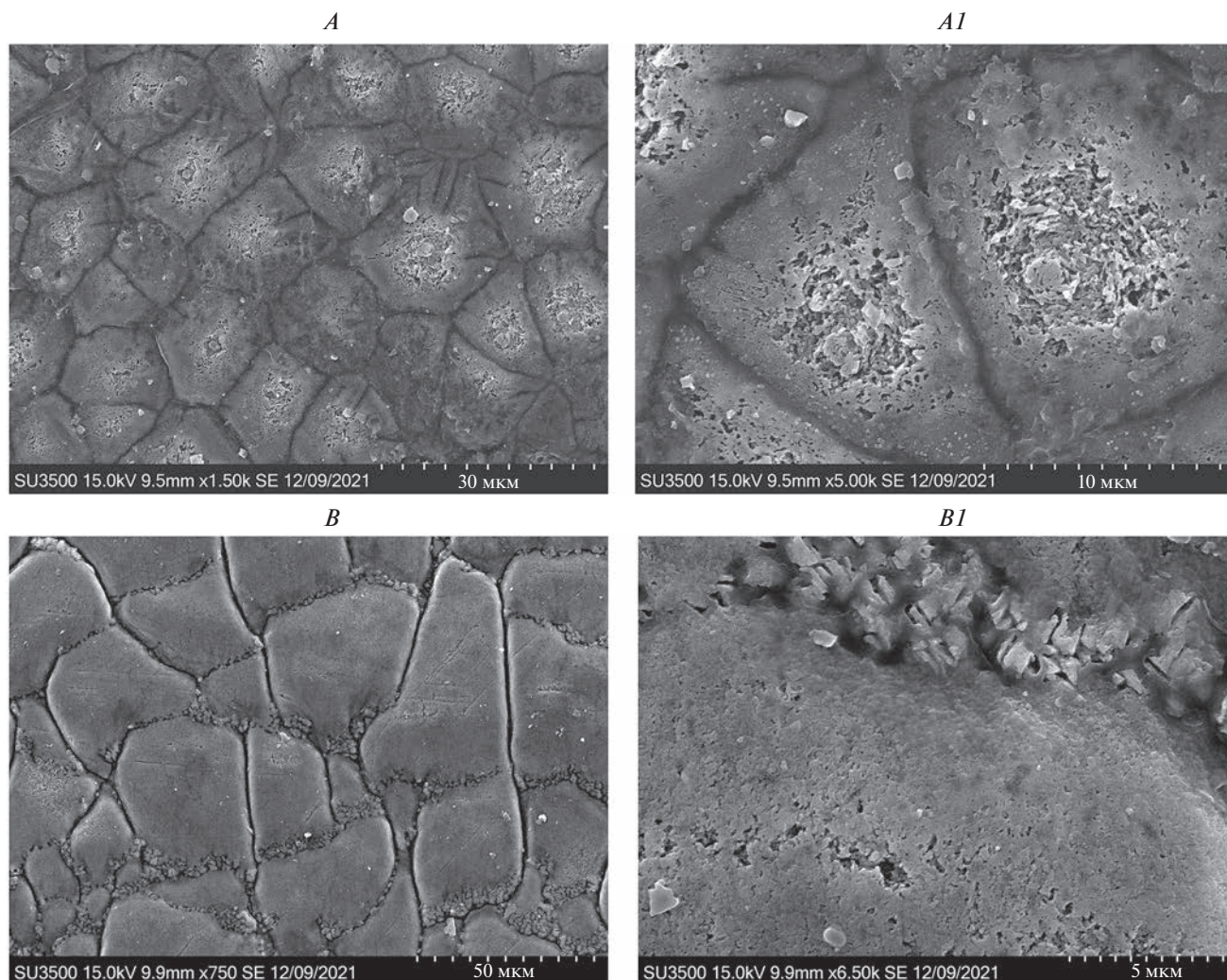


Рис. 4. СЭМ-изображения призматического слоя ростового края раковины триплоидных устриц *Crassostrea gigas*: A, A1 – внутренняя сторона правой створки; B, B1 – внутренняя сторона левой створки.

створки диплоидных устриц не полностью заполнена кристаллами (см. рис. 3A–3A1). Вероятно, процесс заполнения идет от внутренних межпризматических стенок к центру призмы. Призмы левой створки полностью заполнены нанокристаллами (см. рис. 3B), что очевидно обусловлено разной скоростью обызвестления правой и левой створки.

На рис. 4 представлены электронно-микроскопические фотографии призматического слоя раковин триплоидных *C. gigas*. Число сторон многоугольных призм правой створки от трех до семи; длина сторон от 2.54 до 17.23 мкм (рис. 4A). Ширина органической прослойки между призмами от 0.55 до 0.98 мкм. Кроме того, в некоторых призмах органические прослойки врастают в призму примерно на одну треть (до 8.38 мкм). Как и в правой створке диплоидных устриц, центральная часть призм правой створки триплоид-

ных устриц не полностью заполнена кристаллами кальцита (рис. 4A1). Углы призм левой створки триплоидных устриц часто округлые; количество сторон от 3 до 5 (рис. 4B). Максимальная и минимальная длины сторон различных призм различаются более чем в восемь раз: 5.95 и 43.81 мкм. Кальцитовое заполнение отдельных участков призм значительно ниже нормы (рис. 4B1). Ширина органической прослойки от 0.93 до 2.02 мкм. Между многими призмами расположены органические мембраны с частыми включениями округлой формы размерами до 0.94 мкм (см. рис. 4B–4B1).

Для уточнения химического состава включений, выявленных в межпризматических органических оболочках призматического слоя левых створок триплоидных устриц, проведено качественное картирование пространственного распределения элементов (кальция, кислорода и углерода) (рис. 5). Выявлено, что в призматическом

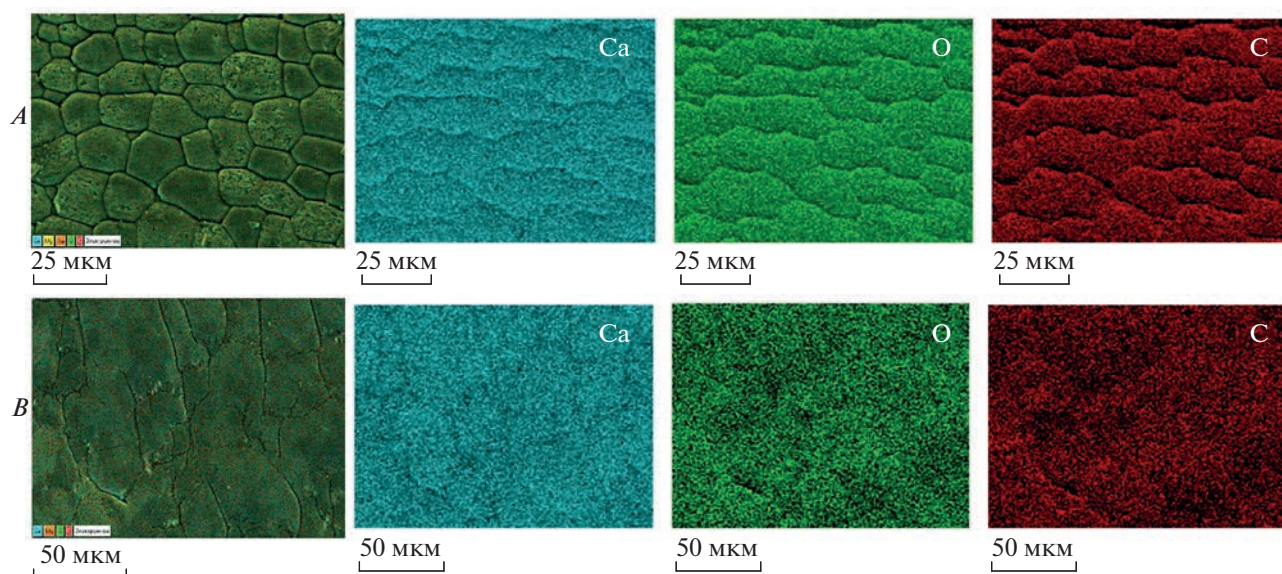


Рис. 5. Карты распределения элементов Ca, C, O в призматическом слое ростового края внутренней стороны левой створки *Crassostrea gigas*: A — диплоидных, B — триплоидных.

слое у диплоидных устриц элементы кальция, кислород и углерод распределены равномерно только в призмах. В межпризматических оболочках эти элементы отсутствуют. Следовательно, призмы состоят из карбоната кальция (CaCO_3). У триплоидных устриц эти элементы распределены равномерно как в призмах, так и в межпризматических оболочках, что свидетельствует о включении CaCO_3 в органический матрикс.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа кариологических препаратов эпителия жабр была подтверждена плоидность исследуемых устриц *C. gigas*. В метафазе митоза гигантских устриц черноморского происхождения — 20 хромосом; на метафазной пластинке устриц атлантического происхождения — 30 хромосом (рис. 6). Ранее были описаны кариотипы диплоидной *C. gigas* с числом хромосом, равным 20 (Ahmed, Sparks, 1967), и кариотипы триплоидной устрицы с числом хромосом, равным 30 (Gerard et al., 1994). Способ получения триплоидных устриц был разработан для применения в аквакультуре. Триплоидные устрицы отличаются от диплоидных более высоким темпом роста, бóльшим весом и более низкой репродуктивной способностью (Payton et al., 2017). Низкая репродуктивная способность триплоидных устриц является следствием нарушения митоза и мейоза на ранних стадиях гаметогенеза (Maillard et al., 2021).

Согласно результатам исследования, содержание органического вещества в раковинах трипло-

идных устриц достоверно ниже, чем в раковинах диплоидных. Так, этот показатель в правых створках триплоидных устриц в 1.6 раза ниже, чем в правых створках диплоидных: 1.99 и 3.19% соответственно. Из литературных источников известно, что органическое вещество в раковинах диплоидных устриц *C. gigas* может составлять от одного (Marie et al., 2011) до двух процентов веса (Seung Woo Lee, Cheong Song Choi, 2007). Вероятно, соотношение органического и неорганического вещества в раковинах гигантской устрицы зависит от места обитания моллюсков, температуры воды и продуктивности акватории.

Ростовой край раковин диплоидных, и триплоидных устриц состоит из двух слоев: периостракума и призматического слоя. Такая структура раковины характерна для многих двустворчатых моллюсков (Chesa et al., 2005). Толщина межпризматических органических оболочек правой створки диплоидных устриц от 0.27 до 1.07 мкм, левой створки от 0.44 до 1.15 мкм, что в два раза меньше, чем у *Crassostrea virginica* (Gmelin 1791) (Chesa et al., 2005). В раковине диплоидной устрицы призмы левой створки полностью заполнены нанокристаллами, что объясняется разной скоростью обызвествления. Так, согласно данным, полученным при изучении скорости обызвествления раковин молоди *C. virginica*, было установлено, что скорость в левой створке выше, чем правой (Galtsoff, 1964).

В ультраструктуре раковин устриц разной плоидности выявлены существенные различия. Вероятно, это обусловлено разной секреторной активностью эпителиальных клеток периостра-

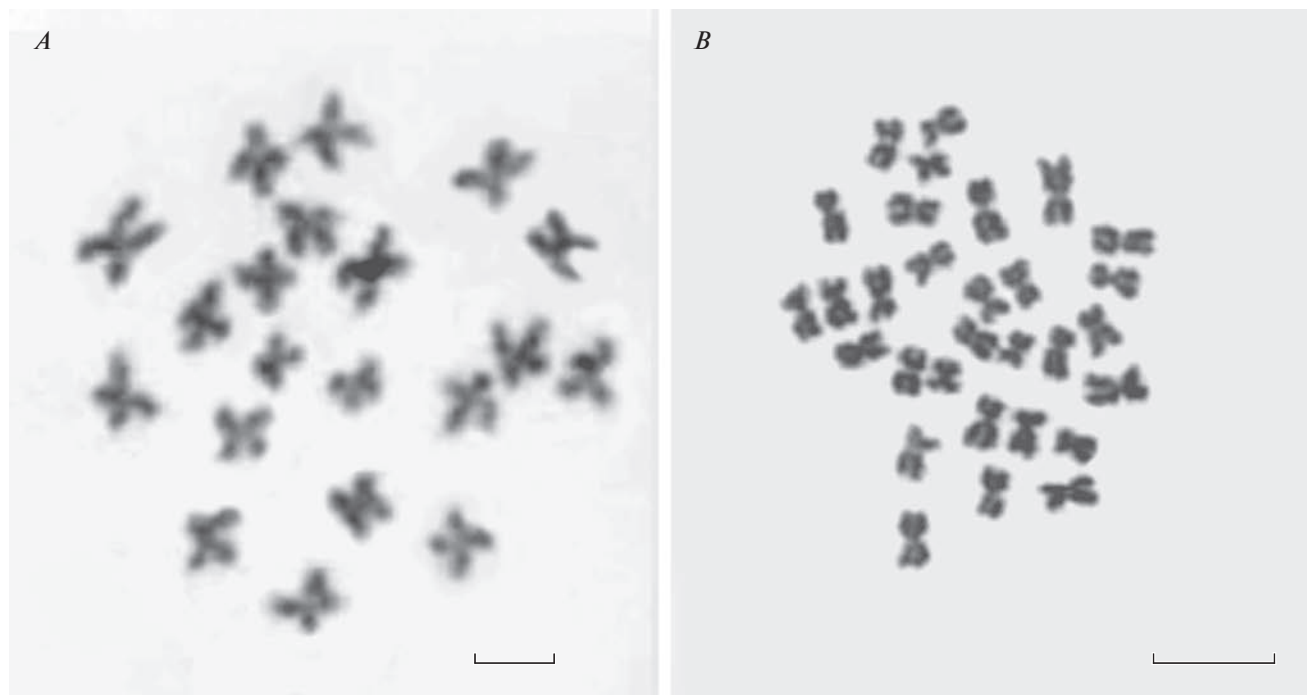


Рис. 6. Метафазы митоза в эпителиальных клетках жабр *Crassostrea gigas*: *A* — диплоидной ($2n = 20$ хромосом), *B* — триплоидной ($3n = 30$ хромосом). Масштаб 10 мкм.

кальной борозды или биологической активностью выделяемого ими секрета. Наличие продольных складок периостракума триплоидных устриц возможно связано с анатомическим строением периостракальной борозды. Согласно данным электронно-микроскопических исследований призматического слоя ростового края раковин устриц, у триплоидных устриц грани призм длиннее, чем у диплоидных; кальцитовое заполнение отдельных участков призм значительно ниже нормы; межпризматические оболочки местами прерывистые с включениями кристаллов карбоната кальция. Вероятно, такие места соответствуют областям края мантии триплоидных устриц с аномально низкой секрецией органического вещества. Или секретируются жидкости — предшественники органических мембран, которые различаются полимеризацией и биохимическим составом. Известно, что биологическую минерализацию контролирует группа кислых белков и гликопротеинов (Weiner, Addadi, 1991). Основными аминокислотами, обнаруженными в матричных белках раковины устрицы *C. gigas*, являются аспарагиновая кислота, сирий и глицин, причем доля глицина — самая высокая (Almeida et al., 1998). Известно также, что белки, богатые аспарагиновой кислотой, подавляют неконтролируемую кристаллизацию аморфного карбоната кальция во время биоминерализации призматического слоя раковины (Politi et al., 2007). Следовательно, органический матрикс призматического слоя ра-

ковин диплоидных и триплоидных устриц может различаться по качественному или количественному составу белков. У триплоидных устриц было отмечено вращение в призму органических прослоек. Частичное вращение органических оболочек в призматические ячейки характерно также для *O. edulis* (Checa et al., 2005).

Ранее было установлено, что элементный состав раковин *C. gigas* зависит, в основном, от типа отложений и взвешенных частиц, обнаруженных на каждом участке выращивания (Almeida et al., 1998). В нашем исследовании выращивание диплоидных и триплоидных устриц проходило в садках, расположенных близко один к другому. В призматическом слое створок устриц разной плоидности наблюдались разные концентрации элементов, что может быть связано с различающимися механизмами метаболизма диплоидных и триплоидных *C. gigas*, что ранее подтверждено при изучении активности открытия створок устриц. У триплоидных устриц продолжительность открытия створок и их суточный ритм были значительно выше, чем у диплоидных (Payton et al., 2017).

Известно, что у двустворчатых моллюсков концентрация ионов $[Ca^{2+}]$ и $[HCO_3^-]$ контролируется физиологически и изменяется независимо от концентрации этих ионов в окружающей морской воде (Green et al., 2009). Кальций поступает в мантию непосредственно из морской воды и

может поглощаться другими органами моллюска и транспортироваться в мантию. Ионы $[\text{CO}_3^{2-}]$ или $[\text{HCO}_3^-]$ могут либо поглощаться, либо производиться метаболическим путем, причем $[\text{HCO}_3^-]$ является источником неорганического углерода, который используется для кальцификации раковин (Thomsen et al., 2015). Метаболический углерод может составлять до 69% углерода раковин *C. gigas*, и его содержание колеблется в зависимости от скорости метаболизма. У *C. virginica* обнаружена прямая зависимость между активностью пищеварительного тракта и скоростью роста раковины (Galtsoff, 1964).

Из литературных источников известно, что увеличение парциального давления углекислого газа в морской воде и, как следствие, снижение pH в пределах экологически значимого диапазона приводят к снижению степени насыщения воды карбонатом кальция. Это негативно влияет на физиологические процессы, скорость кальцификации и механические свойства раковин устриц *C. gigas* (Dauphina et al., 2013). Экспериментально установлено, что повышенные уровни pCO_2 отрицательно влияют на процесс биоминерализации: изменяются ультраструктура и механические свойства раковин *C. gigas*, увеличивается толщина кальцитовых пластин в гипостракуме и снижается твердость и трещиностойкость раковин (Wei et al., 2015). Значения pH морской воды в месте расположения морской фермы, где проходило выращивание диплоидных и триплоидных устриц, в течение года изменялось в пределах от 8.28 до 8.35 (Karpanov et al., 2020). Такое изменение pH является оптимальным и не могло повлиять на микроструктуру и механические свойства раковин триплоидных устриц.

Поглощение $[\text{Ca}^{2+}]$ и других ионов, необходимых для формирования раковины *C. gigas*, а также условия, влияющие на процесс кальцификации, зависят от солености воды (Sillanpää et al., 2020). Оплодотворение, эмбриональное, личиночное развитие и доращивание диплоидных устриц *C. gigas* до товарного размера проходило в природных условиях Чёрного моря. Сезонные колебания солености воды в Севастопольской бухте, где расположена морская ферма, составили 17.25–18.40‰ (Karpanov et al., 2020). Триплоидные устрицы были получены и выращены до размеров 12 мм в устричном питомнике атлантического побережья при солености воды около 32‰ (Harney et al., 2016). Затем спат триплоидных устриц доращивали до товарного размера на морской ферме Чёрного моря. Известно, что устрицы (особенно из рода *Crassostrea*), как и многие другие эвригалльные организмы, способны жить в морской воде очень широкого диапазона солености (Galtsoff, 1964; Troost, 2010). Гигантские устрицы растут

при оптимальной солености от 20 до 25‰; они также могут встречаться при солености ниже 10‰ и выживают при солености выше 35‰ (Helm et al., 2004). Однако низкая соленость увеличивает стандартную скорость метаболизма *C. gigas* и затраты на кальцификацию раковины, а также приводят к снижению мантийного и жаберного АТФ-уровней и потребления кислорода (Wei et al., 2015). Осморегуляция и транспорт ионов, запасы энергии и метаболизм, а также экспрессия белка и мРНК зависят от солености (Zhao et al., 2012). Влияние солености на транспорт ионов и осморегуляцию представляет особый интерес, поскольку эти функции напрямую связаны с состоянием гемолимфы и, следовательно, процессом кальцификации (Sanders et al., 2018). Хотя физиологические функции устриц, такие как осморегуляция, могут адаптироваться к изменениям солености, в долгосрочной перспективе результирующие изменения переноса ионов могут привести к снижению минерализации раковины. Стресс от воздействия субоптимальной солености может подавлять биоминерализацию, чтобы экономить энергию для осуществления других важных физиологических процессов (Sillanpää et al., 2020).

Таким образом, причиной отличительных особенностей ультраструктуры раковин и низкого содержания органического вещества в створках триплоидных устриц *C. gigas* атлантического происхождения, по сравнению с диплоидными устрицами черноморского происхождения, может быть повышенная скорость метаболизма. Не исключено влияние долгосрочного воздействия резкого снижения солености морской воды на кальцификацию раковин триплоидных устриц при доращивании в Чёрном море до товарного размера.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность директору ООО НИО “Марикультура” В.Д. Шинявскому за предоставленную возможность проведения эксперимента и заведующему лаборатории микроскопии ФИЦ ИнБЮМ В.Н. Лишаеву за оказанную помощь в работе на ЭСМ. Авторы признательны Рецензентам за замечания и ценные советы, которые улучшили содержание рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме: “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса” № гос. регистрации 121030300149-0.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гублер Е.В., Генкин А.А., 1973. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л.: Медицина. Ленинградское отделение. 141 с.
- Дарлингтон С.Д., Ла Кур Л.Ф., 1980. Хромосомы. Методы работы. М.: Атомиздат. 181 с.
- Лакин Г.Ф., 1973. Биометрия. М.: Высшая школа. 342 с.
- Орленко А.Н., 2005. Основные результаты работ по акклиматизации и культивированию гигантской устрицы *Crassostrea gigas* (Th.) в Чёрном море за период 1985–2004 гг. // Рыбное хозяйство Украины. Спец. вып. № 6. С. 178–180.
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Холодов В.И., 2020. Биологические и биотехнические аспекты организации и функционирования устричного питомника на Чёрном море. Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. 120 с.
- Раков В.А., 1987. Биология и культивирование устриц // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. М.: Агропромиздат. С. 72–84.
- Ahmed M., Sparks A.K., 1967. A preliminary study of chromosomes of two species of oysters (*Ostrea lurida* and *Crassostrea gigas*) // Journal of the Fisheries Board of Canada. V. 24. P. 2155–2159.
- Almeida M.J., Machado J., Moura G., Azevedo M., Coimbra J., 1998. Temporal and local variations in biochemical composition of *Crassostrea gigas* shells // Journal of Sea Research. V. 40. № 3–4. P. 233–249.
- Checa A.G., Rodri'guez-Navarro A.B., Esteban-Delgado F.J., 2005. The nature and formation of calcitic columnar prismatic shell layers in pteriomorphian bivalves // Biomaterials. V. 26. P. 6404–6414.
- Dauphina Y., Alexander D.B., Castillo-Michel H., Chevalard C., Cuif J.-P., Farrea B., Pouvreau S., Salom  c M., 2013. In situ distribution and characterization of the organic content of the oyster shell *Crassostrea gigas* (Mollusca, Bivalvia) // Micron. V. 44. P. 373–383. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2012.09.002>
- FAO, 2018. The State of World Fisheries and Aquaculture 2018: Meeting the sustainable development goals. Rome: FAO. 227 p. License: CC BY-NC-SA 3.0 IGO. <http://www.fao.org/3/i9540en/i9540en.pdf>
- Galtsoff P.S., 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin // Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service. Washington. 502 p.
- Gerard A., Naciri Y., Peignon J.-M., Ledu C., Phelipot P., Noiret C., Peudener I., Grizel H., 1994. Image analysis: a new method for estimating triploidy in commercial bivalves // Aquaculture and Fisheries Management. V. 25. P. 697–708.
- Green M.A., Waldbusser G.G., Reilly S.L., Emerson K., O'Donnella S., 2009. Death by dissolution: sediment saturation state as a mortality factor for juvenile bivalves // Limnology and Oceanography. V. 54. № 4. P. 1037–1047.
- Harding J.M., Mann D.R., 2006. Age and growth of wild suminoe (*Crassostrea ariakensis*, Fugita 1913) and Pacific (*C. gigas*, Trunberg 1793) oyster from Laizhou bay, China // Journal of Shellfish Research. V. 25. № 1. P. 73–82.
- Harney E., Artigaud S., Le Souchu P., Miner P., Corporeau Ch., Essid H., Pichereau V., Nunes Flavia L.D., 2016. Non-additive effects of ocean acidification in combination with warming on the larval proteome of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // Journal of Proteomics. V. 135. P. 151–161. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2015.12.001>
- Helm M.M., Bourne N., Lovatelli A., 2004. Hatchery culture of bivalves. A practical manual. Rome: FAO. 177 p. (FAO Fisheries Technical Paper; № 471).
- Kapranov S.V., Kovrigina N.P., Troshchenko O.A., Rodionova N.Yu., 2020. Long-term variations of thermohaline and hydrochemical characteristics in the mussel farm area in the coastal waters off Sevastopol (Black Sea) in 2001–2018 // Continental Shelf Research. V. 206. P. 1–15. 104185. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104185>
- Kennedy W.J., Taylor J.D., Hall A., 1969. Environmental and biological controls on bivalve shell mineralogy // Biological Reviews. V. 44. P. 499–530.
- Maillard F., Elie N., Villain-Naud N., Lepoittevin M., Martinez A.-S., Lelon C., 2021. Male triploid oysters of *Crassostrea gigas* exhibit defects in mitosis and meiosis during early spermatogenesis // FEBS Open Bio. V. 12. P. 1438–1452. <https://doi.org/10.1002/2211-5463.13356>
- Marie B., Zanella-Cl  on I., Guichard N., Becchi M., Marin F., 2011. Novel proteins from the calcifying shell matrix of the pacific oyster *Crassostrea gigas* // Marine Biotechnology. V. 13. P. 1159–1168.
- Marin F., Roy N.L., Marie B., 2012. The formation and mineralization of mollusk shell // Frontiers in Bioscience. V. 4. P. 1099–1125.
- Mouchi V., Lartaud F., Guichard N., Immel F., Rafelis M., Broussar C., Crowley Q.G., Marin F., 2016. Chalky versus foliated: a discriminant immunogold labeling of shell microstructures in the edible oyster *Crassostrea gigas* // Marine Biology. V. 163. № 256. P. 1–15. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3040-6>
- Payton L., Sow M., Massabau J.-Ch., Ciret P., Tran D., 2017. How annual course of photoperiod shapes seasonal behavior of diploid and triploid oysters, *Crassostrea gigas* // PLoS ONE. V. 12. № 10. P. 1–22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185918>
- Pirozzi N.M., Hoogenboom J.P., Giepmans B.N.G., 2018. ColorEM: analytical electron microscopy for element-guided identification and imaging of the building blocks of life // Histochemistry and Cell Biology. V. 150. P. 509–520. <https://doi.org/10.1007/s00418-018-1707-4>
- Politi Y., Mahamid J., Goldberg H., Weiner S., Addadi L., 2007. Asprich mollusk shell protein: in vitro experiments aimed at elucidating function in CaCO₃ crystallization // CrystEngComm. № 12. P. 1171–1177 (abstract).

- Sanders T., Schmittmann L., Nascimento-Schulze J.C., Melzner F., 2018. High Calcification Costs Limit Mussel Growth at Low Salinity // *Frontiers in Marine Science*. V. 5 Article 352.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00352>
- Seung Woo Lee, Cheong Song Choi, 2007. The correlation between organic matrices and biominerals (myostracal prism and folia) of the adult oyster shell, *Crassostrea gigas* // *Micron*. V. 38. P. 58–64.
- Sillanpää J.K., Reis Cardoso J.C., Félix R.C., Anjos L., Power D.M., Sundell K., 2020. Dilution of Seawater Affects the Ca^{2+} Transport in the Outer Mantle Epithelium of *Crassostrea gigas* // *Frontiers in Physiology*, 22 January 2020.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00001>
- Soisuwan S., Phommachant J., Wisaijorn W., Praserttham P., 2014. The characteristics of green calcium oxide derived from aquatic materials. *Procedia Chem*. V. 9. P. 53–61.
<https://doi.org/10.1016/j.proche.2014.05.007>
- Song X., Liu Z., Wang L., Song L., 2019. Recent Advances of Shell Matrix Proteins and Cellular Orchestration in Marine Molluscan Shell Biomineralization // *Marine Science*. Article 4. V. 6.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00041>
- Suzuki M., Kogure T., Nagasawa H., 2017. Studies on the Chemical Structures of Organic Matrices and Their Functions in the Biomineralization Processes of Molluscan Shells // *A Gri-Bioscience Monographs*. V. 7. № 2. P. 25–39.
- Thomsen J., Haynert K., Wegner K.M., Melzner F., 2015. Impact of seawater carbonate chemistry on the calcification of marine bivalves // *Biogeosciences*. V. 12. № 14. P. 4209–4220.
<https://doi.org/10.5194/bg-12-4209-2015>
- Troost K., 2010. Causes and effects of a highly successful marine invasion: case-study of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries // *Journal of Sea Research*. V. 64. № 3. P. 145–165.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2010.02.004>
- Waite J.H., Saleuddin A.S.M., Andersen S.O., 1979. Periostracin – A Soluble Precursor of Sclerotized Periostracum in *Mytilus edulis* L. // *Journal of Comparative Physiology*. V. 130. P. 301–307.
- Waller T.R., 1980. SEM of the shell and mantle in the order Arcoida (Mollusca, Bivalvia) // *Smithsonian Contributions to Zoology*. V. 313. P. 1–58.
- Wei L., Wang Q., Wu H., Ji C., Zhao J., 2015. Proteomic and metabolomics responses of Pacific oyster *Crassostrea gigas* to elevated pCO_2 exposure // *Journal of Proteomics*. V. 112. P. 83–94.
<https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.08.010>
- Weiner S., Addadi L., 1991. Acidic macromolecules of mineralized tissues: the controls of crystal formation // *Trends Biochem. Science*. V. 16. P. 252–257.
- Zhao X., Yu H., Kong L., Li Q., 2012. Transcriptomic Responses to Salinity Stress in the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* // *PLoS ONE*. V. 7. № 9: e46244.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046244>

FINE STRUCTURE OF THE SHELL OF DIPLOID AND TRIPLOID OYSTERS, *CRASSOSTREA GIGAS* (THUNBERG 1793) (BIVALVIA, OSTREIDAE) REARED IN THE BLACK SEA

A. V. Pirkova^{1, *}, L. V. Ladygina^{1, **}

¹Kovalevsky Institute of the Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences,
2 Nakhimov av., Sevastopol, 299011 Russia

*e-mail: avpirkova@mail.ru

**e-mail: lvaldygina@yandex.ru

The fine structure and chemical composition of the shell growth margin were compared in diploid and triploid oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793), reared to commercial size in a Crimean marine farm. The diploid oysters were deposited from plankton, whereas the triploid ones were obtained from an Atlantic coast nursery. An electron scanning microscope SEM Hitachi U 3500 with built-in software Oxford Ultin Max 65 for microanalysis was employed in the study. The shell growth margin is shown to consist of two layers: periostracum and prismatic. The periostracum in diploid oysters is smooth and porous, whereas the periostracum of triploid oysters is volumetric and shows longitudinal folds. The prismatic layer of both right and left shell valves consists of prisms surrounded by organic membranes. In contrast to diploid oysters, triploid ones have longer prism facets, their calcite filling is significantly lower than normal, their interprismatic organic membranes are discontinuous and contain calcium carbonate. The proportion of organic matter in diploid oyster shells is significantly higher than that in triploid ones. The factors affecting the fine structure of oyster shells differing in ploidy are discussed.

Keywords: shell growth margin, fine morphology, ploidy, chemical composition

УДК 595.123

MICROSTOMUM ROGOZINI SP. N. (PLATHELMINTHES, DOLICHOMICROSTOMIDA, MICROSTOMIDAE) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

© 2023 г. Р. С. Кривороткин^а, *, О. А. Тимошкин^а

^аЛимнологический институт СО РАН,
ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033 Россия

*e-mail: roman_bio@mail.ru

Поступила в редакцию 28.03.2023 г.

После доработки 12.05.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

На основе оригинального материала, собранного за период 1994–2008 гг., выполнено иллюстрированное описание нового для науки вида *Microstomum rogozini* sp. n., наиболее распространенного и самого многочисленного представителя микростомид, обитающего в прибрежной зоне озера Байкал. Особи данного вида ярко-оранжевые, состоят максимум из двух зооидов, в половозрелом состоянии имеют цельный спиралевидно-закрученный стилет с 3.5 витками. Его длина колеблется от 120 до 170 мкм, при средней длине около 145 мкм. Выводное отверстие имеет вид желоба и расположено на дистальном полувитке. Дан дифференциальный диагноз, приведены сведения о распространении, изменчивости, кратко охарактеризована экология данного вида.

Ключевые слова: микротурбеллярии, мейобентос, новый вид, род *Microstomum*, экология, распространение, Байкал, река Ангара

DOI: 10.31857/S0044513423100057, **EDN:** PVEQSV

В рамках отряда Dolichomicrostomida выделяется семейство Microstomidae Luther 1907, представители которого характеризуются наличием ресничных сенсорных ямок по бокам переднего конца тела; кишечником, который выходит вперед за ротовое отверстие, и способностью к бесполому размножению (паратомии). В настоящее время в состав данного семейства входят два рода: *Microstomum* Schmidt 1848 и *Myozonella* Beklemishev 1955, которые объединяют 45 видов (Lin et al., 2017; Atherton, Jondelius, 2019; Tyler et al., 2023). Поскольку основным методом размножения микростомид является паратомия, в большинстве случаев тело особей состоит из нескольких зооидов. Длина одного зооида обычно составляет около 0.6–4 мм, при этом у некоторых видов могут формироваться цепочки, включающие до 18 зооидов (общей длиной до 15 мм) (Atherton, Jondelius, 2019). Жизненный цикл микростомид имеет короткие периоды полового размножения, которые преимущественно приходятся на осень (Bauchhenss, 1971; Heitkamp, 1982). Некоторые виды семейства могут быть половозрелыми всего две недели в году или меньше (Bauchhenss, 1971; Faubel, 1984). Поэтому половозрелые экземпляры со сформированными стилетами, как правило, встречаются редко, благодаря чему видовое определение микростомид значительно затруднено. Следует подчеркнуть, что часть видов является весьма

распространенными в пресных и морских водах. В связи с этим некоторые авторы прибегают к использованию дополнительных методов исследования, в частности, методов молекулярной биологии, для идентификации видов этой сложной группы (Atherton, Jondelius, 2018, 2019).

На данный момент из 44 видов рода *Microstomum* 34 обитают в морских водах, девять — в пресных водах и один обнаружен как в солоноватых (до 7‰), так и в пресных водах (Lin et al., 2017; Atherton, Jondelius, 2019). При этом многообразии строение половой системы (в частности, стилета) известно только для 24 видов. Для 20 видов строение стилета неизвестно, вероятно, периоды полового размножения у них редки либо короткие. Некоторые авторы утверждают, что все описанные виды, для которых строение половой системы (как основного таксономического признака) неизвестно, должны считаться видами *nomen dubium* (Faubel, 1984).

Среди пресноводных представителей рода только для трех видов имеются сведения о строении стилета: *Microstomum bispiralis* Stirewalt 1937, *Microstomum giganteum* Hallez 1878 и *Microstomum lineare* (Müller 1773) (Atherton, Jondelius, 2019). Первый вид является относительно редким и обнаружен только в США, Финляндии и Швеции (Atherton, Jondelius, 2019). Остальные два вида яв-

ляются весьма широко распространенными. Ранее в литературе велось много споров о таксономическом статусе данных видов, является ли *M. giganteum* отдельным видом, подвидом *M. lineare* или просто более крупным его вариантом. Данный вид был сведен в качестве младшего синонима *M. lineare* Лютером А. (Luther, 1960), который считал его “чистой линией” *M. lineare*, развившейся в течение длительного периода бесполого размножения. Однако после проведения подробного анализа морфологических (строение половой системы и стилета, без промежуточных или переходных форм) различий была доказана валидность *M. giganteum* как отдельного вида (Костенко, 1988). *M. giganteum* наиболее явно отличается от *M. lineare* более крупным стилетом. Стилеть *M. giganteum* состоит из трех отдельных частей, образующих большее число спиральных витков — 2.5, по сравнению с числом витков 1.5 у стилета *M. lineare*. В связи с трудностями при идентификации этих видов и невозможностью подтвердить правильность видового определения части предыдущих находок реальная картина их распространения неясна. В целом, *M. giganteum* является более редким и населяет пресные воды Европы. Наоборот, *M. lineare* — чрезвычайно широко распространенный вид, который обитает в пресноводных и солоноватых водах (до 7‰ солености) Европы, Азии, Северной и Южной Америки (Atherton, Jondelius, 2019). Особей этого вида можно найти в водоемах с февраля по конец ноября и начало декабря (Bauchhenss, 1971; Heitkamp, 1982). Жизненный цикл включает четыре поколения в год, при этом половое размножение происходит преимущественно в конце лета и осенью. Недавно было выяснено, что *M. lineare* является комплексом криптических видов, которые морфологически почти идентичны. Виды *Microstomum artoisi* Atherton & Jondelius 2018, *Microstomum tchaikovskyi* Atherton & Jondelius 2018 и *Microstomum zicklerorum* Atherton & Jondelius 2018 были отделены от *M. lineare*, главным образом, через доказательства, полученные с использованием молекулярных методов (Atherton, Jondelius, 2018).

На территории России *M. giganteum* отмечен в пресных водах близ г. Москва (Зыков, 1897), в Кировской обл. (Насонов, 1919), на Южном Урале, в р. Липовка, впадающей в оз. Ильмень, и в оз. Большое Миассово (Рогозин, 2014). В то время как *M. lineare* обнаружен в Санкт-Петербурге и его окрестностях (Беклемишев, 1921; Насонов, 1919), на Кольском п-ове (Nasonov, 1925) и на о-ве Большой Соловецкий (Забусов, 1900), в оз. Кабан г. Казани (Забусов, 1894; Токинова, Бердник, 2013) и в Голубых озерах близ г. Казань (Токинова, Бердник, 2016), а также на Урале, в реках Ильменского заповедника (Рогозин, 2016).

Идентификация вида *Microstomum* sp. в р. Ангара (Восточная Сибирь), который, по мнению

Сибиряковой (1929), являлся новым, но был (цитата) “несколько сходен” с *M. giganteum*, требует дополнительных находок и изучения. Поскольку форма, исследованная Сибиряковой, не имела стилета, а по некоторым признакам отличалась от найденной нами, мы предполагаем, что обе эти формы относятся к разным видам. Согласно нашим наблюдениям, в оз. Байкал обитает несколько видов данного рода, но все они, кроме ниже описываемого, являются относительно редкими.

Цель данной статьи — привести описание нового для науки вида микростомид, массово населяющего прибрежную зону оз. Байкал.

Характеристика методов сбора материала, приготовления, изучения, нумерации тотальных препаратов жидкости Фора-Берлезе (ТПФБ), микрофотографирования (в т.ч. формирование базы микрофотографий) и рисования, а также схема измерений стилетов нового вида приведены в предшествующих публикациях (см. Кривороткин и др., 2023, в печати; 2023а, в печати).

Весь материал, включая типовые экземпляры, хранится в лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, Иркутск.

Семейство *Microstomidae* Luther 1907

Род *Microstomum* Schmidt 1848

Microstomum rogozini Timoshkin et Krivorotkin sp. n. (рис. 1–5)

М а т е р и а л. Включает несколько сотен фиксированных особей (в основном неполовозрелых). Для описания вида выбрано и исследовано 33 экз., стилет которых находился на разных стадиях формирования; пять особей с формирующимися стилетами и две особи без зачатков кутикулярного вооружения приведены как ювенильные, одна особь с полностью сформированным стилетом исследована прижизненно. 25 особей с полностью сформированными стилетами включены в типовую серию. Все особи, включенные в типовую серию, собраны в Южной котловине оз. Байкал, близ пос. Большие Коты. **Голотип № 142:** ТПФБ № М_7–100608: $x = 34$, $y = 94$, от 10 июня 2008 г., мелководье напротив скалы Два Брата, $51^{\circ}89'58.6\text{ N}$, $105^{\circ}05'56.7\text{ E}$, гл. 2.5 м, песок. Паратип № 1: ТПФБ № М_41–130608: $x = 31$, $y = 98$, от 13 июня 2008 г., мелководье напротив стационара ЛИН СО РАН, $51^{\circ}89'96.1\text{ N}$, $105^{\circ}06'40.8\text{ E}$, гл. 2 м, песок. Паратипы № 2, 21, 22: ТПФБ № М_42–130608: № 2: $x = 27$, $y = 92$; № 21: $x = 31$, $y = 91$; № 22: $x = 30$, $y = 91$, из той же пробы, что и паратип № 1. Паратипы № 3–4: ТПФБ № М_65–100608: № 3: $x = 35$, $y = 92$; № 4: $x = 37$, $y = 92$, от 10 июня 2008 г., мелководье напротив скалы Два Брата, гл. 3 м, UWITEC № 7, песок. Паратипы № 5–6: ТПФБ № М_43–130608: № 5: $x = 36$, $y = 93$;

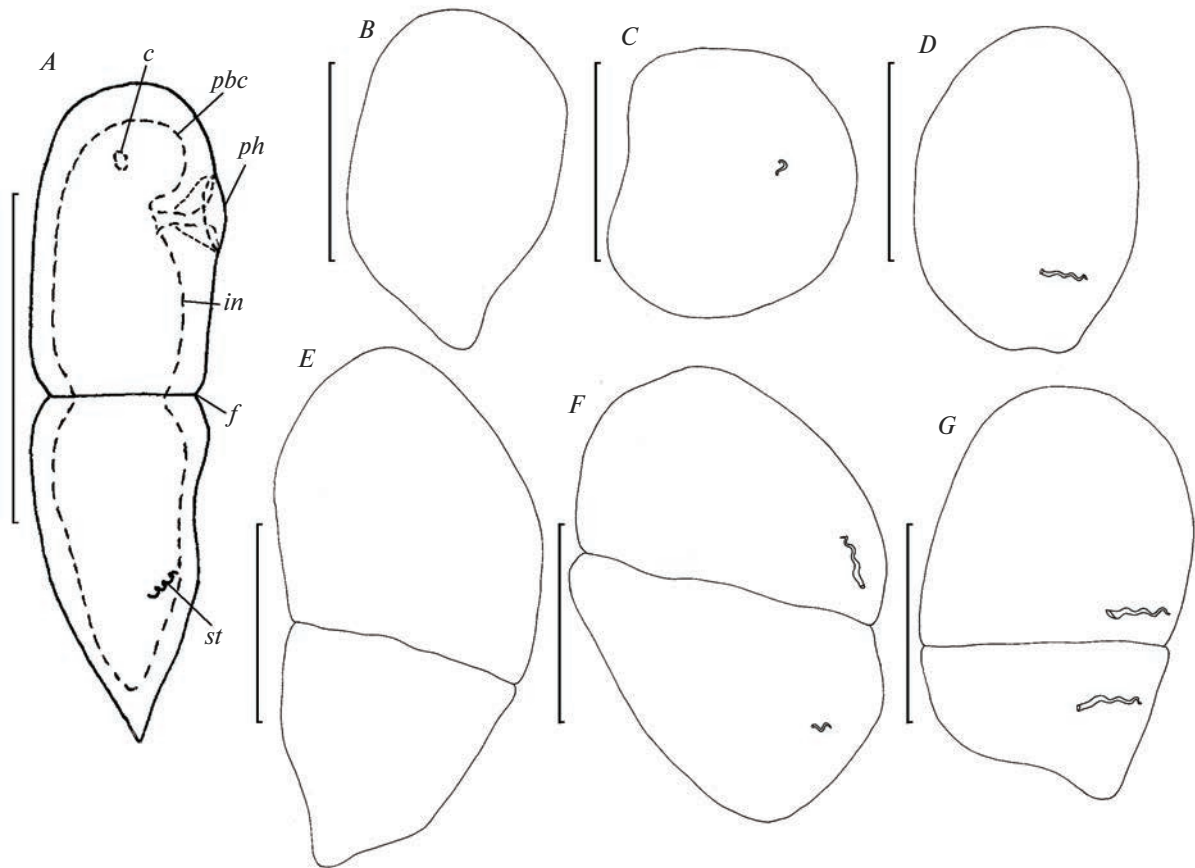


Рис. 1. *Microstomum rogozini* sp. n., схемы расположения внутренних органов (A) и сформированности стилетов в зооид-ах (A–G): A – особь № 6, латерально; B – особь № 7; C – особь № 1; D – паратип № 8; E – особь № 8; F – паратип № 1; G – паратип № 23. Масштаб, мкм: A – 500, B–G – 400.

№ 6: $x = 35$, $y = 93$, из той же пробы, что и паратип № 1. Паратип № 7 и № 23: ТПФБ № М_67–130608: № 7: $x = 28$, $y = 91$; № 23: $x = 25$, $y = 91$, от 13 июня 2008 г., мелководье напротив пади Черная, $51^{\circ}53'26.7$ N, $105^{\circ}02'29.9$ E, гл. 2.38 м, песок и гравий. Паратипы № 8 и № 24: ТПФБ № М_10–120808: № 8: $x = 15$, $y = 95$; № 24: $x = 15$, $y = 93$, от 12 августа 2008 г., мелководье напротив скалы Два Брата, гл. 3.4 м, UWITEC № 3, песок, слой 0–3 см. Паратип № 9: ТПФБ № М_18–110708: $x = 31$, $y = 92$, от 11 июля 2008 г., мелководье напротив стационара ЛИН СО РАН, гл. 1.8 м, песок. Паратипы № 10–11: ТПФБ № М_17–110708: № 10: $x = 32$, $y = 90$; № 11: $x = 30$, $y = 93$, из той же пробы, что и паратип № 9. Паратип № 12: ТПФБ № М_65–130608: $x = 34$, $y = 94$, из той же пробы, что и особи-паратипы № 7 и № 23. Паратип № 13–14: ТПФБ № М_58–130608: № 13: $x = 35$, $y = 88$; № 14: $x = 35$, $y = 90$, из той же пробы, что и особи-паратипы № 7 и № 23. Паратипы № 15–16: ТПФБ № М_9–160608: № 15: $x = 32$, $y = 93$; № 16: $x = 33$, $y = 93$, от 16 июня 2008 г., мелководье напротив пади Черная, гл. 2.5 м. Паратипы № 17–18:

ТПФБ № М_12–120808: № 17: $x = 43$, $y = 92$; № 18: $x = 19$, $y = 92$, от 12 августа 2008 г., напротив скалы Два Брата, гл. 3.4 м, UWITEC № 1, песок, слой 0–3 см. Паратипы № 19–20: ТПФБ № М_2–120808: № 19: $x = 11$, $y = 91$; № 20: $x = 14$, $y = 93$, та же проба, что и паратипы № 17–18.

Дополнительный материал (особи с формирующимися стилетами и особь, исследованная прижизненно). Особь № 1: тот же препарат, что и голотип: $x = 32$, $y = 94$. Особь № 2: тот же препарат, что и паратип № 2: $x = 29$, $y = 92$. Особь № 3: тот же препарат, что и особи-паратипы № 5–6: $x = 36$, $y = 95$. Особь № 4: тот же препарат, что и паратип № 13: $x = 35$, $y = 89$. Особь № 5: тот же препарат, что и паратип № 1: $x = 30$, $y = 100$. Особь № 6 (исследована прижизненно): ТПФБ № 13–150694, от 15 июня 1994 г., бухта Ая, $52^{\circ}78'82.81$ N, $106^{\circ}60'47.8$ E, гл. 5–6 м, драга, среднезернистый песок, обильно заросший макрофитами. Особи № 7–8: тот же препарат, что и паратипы № 17–18: № 7: $x = 40$, $y = 95$; № 8: $x = 39$, $y = 94$.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙ-

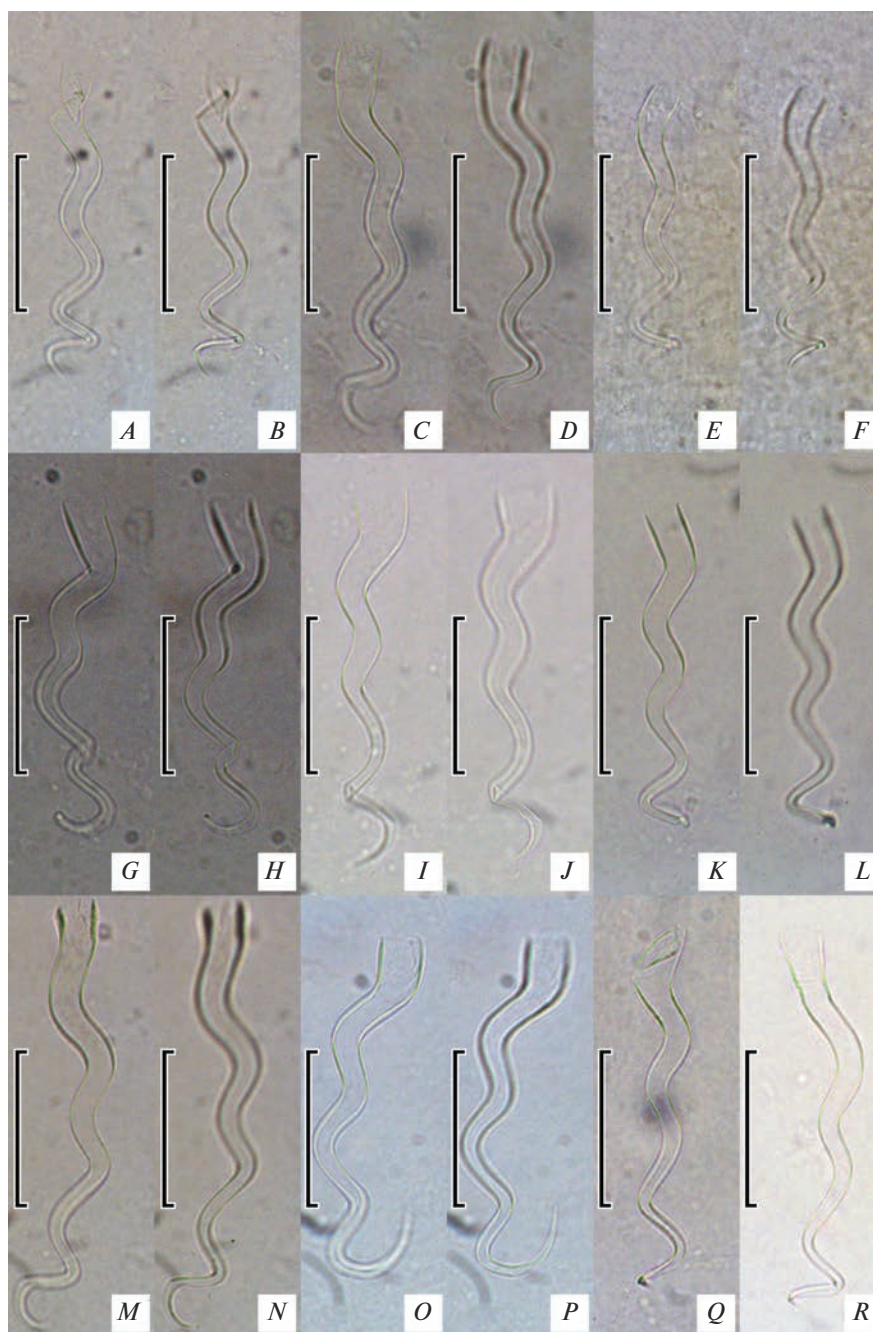


Рис. 2. *Microstomum rogozini* sp. n., микрофотографии стилетов: *A, B* – паратип № 5; *C, D* – паратип № 6; *E, F* – паратип № 8; *G, H* – паратип № 9; *I, J* – паратип № 11; *K, L* – паратип № 12; *M, N* – паратип № 14; *O, P* – паратип № 16; *Q, R* – паратип № 23. Масштаб 50 мкм.

КАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Macrostomomorpha*”: папка “*Microstomidae*”: папка “*Microstomum rogozini*”: папки “*Holotype* № 142”, “*HN* № 142 *Paratype* № 1” – “*HN* № 142 *Paratype* № 24”, “*HN* № 142 *особь* № 1” – “*HN* № 142 *особь* № 8”; 157 фотографий.

Типовое местонахождение – оз. Байкал, Южная котловина, близ пос. Большие Коты.

О п и с а н и е. Длина тела 535–1175 (в среднем 805 мкм, $n = 25$), ширина 340–990 мкм (в среднем 535 мкм, $n = 25$). Тело живых червей прозрачное, ярко-оранжевого цвета, состоит из одного, максимум – двух зооидов. Исследованная прижизненно особь № 6 (не из типовой серии) состояла из двух зооидов, имела ресничные ямки и глотку только у первого зооида, а также кишечник, выходящий за глотку (рис. 14). Из 33 исследованных

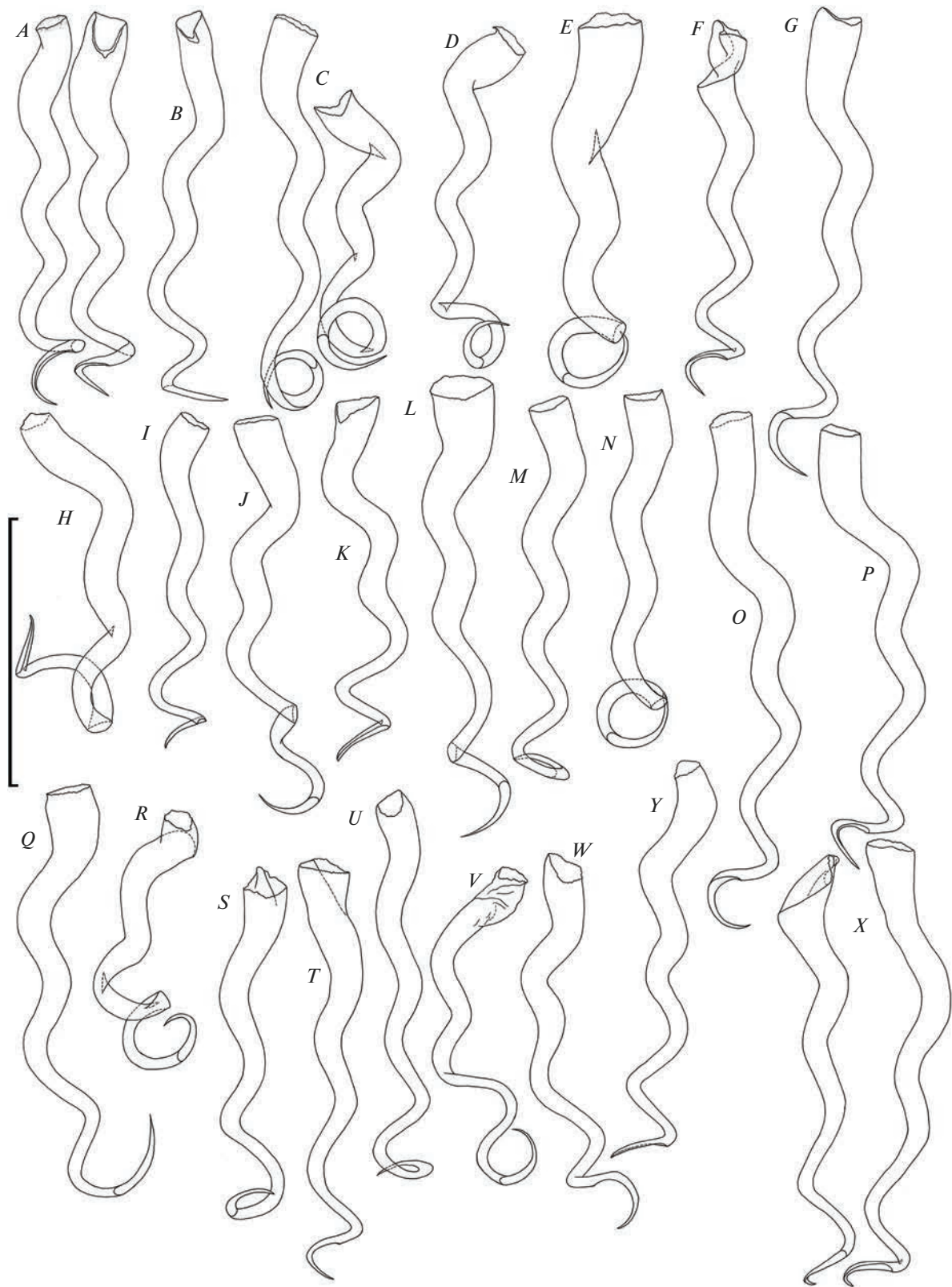


Рис. 3. *Microstomum rogozini* sp. n., стилеты: *A* – голотип, *B* – паратип № 1, *C* – паратип № 2, *D* – паратип № 3, *E* – паратип № 4, *F* – паратип № 5, *G* – паратип № 6, *H* – паратип № 7, *I* – паратип № 8, *J* – паратип № 9, *K* – паратип № 10, *L* – паратип № 11, *M* – паратип № 12, *N* – паратип № 13, *O* – паратип № 14, *P* – паратип № 15, *Q* – паратип № 16, *R* – паратип № 17, *S* – паратип № 18, *T* – паратип № 19, *U* – паратип № 20, *V* – паратип № 21, *W* – паратип № 22, *X* – паратип № 23, *Y* – паратип № 24. Для *A*, *C*, *Y* стилеты имелись в обоих зооидах: слева – стилет второго зооида, справа – стилет первого зооида. Масштаб 100 мкм.

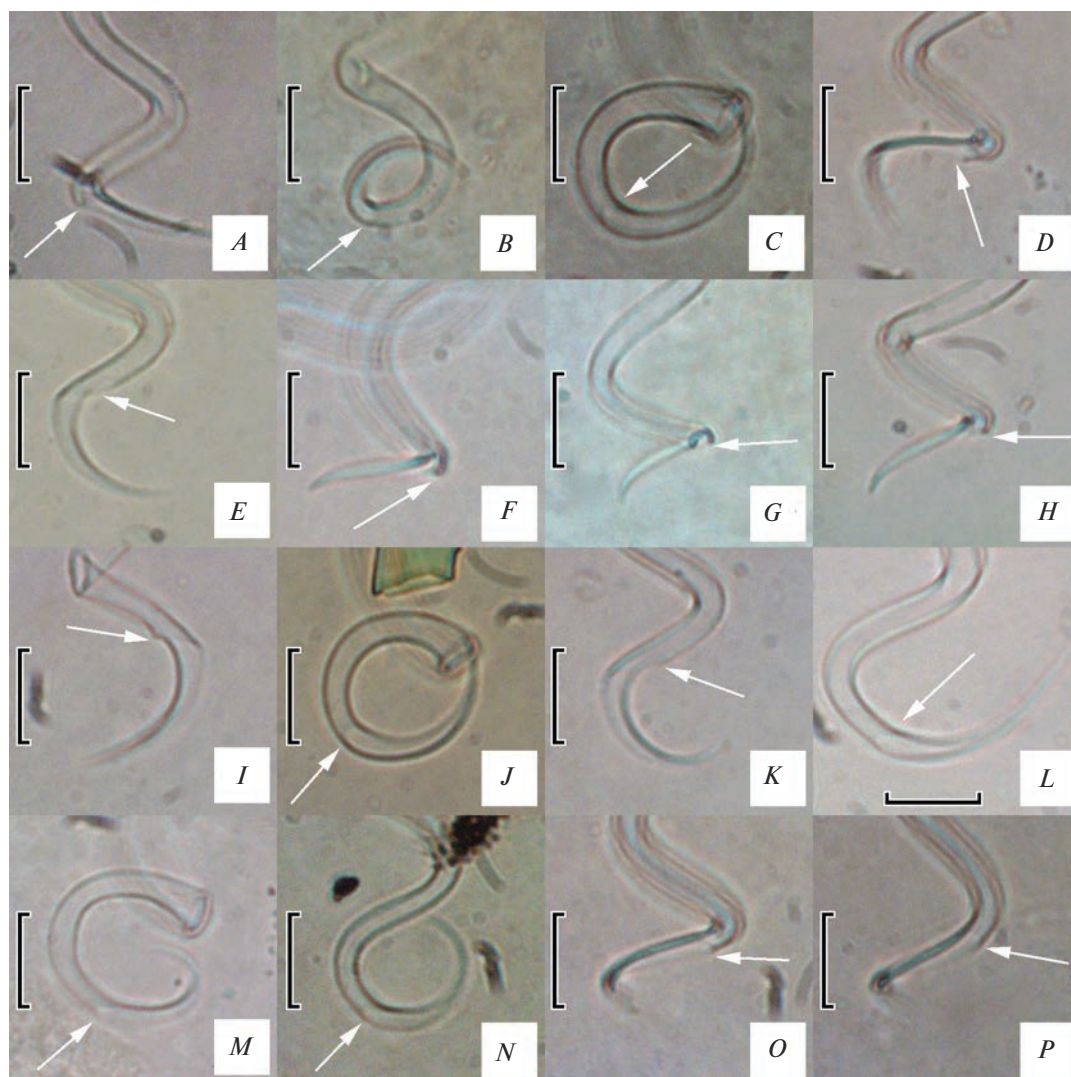


Рис. 4. *Microstomum rogozini* sp. n., микрофотографии дистального отдела стилетов: *A* – паратип № 1, *B* – паратип № 3, *C* – паратип № 4, *D* – паратип № 5, *E* – паратип № 6, *F* – паратип № 7, *G* – паратип № 8, *H* – паратип № 10, *I* – паратип № 11, *J* – паратип № 13, *K* – паратип № 14, *L* – паратип № 16, *M* – паратип № 17, *N* – паратип № 21, *O* – паратип № 23, *P* – паратип № 24. Масштаб 10 мкм.

особей 17 представлены одним, а 16 двумя зооидами. На тотальных препаратах (ТПФБ) глаза не обнаружены. Особи из одного зооида могут не иметь стилета ($n = 1$) (рис. 1*B*), могут иметь стилет, находящийся на разных стадиях формирования ($n = 2$) (рис. 1*C*), или полностью сформированный стилет ($n = 14$) (рис. 1*D*). Двухзооидные особи могут не иметь стилетов ($n = 1$) (рис. 1*E*), могут иметь формирующийся стилет во втором ($n = 2$) или в обоих зооидах ($n = 1$), могут иметь полностью сформированный стилет во втором зооиде (в первом зооиде нет стилета) ($n = 4$) (рис. 1*A*) или сформированные стилеты в обоих зооидах ($n = 3$) (рис. 1*G*). Особи могут иметь сформированный стилет в одном зооиде и формирующийся в другом ($n = 5$) (рис. 1*F*). Стилеть в виде штопорообразно закрученной цельной труб-

ки, имеющей 3.5 витка (рис. 2*A–2R*). При различном пространственном положении стилета, в частности, при загибе дистального витка или проксимальной части близ воронки, общее количество витков может увеличиваться до 4 (рис. 3*F*, 3*G*, 3*L*, 3*M*, 3*P*, 3*W*, 3*X*). Общая длина трубки стилета варьирует в пределах 120–170 мкм (в среднем 145 мкм, $n = 28$) (рис. 3*A–3Y*). Проксимальное отверстие стилета круглое, без выраженных утолщений по периметру, диаметром 9–18 мкм (в среднем 13 мкм, $n = 28$). Выводное отверстие в виде желоба (рис. 4*A–4P*), расположено на дистальном полувитке (рис. 5*A*, 5*D*, 5*F–5I*), в длину достигает 11–22 мкм (в среднем 16 мкм, $n = 25$). Некоторые стадии формирования стилетов не половозрелых особей представлены на рис. 5. Очевидно, что формирование стилетов каждого из зооидов у

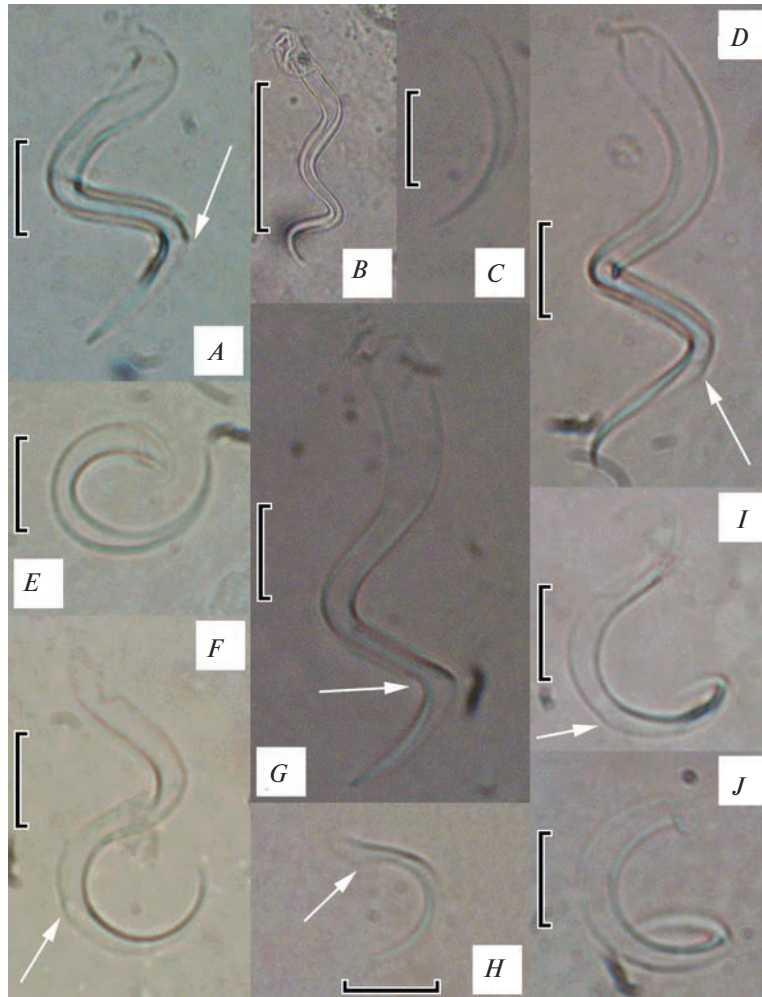


Рис. 5. *Microstomum rogozini* sp. n., микрофотографии формирующихся стилетов, стрелками показана проксимальная часть выводного отверстия: *A* — паратип № 1, *B* — паратип № 6, *C* — особь № 5, *D* — паратип № 14, *E* — особь № 3, *F* — особь № 4, *G* — особь № 5, *H* — паратип № 21, *I* — особь № 1, *J* — особь № 2. Масштаб, мкм: *A*, *C*–*J* — 10, *B* — 50.

двухзооидной особи происходит независимо друг от друга, неодинаково и неодновременно.

Сравнение. Для многих видов микростомид строение половой системы неизвестно по причине редкости находок и/или краткости периода полового размножения. В случае нового вида половозрелые особи со стилетами не являлись редкостью. Возможно, это связано с тем, что период полового размножения данного вида приурочен к летнему периоду, т.к. большинство особей в массе были собраны в начале июня, июля и августа. В связи с этим можно предположить, что период полового размножения данного вида либо является весьма протяженным (почти три месяца), либо наступает несколько раз в году.

Среди представителей рода *Microstomum* особи данного вида обладают одним из самых крупных стилетов (со средней длиной около 145 мкм). По общей длине трубки обнаруженные особи близки к *Microstomum spiriferum* Westblad 1953, чей стилет

в длину достигает 140 мкм, но несет 5–6 дексiotропных витков; при этом стилет обнаруженных нами особей имеет только 3.5 витка. Кроме того, особи *M. spiriferum* имеют красные глаза, в то время как у экземпляров *M. rogozini* из Ангары и Байкала глаза не были обнаружены (однако нельзя исключать, что они могли быть разрушены при фиксации). На рисунках особи, исследованной прижизненно, глаза отсутствуют, вероятно (если их пигмент красный), они могут быть практически незаметны на фоне ярко оранжевого цвета тела. Важно, что особи *M. spiriferum* обнаружены в морских экосистемах вблизи побережий Швеции, Норвегии и Великобритании (Westblad, 1953). Еще одним видом со сходным строением стилета является *M. giganteum*; особи данного вида обладают спиралевидным стилетом общей длиной около 180 мкм, состоящим из трех частей: двух проксимальных цилиндров и вложенной в них спиралевидно-закрученной дистальной части; при

этом общее количество витков достигает только 2.5. Обнаруженные нами особи имеют цельный, трубчатый, спиралевидно-закрученный стилет, имеющий 3.5 витка. Кроме того, цепочка *M. giganteum* может включать до восьми зооидов, а длина одного зооида может достигать 4 мм (Atherton, Jondelius, 2019). Особи обнаруженного нами вида состоят максимум из двух зооидов, а размер одного зооида значительно меньше, чем у *M. giganteum*.

Примечания. Длина и ширина тела каждой особи, состоящей из одного и двух зооидов, иногда почти одинаковы, что свидетельствует о формировании “перетяжки” (делящей особь на зооиды) после достижения определенного размера.

Распространение. Оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив стационара ЛИН СО РАН (гл. 1.8–2 м), скалы Два брата (гл. 2.5–3.4 м), пади Черная (гл. 2.38–2.5 м); мелководье напротив бухты Ая (гл. 5–6 м); р. Ангара, 5 км ниже плотины Богучанской ГЭС (гл. 1 м) (Кривороткин и др., 2023a, в печати). Обитатель песчаных, песчано-гравийных грунтов, в т.ч. обильно заросших макрофитами.

Согласно нашим наблюдениям, особи *M. rogozini* являются самыми распространенными представителями рода, обитающими в прибрежной зоне оз. Байкал. Судя по местам находок (р. Ангара), данный вид можно отнести к группе субэндемиков байкальского происхождения.

Этимология. Вид назван в честь кандидата биологических наук, Александра Генриховича Рогозина (Южно-Уральский Федеральный научный центр Минералогии и Геоэкологии Уральского отделения РАН, г. Миасс, Челябинская обл., Россия), зоолога, гидробиолога, известного специалиста по турбелляриям и коловраткам, очень порядочного и честного человека.

Буквенные обозначения на рисунках: *c* – ресничные ямки, *f* – перегородка между зооидами, *in* – кишечник, *ph* – глотка, *pbs* – предглоточный слепой вырост кишечника, *st* – стилет.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.В. Вологиной (Институт земной коры СО РАН, Иркутск) за организацию и инструктаж по отбору проб с помощью UWITEC-corer, а также сотрудникам Лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН – О.В. Медвежонковой, Е.П. Зайцевой, А.Г. Лухневу – за неоценимую помощь в отборе количественных и качественных проб микротурбеллярий.

Мы выражаем особую благодарность специалисту по таксономии турбеллярий вообще и Macrostromorpha – в частности проф. Анно Фойбелю (Anno Faubel, University of Hamburg, Германия) за плодотворную дискуссию.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Оформление коллекции типов, анализ материала, а также написание статьи выполнены в рамках проекта № 0279–2021–007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразия; причины и последствия негативных экологических процессов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н., 1921. Материалы по систематике и фаунистике турбеллярий Восточной России // Известия РАН. Серия 6. Т. 15. С. 631–656.
- Забусов И.П., 1894. Microstomidae О. Schm. окрестностей г. Казани // Труды Казанского общества естествоиспытателей при Казанском университете. Т. 27. № 5. С. 1–36.
- Забусов И.П., 1900. Наблюдения над ресничными червями (Turbellaria) Соловецких островов // Труды Казанского общества естествоиспытателей при Казанском университете. Т. 34. № 4. 208 с.
- Костенко А.Г., 1988. О видовой самостоятельности ресничного червя *Microstomum giganteum* (Turbellaria, Microstomidae) // Вестник зоологии. № 2. С. 59–61.
- Кривороткин Р.С., Зайцева Е.П., Тимошкин О.А., 2023. Первые сведения о микротурбелляриях (Plathelminthes, Rhabditophora) Богучанского водохранилища. 1. Kalyptorhynchia байкальского происхождения с описанием трех новых видов // Зоологический журнал. Т. 102. № 9. С. 980–999.
- Кривороткин Р.С., Зайцева Е.П., Тимошкин О.А., 2023a. Первые сведения о микротурбелляриях (Plathelminthes, Rhabditophora) Богучанского водохранилища. 2. Семейства Macrostomidae, Microstomidae, Povorticidae с описанием *Baicalellia nasonovi* sp. n. // Зоологический журнал. Т. 102. № 11.
- Насонов Н.В., 1919. Материалы по фауне Turbellaria России. I // Известия РАН. Серия 6. Т. 13. № 12–15. С. 619–646.
- Рогозин А.Г., 2014. Новые для фауны Урала виды ресничных червей (Turbellaria) // Зоологический журнал. Т. 93. № 11. С. 1381–1384.
- Рогозин А.Г., 2016. Фауна турбеллярий рек Ильменского заповедника (Южный Урал) // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. № 8–1. С. 44–47.
- Сибирякова О.А., 1929. К фауне Turbellaria Rhabdocoelida реки Ангара // Русский Гидробиологический журнал. Т. 8. № 8–9. С. 237–350.
- Токинова Р.П., Бердник С.В., 2013. Ресничные черви (Plathelminthes, “Turbellaria”) озерной системы Кабан (г. Казань) // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. Т. 155. № 3. С. 195–207.
- Токинова Р.П., Бердник С.В., 2016. Микротурбеллярии (Platyhelminthes: Catenulida, Rhabditophora) природного заказника “Голубые Озера” (Среднее Поволжье) // Российский журнал прикладной экологии. № 3 (7). С. 15–18.

- Atherton S., Jondelius U., 2018. Wide distributions and cryptic diversity within a *Microstomum* (Platyhelminthes) species complex // *Zoologica Scripta*. V. 47. № 4. P. 486–498.
- Atherton S., Jondelius U., 2019. A taxonomic review and revisions of Microstomidae (Platyhelminthes: Macrostomorpha) // *PLOS ONE*. V. 14. № 4. P. 1–62.
- Bauchhenss J., 1971. Die Kleinturbellarien Frankens – Ein Beitrag zur Systematik und Ökologie der Turbellaria excl. Tricladida in Süddeutschland // *Int Revue Ges Hydrobiol*. V. 56. № 4. P. 609–666.
- Faubel A., 1984. Experimentelle Untersuchungen zur Wirkung von Rohöl und Rohöl/Tensid-Gemischen im Ökosystem Wattenmeer. X. Turbellaria // *Senckenbergiana Maritima*. № 16. P. 153–170.
- Heitkamp U., 1982. Untersuchungen zur Biologie, Ökologie und Systematik limnischer Turbellarien periodischer und perennierender Kleingewässer Südniedersachsens // *Arch Hydrobiol*. № 64. P. 65–188.
- Lin Y.-T., Zhuang J., Chen L., Zhong L., Wang A., 2017. First record of Microstomidae (Platyhelminthes: Macrostomorpha) from China, and the phylogeny of one new species of *Microstomum* // *Sichuan Journal of Zoology*. V. 36. № 4. P. 441–449.
- Luther A., 1960. Die Turbellarien Ostfennoskandiens I. Acoela, Catenulida, Macrostomida, Lecithoepitheliata, Prolecithophora, Proseriata // *Fauna Fennica*. № 7. P. 1–155.
- Nasonov N., 1925. La faune des Turbellaria de la péninsule de Kola // *Bulletin de l'Académie des Sciences de Russie*. V. 19. № 1–5. P. 53–74.
- Tyler S., Schilling S., Hooge M., Bush L.F., 2023. Turbellarian taxonomic database. Version 2.07 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://turbellaria.umaine.edu/>. Дата обновления: 21.03.2023
- Westblad E., 1953. Marine Macrostomida (Turbellaria) from Scandinavia and England // *Ark Zool*. V. 4. P. 391–408.
- Zykov W., 1897. Beiträge zur Turbellarienfauna Russlands // *Zoologischer Anzeiger*. № 20. P. 450–452.

MICROSTOMUM ROGOZINI SP. N. (PLATHELMINTHES, DOLICHOMICROSTOMIDA, MICROSTOMIDAE) FROM LAKE BAIKAL

R. S. Krivorotkin¹*, O. A. Timoshkin¹

¹*Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya str., 3, Irkutsk, 664033 Russia*

*e-mail: roman_bio@mail.ru

An illustrated description of *Microstomum rogozini* sp. n. is given. Based on original material collected over the period 1994–2008, this new species can be concluded to belong to the most common and numerous representatives of microstomids inhabiting Lake Baikal. Individuals of this species are bright orange, transparent, consisting of one-two zooids, in the sexually mature state they have a solid spiral-twisted stylet with 3.5 whorls. Its length ranges from 120 to 170, with an average of about 145 µm. The distal opening is trough-shaped, located on the distal half-whorl. Comparisons, as well as the distribution, variability and ecology of this species are also given.

Keywords: Microturbellaria, meiobenthos, taxonomy, variability, ecology, distribution, Angara River, Siberia

УДК 595.36/591.94+591.951(470)

АНАЛИЗ ФАУНЫ АМФИПОД КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2023 г. Н. А. Березина*

Зоологический институт РАН, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 12.03.2023 г.

После доработки 07.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Проведен анализ состава фауны разноногих ракообразных отряда Amphipoda в Северо-Западном регионе России. Для составления списка видов амфипод использованы данные собственных сборов за 1998–2021 гг., коллекции Зоологического института и литературные сведения. К настоящему времени в континентальных водах региона зарегистрировано 29 видов амфипод. Ареалогический анализ состава амфипод выявил среди них шесть групп (голарктические, западно-палеарктические, североатлантические эстуарные, а также три группы эмигрантов (вселенцев) из Байкало-Сибирского, Понто-Каспийского и Арктического регионов). Наибольшее видовое богатство отмечено на эстуарных участках рек Балтийского моря на территории Ленинградской и Калининградской областей и в пресных водоемах Республики Карелия. По видовому богатству в регионе доминируют эстуарные виды амфиатлантического распространения и представители аллохтонной фауны (инвазионные виды) из Понто-Каспийского бассейна. Наиболее часто встречаются в регионе представители Голарктического и Палеарктического распространения и виды Арктического и Байкало-Сибирского происхождения. Среди них наиболее часто отмечаются в озерах — *Gammarus lacustris*, *Monoporeia affinis*, *Palaeopsis quadrispinosa* и *Gmelinoides fasciatus*, в эстуарных солоноватых водах — *G. zaddachi*, *G. oceanicus*, *G. tigrinus* и *Pontogammarus robustoides*. Появлению в фауне региона инвазионных видов способствовали намеренные и случайные интродукции человеком.

Ключевые слова: контрольный список, видовое богатство, распространение, ареалогия, интродуцированные виды

DOI: 10.31857/S0044513423090039, EDN: RXKTTJ

Северо-Западный федеральный округ России расположен на севере и северо-западе ее европейской части, занимает 1 687 тыс. км² по площади, т.е. 9.85% территории РФ. Территория Северо-Запада России входит в Палеарктическую область, в рамках Европейской подобласти, и лежит в зоне смешанных лесов, тайги, лесотундры и тундры. Сюда входят Республика Карелия, Республика Коми, г. Санкт-Петербург, а также Ленинградская, Архангельская, Вологодская, Калининградская, Мурманская, Псковская и Новгородская области, Ненецкий автономный округ (рис. 1). В западной части территории Северо-Запада России сосредоточены многочисленные озера (почти половина водных ресурсов европейской части России), в т.ч. крупнейшие озера — Ладожское, Онежское, Псковско-Чудское, Ильмень, водохранилища (часть Рыбинского в Вологодской обл. и Выгозерское водохранилище в Карелии) и небольшие пресные озера бассейна рек Балтийского и Белого морей, а также опресненные Курш-

ский, Калининградский (Вислинский) и Финский заливы.

Распределение амфипод в континентальных водоемах этого региона изучено слабо, что связано с относительной природной однородностью фауны и бедностью видами на большей части Западной Палеарктики (Чертопруд, 2010). Фауна амфипод изучалась наиболее подробно в бассейне Балтийского моря при исследовании крупных озер, Ладожского и Онежского, а также эстуария р. Невы. Первые сведения об амфиподах озер Карелии относятся к 1868 г. (экспедиция Кесслера, цит. по: Гордеев, 1965). Более или менее подробные сведения о фауне амфипод появились и благодаря работам Яржинского (1870), Линко (1898), Поповой (1936), Герда (1949), Иоффе (1948) и Александрова (1963). В озерах того периода выявлено всего четыре вида амфипод: *Monoporeia affinis* (Lindström 1855), *Gammaracanthus lacustris* Sars 1867, *Pallaseopsis quadrispinosa* (Sars 1867), *Gammarus lacustris* Sars 1863 (Segerströle 1957). Род *Pallaseopsis* Kamaltynov & Väinölä 2002 включает пять



Масштаб 1:11 000 000

Рис. 1. Карта-схема расположения областей в составе Северо-Западного региона России: 1 – Ленинградская, 2 – Карелия, 3 – Мурманская, 4 – Вологодская, 5 – Псковская, 6 – Новгородская, 7 – Коми, 8 – Архангельская, 9 – Ненецкий автономный округ, 10 – Калининградская.

видов, в т.ч. (ранее также именуемые *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars 1867 и *Pallasiola quadrispinosa* (G.O. Sars 1867). В период до 1960-х гг. в озерах Ладужское и Онежское обитали эти 4 вида (Segerströle, 1957), а в Псковско-Чудском оз. – только 2 вида: *G. lacustris* и *P. quadrispinosa* (Timm, Timm, 1993). Исследования зообентоса в эстуарии р. Невы выявило 2 вида: *M. affinis* и *P. quadrispinosa* (Скорилов, 1910). В 1982–1984 гг. Невская губа была подробно исследована сотрудниками Зоологического института АН СССР, тогда была обнаружена богатая в качественном и количественном отношениях донная фауна, в т.ч. амфиподы *M. affinis*, *P. quadrispinosa* и *Gammarus lacustris* (Панов, 1987; Березина, Максимов, 2016). Среди высших ракообразных в бентосе малых северных озер Карелии и Мурманской обл. насчитывалось так-

же эти 4 вида (Барышев, 2017). Малые водоемы северной тайги (субарктическая зона) зачастую характеризуются сильным развитием торфянистых субстратов на дне, дистрофикацией, закислением воды, что может препятствовать распространению ракообразных (Чертопруд и др., 2021); в таких водоемах амфиподы, как правило, отсутствуют (Комулайнен и др., 2012; Березина и др., 2013). В зоне южной и средней тундры дистрофных озер меньше, чем в северной тайге, а в пригляциальной тундре (Арктика) они имеют олиготрофный статус, в этих районах регистрируются амфиподы *G. lacustris*, *P. quadrispinosa* и *M. affinis* (Чертопруд и др., 2021; Bepalaya et al., 2021).

В последние десятилетия XX века несколько десятков видов амфипод (так называемых вселен-

цев) проникло в водные экосистемы Северо-Западного региона России (Бережина, Максимов, 2016; Berezina, 2007; Berezina, Petryashev, 2012). Быстрое расселение амфипод в этом регионе ассоциируется с деятельностью человека (интродукции) и с естественным процессом самостоятельного расселения натурализовавшихся видов. Таким образом, на современном этапе идет смешение фаун разного происхождения.

Цель настоящей работы — анализ состава фауны амфипод в континентальных водоемах Северо-Западного региона России и современного ареалогического распространения видов. Широтное распределение морских беспозвоночных изучено достаточно хорошо, в отличие от обитателей континентальных водоемов России, зоогеография которых изучена недостаточно (Жирков, 2017). Согласно недавней ревизии амфипод континентальных вод России выделено 11 групп (Takhteev et al., 2015).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе приведен список видов, отмеченных в континентальных водоемах Северо-Западного региона России, расположенного на территории Западной Палеарктики. Для составления списка видов амфипод использованы собственные сборы за 1998–2021 гг., коллекционные материалы ЗИН РАН и литературные данные. В 1998–2015 годах сообщества макробеспозвоночных были подробно исследованы вдоль побережья и в центральной части российской акватории Финского залива на 43 станциях (Бережина, Максимов, 2016). При анализе состава биогеографических групп амфипод особое внимание уделено истории и способам появления видов-вселенцев из групп понто-каспийских и байкальских иммигрантов. Для определения систематического положения отдельных видов взята система, используемая в мировой базе данных зарегистрированных видов (World Register of Marine Species, доступная в сети Интернет по ссылке: <https://www.marine-species.org/>).

Районы исследования

Республика Карелия и Мурманская обл. расположены в северо-западной части региона в пределах Балтийского щита, или в восточной части Фенноскандии (рис. 1). Территория Мурманской обл. (Кольский п-ов) и северной Карелии охватывает субарктическую зону, растянувшуюся вблизи границы Северного полярного круга. В Мурманской обл. расположено множество рек (Варзуга, Умба, Нива, Воронья, Кола, Тулома, Поной) и озер (Умбозеро, Ловозеро и самое большое по площади оз. Имандра). В Карелии насчитывается около 60000 озер и 27 тысяч рек, из ко-

торых самые крупные: Водла, Кемь, Онда, Унга, Чирка-Кемь, Ковда, Шуя, Суна. Озера Ладжское и Онежское являются самыми большими озерами в Европе. Другие крупные озера Карелии: Нюк, Пяозеро, Сегозеро, Сямозеро, Топозеро, Выгозеро, Юшкозеро. Множество малых озер, среди которых изобилуют олиготрофные и дистрофные, расположены в средней и северной Карелии. На востоке Карелия граничит с Архангельской обл., на юге — с Вологодской и Ленинградской областями, на севере — с Мурманской областью. В системе Старобогатова (1970) по территории Карелии проходит граница между Лапландской (к северу) и Балтийской зоогеографическими провинциями. Западная граница Карелии является частью государственной границы Российской Федерации и Финляндии.

Балтийская провинция охватывает обширную территорию бассейнов крупных озер, Онежского, Ладжского, Выгозеро и бассейны рек Нева, Нарва, Неман и Преголя и солоноватоводные Финский, Куршский и Калининградский (Вислинский) заливы Балтийского моря. В первой половине XX века происходило антропогенное загрязнение вод и эвтрофикация рек и озер бассейна Балтийского моря. В начале XXI века уровень поступления загрязняющих веществ в море заметно снизился благодаря действию очистных сооружений, однако началось масштабное гидростроительство, возведение новых портовых комплексов и интенсификация судоходства, что стало одним из факторов, приведших к проникновению видов из других районов. Эстуарная часть Финского залива, сформированная в месте впадения р. Невы (основная часть залива является ее эстуарием), — это область особого риска для проникновения инвазивных видов в регион из бассейнов Белого, Черного, Азовского и Каспийского морей и южных рек (Волги, Дона, Днепра и Дуная). В расположенной по соседству Новгородской обл. насчитываются тысячи рек и более 800 озер в основном в пределах Ильмень-Волховского бассейна, небольшая северо-восточная часть относится к бассейну р. Мологи, притока Волги, западная часть — к верховью р. Луги. В Псковской обл. более 3 тыс. озер, в т.ч. крупное Псковско-Чудское оз. (3558 км²). В Вологодской обл. расположены более 5 тыс. озер, в т.ч. крупные — Белое, Кубенское и Воже, Шекснинское и Рыбинское водохранилища. Онежское оз. на севере соединяет Волго-Балтийский водный путь с р. Волгой.

Архангельская обл. — самая большая область в Европе, омывается Белым, Баренцевым, Карским морями. Одной из особенностей региона является ее густая сеть рек и озер. К самым крупным речным долинам Архангельской обл. относятся реки Северная Двина, Пинега, Вычегда и Мезень. Всего в области насчитывается более 60 тыс. озер, самое большое озеро и главный пресновод-

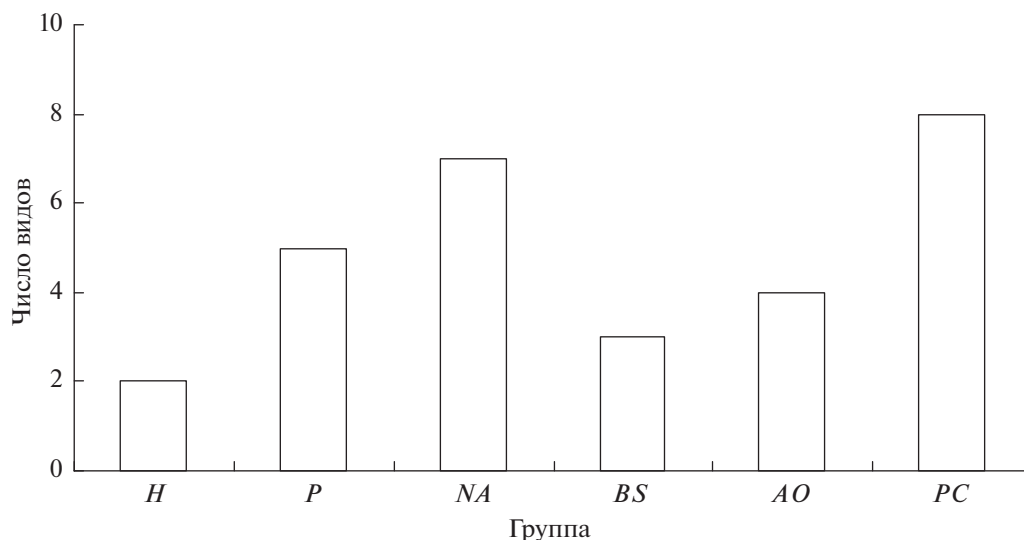


Рис. 2. Вклад разных по происхождению видов в фауну разноногих ракообразных в континентальных водоемах Севера России. Виды: *H* – голарктические, *P* – палеарктические, *NA* – североатлантические, *BS* – Байкало-Сибирские, *PC* – Понто-каспийские, *AO* – Арктические.

ный водоем области – оз. Лаче. Согласно Уставу этой области, в ее состав входят также Ненецкий автономный округ (с островами Колгуев и Вайгач) и архипелаг Новая Земля. В рельефе Ненецкого автономного округа преобладают низменные приморские равнины со сплошным распространением многолетнемерзлых пород, местами заозеренные и заболоченные: Канинская, Мало и Большеземельская тундры. Почти все реки (кроме Илексы и нескольких соседних) относятся к бассейну Северного Ледовитого океана. По крайней западной части Архангельской обл. проходит континентальный водораздел между бассейнами Атлантического и Северного Ледовитого океанов. В Коми и НАО протекают крупные реки Северная Двина (с притоками Вычегда, Пинега и Вага), Онега, Мезень и Печора, имеется множество ледниковых и термокарстовых озер (наиболее крупное – Голодная Губа), часто соединенных протоками (Вашуткины озера и др.). Множество озер расположено в бассейне р. Онеги, из них большие – Лача, Кенозеро и Кожозеро.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В континентальных водоемах Северо-Западного региона России (без учета подземных вод) к настоящему времени зарегистрировано 29 видов разноногих ракообразных отряда Amphipoda, представители шести эколого-географических групп (табл. 1, рис. 2). Ареалогические комплексы видов амфипод континентальных водоемов Северо-Западного региона России охватывают, по меньшей мере, несколько зоогеографических царств.

Голарктический комплекс видов распространен на территории Палеарктики и Северной Америки (Неарктики). Для анализа распространения пресноводных моллюсков внутри Палеарктики выделяли несколько биогеографических подобластей – Европейскую, Ближневосточную, Центральноазиатскую, Амуро-беринговскую и Японо-сахалинскую подобластей (Graf, Cummings, 2007), которые недавно пересмотрены, в частности дальневосточные подобласть Палеарктики были объединены с Индотропикой в Восточную Азию, в то время как Европа, Северная Африка, Ближний Восток и Центральная Азия объединены в Северную Евразию (Graf, Cummings, 2021).

По видовому богатству доминируют виды Понто-Каспийского и североатлантического происхождения (рис. 2), приуроченные в основном к эстуарным районам Балтийского моря. По степени распространенности в регионе при этом лидируют представители голарктического и палеарктического комплексов и виды арктического и Байкало-Сибирского происхождения (табл. 1).

Голарктические ареалы определяются у видов амфипод, распространенных в Северном полушарии на обоих континентах. *Gammarus lacustris* – циркумареальный вид голарктической группы, широко распространенный в Северном полушарии обоих континентов (Karaman, Pinkster, 1977; Vainio, Väinölä, 2003; Takhteev et al., 2015). Вид населяет различные местообитания, включая озера, пруды, ручьи, болота и опресненные эстуарии рек. *G. lacustris* обнаружен в озерах Большеземельской тундры, бассейне р. Печора (Зверева и др., 1964; Батурина и др., 2012, 2014), в Приполярном Урале (Лоскутова, Пономорев, 2019), озерах

Таблица 1. Список видов амфипод в континентальных водоемах Северо-Западного региона России

Группы, виды	Области Северо-Западного региона									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Голарктические										
<i>Gammarus lacustris</i> G.O. Sars 1863	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gammarus tigrinus</i> Sexton 1939	+									+
Палеарктические										
<i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg 1851	+									+
<i>Gammarus oceanicus</i> Segerströle 1947	+									+
<i>Gammarus pulex</i> (Linnaeus 1758)	+			+						+
<i>Gammarus zaddachi</i> Sexton 1912	+									+
<i>Gammarus salinus</i> Spooner 1947	+									+
Североатлантические, эстуарные										
<i>Apocorophium lacustre</i> (Vanhoffen 1911)										+
<i>Bathyporeia pilosa</i> Lindström 1855	+									+
<i>Corophium volutator</i> (Pallas 1766)	+									+
<i>Cryptorchestia cavimana</i> (Heller 1865)	+									+
<i>Dyopeds monacanthus</i> (Metzger 1875)										+
<i>Leptocheirus pilosus</i> Zaddach 1844										+
<i>Talitrus saltator</i> Montagu 1808										+
Вселенцы из Байкало-Сибирского региона										
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing 1899)	+	+		+	+	+				
<i>Micruropus possolskii</i> Sowinsky 1915	+									
<i>Pallaseopsis quadrispinosa</i> (Sars 1867)	+	+	+	+			+	+	+	
Вселенцы из Северного Ледовитого океана										
<i>Gammaracanthus lacustris</i> Sars 1867	+	+		+						
<i>Gammaracanthus loricatus</i> (Sabine 1824)		+	+					+	+	
<i>Pontoporeia femorata</i> Kroyer 1842	+									+
<i>Monoporeia affinis</i> (Lindström 1855)	+	+	+	+				+	+	+
Вселенцы из Понто-Каспийского региона										
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebbing 1899)										+
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (G.O. Sars 1894)	+			+						+
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G.O. Sars 1895)	+									+
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald 1841)				+						+
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky 1894)										+
<i>Obesogammarus obesus</i> (G.O. Sars 1894)				+						
<i>Obessogammarus crassus</i> (G.O. Sars, 1894)										+
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G.O. Sars 1894)	+									+

Примечания. Область: 1 – Ленинградская, 2 – Карелия, 3 – Мурманская, 4 – Вологодская, 5 – Псковская, 6 – Новгородская, 7 – Коми, 8 – Архангельская, 9 – Ненецкий автономный округ, 10 – Калининградская. +? – виды отмечены ранее, но в последние десятилетия находки не были подтверждены.

Вологодской области (Онежское, Кубенское, Воже, Манылово, Мунское и Рыбинском водохранилище) (Ивичева, 2018), в оз. Лача и устьевой области Северной Двины (Новоселов и др., 2017,

2022), в оз. Ладожском, малых озерах Карелии, Ленинградской и Мурманской областях (Барышев, 2017; Berezina et al., 2021), в Калининградской обл. в Вислинском заливе, оз. Виштынец-

ком, р. Анграпа (Гусев и др., 2012) и озерах островов Вайгач и Новая Земля (Bespalaya et al., 2021).

К этой же группе можно отнести вселенца на европейский континент из эстуариев Атлантического побережья Северной Америки, *Gammarus tigrinus* Sexton 1939. Он имеет американо-европейский ареал и заходит в эстуарные районы и пресные водоемы бассейнов Северного и Балтийского морей. *G. tigrinus* обычен у западного побережья Шотландии, в Кельтском море и Бискайском заливе, а в Северо-Западном регионе России распространен в Калининградском заливе (Ezhova et al., 2005) и в эстуарии р. Невы (Финский залив), Лужской и Копорской губах (Berezina, Petryashev, 2012; Alekseev, Sukhikh, 2023). В эстуарии р. Невы *G. tigrinus* отмечен впервые в 2005 г. и, скорее всего, был привезен с балластными водами судов из других районов Балтийского моря (Berezina, 2007a). В пресной Невской губе *G. tigrinus* встречается локально — на юге у дамбы (комплекса защиты г. Санкт-Петербурга от наводнений). В 1950–1960 гг. этот вид перевозился намеренно (в качестве корма для рыб) из солоноватого озера в Англии в реки Германии и из пресного озера Лох-Ней в Северной Ирландии в оз. Эйсселмер в Нидерландах, а также вселялся в отдельные водоемы Европы человеком случайно (Kelly et al., 2006). В Великие озера (Северная Америка) он завезён случайно из Европы (Kipp, 2007).

Палеарктические виды широко распространены в водоемах Северо-Западного региона России. Эти виды обычны в западной части Палеарктики (Европе, Северной Африке, Кавказе и части Ближнего Востока), но не далее Урала на востоке. Некоторые из видов палеарктической группы распространены в основном в Европейской части России, имея Западно-центрально-Палеарктические и евро-байкальские (или европейско-южно-сибирские) ареалы. Эти ареалы постепенно сужаются в Сибири и оканчиваются в районе оз. Байкал и п-ова Таймыр, который (район) разделяет бассейны большинства сибирских рек. Три вида рода *Gammarus* (*G. zaddachi* Sexton 1912, *G. salinus* Spooner 1947 и *G. duebeni* Lilljeborg 1852) сходны по морфологическим признакам и экологическим характеристикам. Они обитают в основном в эстуарных солоноватых водах, хотя встречаются и в пресноводных условиях, например *G. zaddachi* в оз. Эйкерен на юге Норвегии (Økland et al., 2011). *Gammarus oceanicus* Segerstråle 1947 — это один из самых массовых видов палеарктического распространения, который обитает в литоральных районах водорослевого пояса на побережье Арктики и северных морей (Белого, Баренцева и Балтийского) и переносит опреснение (Węśławski et al., 2018).

Gammarus pulex (Linnaeus 1758) известен из северной и центральной Европы (Karaman, Pinkster,

1977), Краснодарского края (Палатов, Шаповалов, 2015). *G. pulex* отмечен в Ленинградской обл., в ручьях на заливных участках эстуария р. Невы (Бережина, Максимов, 2016) и устьях малых рек Калининградской обл., р. Преголе, в Вислинском заливе, Правдинском водохранилище (Гусев и др., 2012), озерах Вологодской обл.: Питино, Мелеховское, Полянок (Ивичева, 2018).

Группа североатлантических видов включает преимущественно стеногалинных морских представителей, которые распространены в северной половине Атлантического океана (у восточных берегов Северной Америки и у берегов Европы). На территории Северо-Западного региона России эти виды встречаются в эстуарных районах Балтийского и Белого морей (табл. 1). В эту группу включен *Corophium volutator* (Pallas 1766), обычный в Финском заливе и в юго-восточной части Балтийского моря (Бережина, Максимов, 2016; Гусев и др., 2012). *C. volutator* обнаружен изначально в восточной части Северной Атлантики, а позже и в западной части, у восточного побережья Северной Америки (Bellan-Santini, Costello, 2001). Из корофиид сюда же относится *Apocorophium lacustre* (Vanhoffen 1911), распространенный в юго-восточной Балтике в местах пониженной солености (устьях рек). Талитрида *Cryptorchestia cavimana* (Heller 1865), которая была найдена впервые в северо-восточной части Балтийского моря в 1999 г. у побережья о-ва Сааремаа, Эстония (Herkül et al., 2006), ныне распространена вплоть до Финского залива (Berezina, Petryashev, 2012) и обычна в Вислинском заливе и прилегающих акваториях (Гусев и др., 2012). *Talitrus saltator* Montagu 1808 обитает на пляжах восточной части Балтийского моря, в России его ареал ограничен Калининградской обл. (Гусев и др., 2012). Ни в Ботническом, ни в Финском заливе *T. saltator* пока не обнаружен (Дитрих, Джабраилова, 2007). В середине XX века *Bathyporeia pilosa* Lindström 1855 проникла в Восточную Балтику, включая Финский залив (Николаев, 1949). Первая находка (в 2013 г.) *B. pilosa* в российских водах была у о-ва Большой Тюттерс, а в 2015 г. — у о-ва Сескар (Бережина, Максимов, 2016). Остальные виды этой группы (*Leptocheirus pilosus* Zaddach 1844 и *Dyopodops monacanthus* (Metzger 1875)) типичны в основном для районов северо-восточной и юго-восточной частей Балтики, прилежащих к Калининградской обл. (Köhn, Gosselk, 1989; Гусев и др., 2012).

Группа Байкало-Сибирских вселенцев состоит из видов байкальского происхождения, обнаруженных в самом оз. Байкал, северо-западных озерах Прибайкалья и реках Ангара и Енисей. В эту группу входит последнедиктовый мигрант *Pallaseopsis quadrispinosa*, отмеченный в Мурманской обл. в озерах Имандра и Умбозеро (Segerstråle, 1957, 1976) и в озерно-речных системах Большеземельской тундры, таких как Вашуткины, Пади-

мейские, Харбейские и оз. Амбарты (Батурина и др., 2012). В малых озерах Карелии, в Вологодской обл., а также в крупных озерах (Онежском, Ладожском) и Финском заливе *P. quadrispinosa* населяет глубоководные районы (Березина, Максимов, 2016; Ивичева, 2018; Курашов и др., 2018; Berezina et al., 2021), предпочитая температуру воды ниже 10°C. В последние десятилетия ареал сократился, вид исчез из Невской губы (попадался только у южного побережья в 2004–2008 гг.) и некоторых северных озер, например Выгозера (Березина и др., 2013). Возможными причинами исчезновения могли быть загрязнение вод и зимний дефицит кислорода.

Ранее представитель рода *Pallasea* (= *Pallaseopsis*) из озера к северу от пролива Маточкин Шар архипелага Новая Земля был описан как новый вид *Pallasea laevis* (Ekman 1923). Автор этого вида указал на отсутствие двух пар плеонных шипов, характерных для вида *P. quadrispinosa*, и на сильную редукцию боковых отростков головы и грудного отдела — переона (Ekman, 1923). Сходная морфологически редуцированная форма была обнаружена в изолированной местности в Финляндии и оказалась местной формой *P. quadrispinosa* (Segerstråle, 1958). Сейчас вид *P. laevis* сведен в синоним *P. quadrispinosa* (<http://www.marinespecies.org/>). Встречаемость *P. quadrispinosa* на архипелаге Новая Земля позволяет предположить, что *Pallaseopsis* пришел из Сибири во время последнего оледенения по прогляциальным водным системам, достигнув окончательно этой локации, когда ледники растаяли. Как исконно озерный вид, *P. quadrispinosa* распространялся через систему ледовых окраинных озер и переместился за пределы арктической зоны, вторгшись в Онежское Ледниковое оз., затем в Балтийское море и материковые озера Северной Европы (Segerstråle, 1957). Появлению вида на Кольском п-ове способствовали возникновение ледниковых озер тающей фазы Вюрма и опреснение Балтийского моря. В позднеледниковом периоде из-за понижения уровня Белого моря вход в это море был отрезан, а его бассейн переживал озерную фазу.

Gmelinoides fasciatus (Stebbing 1899) — это вид-вселенец из Байкало-Сибирской области в бассейн Балтийского моря. Подробные сведения о первоначальном ареале приведены в работе Камалтынова (2001), до интродукций ареал этого вида был ограничен оз. Байкал, прибрежными озерами, притоками Байкала (Кичера, Селенга, Большой Чивыркуй, Баргузин) и водоемами бассейнов рек Ангара, Енисей, Пясины и Гыды. В 1960–1970-х гг. с целью улучшения кормовой базы рыб эти амфиподы (вместе с двумя видами рода *Micruropus*) были преднамеренно интродуцированы в 44 водоема бывшего СССР (Задоев и др., 1985), включая озера Карельского перешейка на территории Ленинградской обл. (Свободное,

Правдинское, Воробьево, Большое Бережное, Отрадное, Судаковское, Вуокса, Снетковское, Мичуринское), оз. Ильмень, оз. Псковско-Чудское, водохранилища р. Волги и др. Находки *G. fasciatus* отмечены в оз. Псковско-Чудском с 1972 г. (Timm, Timm, 1993; Kangur et al., 2010), в Рыбинском водохранилище — с 1986 г. и оз. Белом — с 1994 г. (Berezina, 2007; Berezina, Strelnikova, 2010), оз. Ладожском — с 1988 г. (Panov, 1996; Курашов и др., 2006), эстуарии р. Невы — с 1996 г. (Panov et al., 1999; Березина, Максимов, 2016) и оз. Онежском — с 2001 г. (Березина, Панов, 2003; Барышев и др., 2021). К началу XXI века *G. fasciatus* стал обычным и массовым обитателем большинства водоемов Ленинградской, Псковской, Новгородской, Вологодской, и Ярославской областей, Республики Карелия (Berezina, 2007b; Березина, Максимов, 2016; Kurashov et al., 2012). Особенно широко распространен в пределах Вологодской обл.: заселяет многие водоемы, связанные с Волго-Балтийским водным путем — оз. Тудозеро, оз. Лозско-Азатское, Рыбинское водохранилище, оз. Кубенское, р. Сухона (Ивичева, 2018).

Совместно с вселением *G. fasciatus* произошло случайное вселение и других байкальских видов амфипод *Micruropus possolskii* Sowinsky 1915 и *M. wohlii* (Dybowsky 1874), поскольку этих видов не разделяли в посадочном материале. При проведении намеренных интродукций (1971–1975 гг.) амфипод из района Байкала в озера Карельского перешейка в посадочном материале *G. fasciatus* присутствовал и *M. possolskii*. К концу 2000-х гг. *M. possolskii* натурализовался в оз. Ладожском (Barbashova et al., 2013; Kurashov et al., 2020). В нативном ареале *M. possolskii* распространен в сорах и мелководных заливах оз. Байкал и в дельте р. Селенги.

Группа вселенцев из Северного Ледовитого океана включает реликтовые виды поздних кайнозойских морских трансгрессий, такие как *Gammaracanthus loricatus* (Sabine 1824), *G. aestuariorum* (Lomakina 1952) и *G. lacustris*, *Monoporeia affinis*. Этих арктических видов, проникших в пресные воды, называют “ледниковыми реликтами”. В межледниковые периоды из-за увеличения стока воды в океан перигляциальные подпрудные озера могли служить естественными “рефугиумами” для этих видов морского происхождения (Berezina et al., 2021). Группа этих ракообразных (*Gammaracanthus*, *Monoporeia*, *Pontoporeia*) сохранилась в Балтийском море, в устье Северной Двины, в реках карельского берега Белого моря, в реках Поное и Мезени, в устьях рек Дальнего Востока и в Охотском море. *M. affinis* относится к циркумполярным видам, населяющим многочисленные пресноводные озера арктической и субарктической зон, эстуарии и опресненные участки морей Ледовитоморского бассейна, включая Белое и

Карское моря. Этот вид был объектом акклиматизации в северные озера СССР (Грезе, 1958). Монопорейя отмечена в озерах Святое и Круглое на Новой Земле (Bespalaya et al., 2021) и в ряде глубоководных бореальных озер Северной Европы, Карелии, Мурманской, Ленинградской областей и в Балтийском море (Яковлев, 2005; Валькова и др., 2012; Березина, Максимов, 2016; Spikeland et al., 2016; Berezina et al., 2021). В Балтике *M. affinis* обитает в юго-восточной его части, восточнее линии, соединяющей острова Рюген и Борнхольм (Гусев и др., 2012), и в российских водах Финского залива (Maximov, Berezina, 2023).

Во всех северных морях и в Балтийском море (а также в дальневосточных морях) обитает морской арктический вид *Pontoporeia femorata* Krøyer 1842, который не встречается в пресной воде. Считается, что этот вид проник в Балтику с запада через Северное море (Ярвекюльг, 1979). *P. femorata* встречается в западной, центральной и юго-восточной частях Балтийского моря, включая Калининградскую обл. (Гусев и др., 2012). В прошлом *P. femorata* был типичным видом и в Финском заливе (Ленинградская обл.), а с 2000-х гг. стал редким, последний раз отмечен на глубинах >50 м в 2006 г. (Березина, Максимов, 2016).

Gammaracanthus lacustris населяет дно глубоководных озер Карелии (Онежское и Ладожское), бореальных озер Фенноскандии и Беларуси. В роде *Gammaracanthus* два вида — *G. lacustris* и *G. loricatus* (вид *G. loricatus* с тремя подвидами *typicus*, *aestuariorum* и *caspicus* по: Ломакина, 1950). *G. loricatus* обитает на морских побережьях северных морей, его подвида *G. loricatus aestuariorum* встречается в прибрежных озерах морского происхождения, солоноватых лагунах и эстуариях рек арктических морей (Dadswell, 1974; Berezina, 2004). Некоторые авторы (Väinölä et al., 2001) рассматривают *G. loricatus* и *G. aestuariorum* в статусе отдельных видов.

Виды из группы **Понто-Каспийских вселенцев** происходят из бассейнов Каспийского, Черного и Азовского морей, в т.ч. низовьев крупных рек (Волга, Кама и Дон). Они проникли в бассейн Балтийского моря и континентальные водоемы северной Европы в связи со строительством каналов и преднамеренных интродукций человеком (Berezina, 2007; Sorilaş-Ciocianu et al., 2023). Способность амфипод к миграциям по канално-речной сети сыграла заметную роль в расселении амфипод Понто-Каспийского происхождения на север России; миграции отмечали у многих видов этой группы (Бирштейн, 1935; Дедю, 1980).

Chelicorophium curvispinum (Sars 1895) — один из видов автохтонной фауны Каспийского моря и водоемов Азово-Черноморского бассейна, обитающий в пресных и олигогалинных водах при со-

лености до 5‰. За пределами анцестрального ареала он отмечен в реках Волга, Дон, Урал, Днепр, Днестр, Дунай. *C. curvispinum* является одним из самых распространенных видов в бассейне Балтийского моря (Малявин и др., 2008; Kurashov et al., 2010). Основными способами его заноса сюда из южных широт считают саморасселение по канално-речной сети и перевозка с судами, в балластных водах и в прикрепленных к днищу кораблей метаценозах. В 1920–1930-е гг. появились сведения о находках этого вида в Балтийском море: в Куршском и Вислинском заливах и Щецинской лагуне (Николаев, 1963), а также на разных участках, впадающих в них рек Неман, Висла, Нотек и др. (Малявин и др., 2008). В настоящее время этот вид стал обычным и многочисленным во многих частях Балтийского моря, включая Куршский, Вислинский и Финский заливы (Ezhova et al., 2005; Berezina et al., 2011); обнаружен в оз. Ладожском (Kurashov et al., 2010).

Dikerogammarus villosus (Sowinsky 1894) населяет крупные реки России — Волга, Дон, Кубань, и Западной Европы — Рона, Луара, Сена, Мозель, Маас, Рейн, Майн, Дунай, Везер, Эльба, Одер, Буг, Висла, Днепр (Berezina, Ūris 2008; Gusev et al., 2017). В России обнаружен в Волжских водохранилищах (Сонина, Филинова, 2012; Курина, 2020), Крымских и Цимлянском водохранилищах (Любина, Саяпин, 2008) и Балтийском море (Gusev et al., 2017). В устье р. Висла недалеко от входа в Калининградский морской канал был отмечен в 2015 г. (Gusev et al., 2017). Вселение *D. villosus* возможно и в реки Ленинградской обл.

Dikerogammarus haemobaphes (Eichwald 1841) — также вид-вселенец из Понто-Каспийского региона. Широко распространен в пресноводных и солоноватых водоемах Европы, в т.ч. в юго-восточной части Балтийского моря, в Вислинском заливе (Гусев и др., 2012; Holopainen et al., 2016). В р. Волге *D. haemobaphes* и другие виды комплекса мигрировали вверх по течению, расширяя свои ареалы на тысячи км (Мордухай-Болтовской, 1960). В 1960-х гг. *D. haemobaphes* (вместе с *Obsogammarus obesus* (G.O. Sars 1894)) отмечен впервые в Горьковском водохранилище (Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1971), в 1990-е гг. — в верхней части Горьковского водохранилища и в р. Волге у г. Ярославля (Баканов, 2003). В настоящее время *D. haemobaphes* зарегистрирован в Угличском водохранилище (Волга и ее жизнь, 2018). Эти находки свидетельствуют о фазе активного расселения *D. haemobaphes* по Северному инвазионному коридору и возможном скором вселении в водоемы Северо-Западного региона России.

В южной части Балтийского моря, озерах и реках его бассейна (Калининградской обл.), помимо двух видов рода *Dikerogammarus*, встречаются также другие виды из группы Понто-Каспийских

вселенцев — *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing 1899), *C. warpachowskyi* (G.O. Sars 1894), *Obesogammarus crassus* и *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars 1894) (Berezina et al., 2011; Гусев и др., 2012; Cipilaș-Ciocianu, Sidorov, 2022). *C. ischnus* натурализовался в бассейне Балтийского моря уже в начале XX столетия, имея векторы инвазии, сходные с другими представителями этой группы (Berezina et al., 2011). Его присутствие неоднократно подтверждали в южных районах Балтийского моря, в бассейне р. Вислы и в Куршском заливе (Holopainen et al., 2016). *C. ischnus* пока не обнаружен в российских водах Финского залива. *C. warpachowskyi* обычен в Куршском заливе, реках Преголе, Дейме, Немане, Шешупе (Потютко, 2008; Гусев и др., 2012). В 2004 г. *C. warpachowskyi* был обнаружен и в восточной части Финского залива (близ г. Зеленогорска), хотя в последующие годы не встречался (Бережина, Максимов, 2016).

Первоначальный ареал понтокаспийских амфипод *P. robustoides* включал бассейны Черного, Азовского и Каспийского морей (Волга, Дон, Буг, Днепр, Днестр, Дунай, Прут, Терек, Кура, Кубань и др.). К концу XX в. вид расселился по течению крупных европейских рек (Висла, Одер, Неман, Эльба), проникнув и во многие озера и водохранилища в бассейне этих рек (Ezhova et al., 2005). В настоящее время это обычный и массовый компонент донных зооценозов в Вислинском и Куршском заливах (Berezina et al., 2011; Гусев и др., 2012). Отмечен в реках Преголя, Дейма, Неман, Шешупа и других, а также в оз. Форелевое Калининградской области (Гусев и др., 2012). В период 1999–2005 гг. был обнаружен в Нарвском заливе (Herkül et al., 2009), в нижнем течении и устье латвийских рек, впадающих в Балтийское море (Strode et al., 2013), в прибрежной зоне Рижского залива (Kalinkina, Berezina, 2010). Встречается при солёности 0.2–5.0‰ вдоль южного побережья Невской губы и в эстуарном районе на участке Дубки—Солнечное—Зеленогорск и Стрельна—Петергоф—Ломоносов с конца 1990-х г.г. (Berezina, Panov, 2003). В 2011 г. и позднее в массе был найден в губах Копорской и Лужской и вдоль открытого побережья юго-восточной части Финского залива (Бережина, Максимов, 2016; Alekseev, Sukhikh, 2023). Кроме того, из Финского залива проник в оз. Ладожское (Kurashov, Barbashova, 2008) и натурализовался в его южной части (Kurashov et al., 2012).

К настоящему времени из 33 видов амфипод, обитающих в водах юго-восточной части Балтийского моря (Буруковский, 2018), большинство отмечено в эстуариях рек Калининградской обл., но из соседних регионов (стран) возможно в скором времени проникновение сюда новых видов, таких как *Melita palmata* (Montagu 1804), *Ampithoe rubricata* (Montagu 1818), *Leptocheirus hirsutimanus* (Spence Bate 1862) и японских капрелид *Caprella*

mutica Schurin 1935 (Kedra, 2010; Гусев и др., 2012; Daneliya, Laakkonen, 2012).

Зоогеографический состав чужеродных видов амфипод в континентальных водоемах Северо-Западного региона России определяется водными маршрутами, поскольку главный способ завоза связан с судоходством и формированием водных инвазионных коридоров, соединивших заливы Балтийского моря с районами-донорами инвазий. Кроме Северного инвазионного коридора, соединяющего через Волго-Донской канал и Волго-Балтийский путь Понто-Каспийскую область с Балтийским и Белым морями, важен и трансконтинентальный коридор, соединяющий внутренние и прибрежные воды северной Америки с Калининградским и Финским заливами Балтийского моря.

Преднамеренные интродукции амфипод как ценных кормовых объектов в водоемы Европейской части СССР активно проводились в прошлом веке, в 1950–1970х гг. (Takhteev et al., 2015). Они стали важным источником новых видов в регионе. Известно, что десятки видов (около 30) амфипод Понто-Каспийского комплекса, несколько видов Байкало-Сибирского распространения (*M. possolskii*, *M. wohlii*, *G. fasciatus*) и два вида арктического происхождения (*M. affinis* и *P. quadrispinosa*) неоднократно вселяли в северные континентальные водоемы (Takhteev et al., 2015). *Gammarus lacustris* также был объектом намеренных интродукций в центральной России, странах Балтии и в Сибири (Timm, Timm, 1993; Kozlov, 2013; Takhteev et al., 2015).

Причины и способы проникновения для каждого вида амфипод в исследуемом регионе как правило определяются комплексом антропогенных и естественных факторов. Среди них наиболее характерны для перечисленных видов: создание канально-речной сети, объединившей южные и северные моря; естественные миграции; расселение животных по коридорам; акклиматизационные мероприятия (Berezina, 2007). Возведение новых портовых комплексов и увеличение трафика судоперевозок иногда приводят к случайному заносу с балластными водами судов и в метаценозах, сформировавшихся на поверхности судов и других плавающих структур, а изменения климата и увеличение минерализации рек могут способствовать натурализации уже попавших в регион видов. Известны единичные случаи случайного заноса амфипод при использовании в аквакультуре в качестве живого корма для рыб и при проведении мероприятий (биоконтроль) по борьбе с некоторыми видами водорослей (например, нитчатыми водорослями). Некоторые виды (*M. possolskii* в озерах Карельского перешейка, *G. fasciatus* в Псковско-Чудском оз.) появились в регионе случайно при попытке вселения другого

вида амфипод (*G. lacustris*). Были случаи попадания амфипод в водоемы из лабораторных культур и с водными растениями, культивируемыми в парках.

Результаты современных исследований подтверждают данные о том, что реликты вторглись в Северную Европу с востока (Segerstråle, 1976; Махров и др., 2022). Область распространения реликтовых амфипод (*M. affinis*, *Gammaracanthus lacustris*, *P. quadrispinosa*), которые благодаря физиологической адаптации живут в пресной или разбавленной морской воде, совпадает с территорией трансгрессий Белого и Балтийского морей. Геологические исследования показывают, что оледенения в северной Европе (и прилегающих арктических регионах) простирались на севере России вплоть до Урала, создавая непрерывную сеть запруженных водоемов вдоль фронта льда. Уже из этого ясно, что реликтовые виды могли происходить из восточных районов за Уралом (Сибири). Кольские и Кандалакшские представители реликтовой фауны могли попасть на нынешние места обитаний во время озерно-ледниковой трансгрессии, мигрируя на север из подпружных водоемов севернее оз. Онежского (Segerstråle, 1976). Согласно молекулярно-генетическим и зоогеографическим данным последних лет (Махров и др., 2022), формирование холодноводной фауны Европы происходило в несколько этапов. Предположительно виды-вселенцы появились из локаций обширного древнего озера-моря восточнее Урала (Махров и др., 2022). Первая волна сибирских видов-вселенцев в Европу наблюдалась в плиоцене, а вторая волна — в последнее межледниковье. По мере отступления последнего ледника, в северо-восточную Европу проникли третья волна вселенцев из Сибири и некоторые группы из Северной Америки и бассейна Тихого океана.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна амфипод континентальных водоемов Северо-Западного региона России имеет ряд особенностей, отличающих ее от других территорий земного шара. Высшие ракообразные легко распространяются в пределах выделяемых речных бассейнов и с трудом преодолевают водоразделы. Это изначально привело к бедности их видового состава в северных регионах, удаленных от горных регионов Средиземноморья и тропической Азии, где их разнообразие значительно. Большая часть северных территории Западной Палеарктики была подвержена оледенениям в плейстоцене, и фауна этих территорий изначально достаточно бедна в видовом отношении, на современном этапе эта черта остается основным отличием фауны многих групп в этом регионе. Вместе с тем антропогенное вмешательство и наблюдаемое на современном этапе потепление климата в север-

ных широтах России привели к распространению многих видов амфипод за пределы исторических ареалов и появлению в Северо-Западном регионе России видов из разных географических групп. Таким образом, районы обитания амфипод в водоемах региона определяются историей расселения видов. В будущем можно ожидать, что видовое богатство амфипод в этом регионе России будет увеличиваться, прежде всего, за счет вселения в водоемы видов из соседних регионов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена с использованием коллекционных материалов ЗИН РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (государственное задание № 122031100274-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Б.М., 1963. О нектобентических реликтовых ракообразных водоемов Карелии // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып. 1. С. 239–243.
- Баканов А.И., 2003. Современное состояние бентоса Верхней Волги в пределах Ярославской области // Биология внутренних вод. № 1. С. 81–88.
- Барышев И.А., 2017. Таксономический состав и трофическая структура бентофауны пороговых участков рек Республики Карелия и Мурманской области // Биология внутренних вод. № 4. С. 50–60.
- Барышев И.А., Сидорова А.И., Георгиев А.П., Калинкина Н.М., 2021. Биомасса популяции, продукция за вегетационный период и биоресурсное значение инвазивного *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) в Онежском озере // Биология внутренних вод. № 4. С. 433–436.
- Батурина М.А., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б., Хохлова Л.Г., 2012. Зообентос озера Большой Харбей (Большеземельская тундра): современное состояние и анализ ретроспективных данных // Известия Коми НЦ УрО РАН. Вып. 4. № 12. С. 21–29.
- Батурина М.А., Лоскутова О.А., Щанов В.М., 2014. Структура и распределение зообентоса озер Харбейской системы // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. Т. 7. № 4. С. 332–356.
- Березина Н.А., Губелин Ю.И., Жакова Л.В., Тимакова Т.М., Петухов В.А., Шаров А.Н., 2013. Структурные характеристики биотических сообществ каменистой литорали Выгозерского водохранилища // Труды Кар НЦ РАН. № 6. Сер. Экологические исследования. С. 52–62.
- Березина Н.А., Максимов А.А., 2016. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Фин-

- ского залива Балтийского моря // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. Т. 9. № 4. С. 409–426.
- Березина Н.А., Панов В.Е., 2003. Вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в Онежское озеро // Зоологический журнал. Т. 82. № 6. С. 731–734.
- Бириштейн Я.А., 1935. К вопросу о происхождении морских ракообразных в реках Понто-Каспийского бассейна // Зоологический журнал. Т. 14. № 4. С. 749–761.
- Буруковский Р.Н., 2018. Определитель бокоплавов (Crustacea, Amphipoda) Балтийского моря // Балтийский морской форум: Материалы VI Международного Балтийского морского форума, Калининград, 03–06 сентября 2018 года. Т. 3. Калининград: Калининградский государственный технический университет. С. 194–205.
- Валькова С.А., Кашулин Н.А., Даувальтер В.А., Сандимиров С.С., 2012. Структура и динамика сообществ зообентоса озера Имандра в зоне влияния медно-никелевого комбината // Труды Кольского научного центра РАН. № 3 (10). С. 166–183.
- Волга и ее жизнь, 2018. Сборник тезисов докладов Всероссийской конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22–26 октября 2018 г. Ярославль: Филигрань. 158 с.
- Герд С.В., 1949. Биоценозы бентоса больших озер Карелии // Труды Карело-Финского государственного университета. Т. 4. Петрозаводск: Изд-во Карело-Финского гос. университета. 197 с.
- Гордеев О.Н., 1965. Высшие ракообразные озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. Москва–Ленинград: Наука. С. 153.
- Грезе В.Н., 1958. Реликтовые мизиды (*Mysis oculata* v. *relicta*) и понтопорей (*Pontoporeia affinis*) как объекты акклиматизации // Зоологический журнал. Т. 37. № 10. С. 1449–1461.
- Гусев А.А., Ежова Е.Е., Гусева Д.О., Рудинская Л.В., 2012. Высшие раки (Malacostraca) водоемов Калининградской области // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Сборник лекций и докладов Международной школы-конференции. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 5–9 ноября 2012 г. Кострома: ООО Костромской печатный дом. С. 170–173.
- Дедю И.И., 1980. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца. 224 с.
- Дитрих А.Н., Джабраилова Г.М., 2007. Экология морской блохи (*Talitrus saltator* Montagu, 1808) на побережье юго-восточной Балтики. Калининград: Издательство ФГБОУ ВПО КГТУ. 173 с.
- Жирков И.А., 2017. Биогеография. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 568 с.
- Задоев И.Н., Лейс О.А., Григорьев В.Ф., 1985. Результаты и перспективы акклиматизации байкальских гаммарид в водоемах СССР // Сборник научных трудов. Вып. 232. С. 30–34.
- Зверева О.С., Гецен М.В., Изъюрова В.К., 1964. Система реликтовых озер в Большеземельской тундре // Доклады АН СССР. Т. 165. № 3. С. 677–679.
- Ивичева К.Н., 2018. Фауна бокоплавов (Crustacea, Amphipoda) Вологодской области // Актуальные проблемы изучения ракообразных: Сборник тезисов и материалов докладов научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения Николая Николаевича Смирнова, Борок, 17–20 мая 2018 года. Борок: ООО “Филигрань”. С. 21.
- Иоффе Ц.И., 1948. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное использование // Изв. ВНИОРХ. Т. 26. Вып. 2. С. 89–114.
- Камалтынов Р.М., 2001. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 572–831.
- Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Барышев И.А., 2012. Структура и функционирование сообществ водных организмов в реках южного (Поморского) побережья Белого моря // Труды Кольского научного центра РАН. Т. 1. № 2. С. 110–127.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С., Капустина Л.Л., Mitrukova G. и др., 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце XX–начале XXI в. Биосфера. Т. 10. № 2. Р. 65–121.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А., 2006. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) в формировании литоральных биоценозов острова Валаам (Ладожское озеро) // Биология внутренних вод. № 1. С. 74–84.
- Курина Е.М., 2020. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоемов Средней и Нижней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. Т. 13. № 1. С. 20–29.
- Линко А.К., 1898. Материалы к фауне Онежского озера // Труды Санкт-Петербургского общества естественных испытателей. Т. 29. № 1. С. 246–258.
- Ломаккина Н.Б., 1950. Систематика родов *Gammaracanthus* Bate и *Pontoporeia* Кюйер в связи с вопросом о происхождении ледниковых реликтов фауны СССР. Дис. ... канд. биол. наук. Л.
- Лоскутова О.А., Пономарев В.И., 2019. Фауна водоемов бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал). II. Беспозвоночные // Биология внутренних вод. № 4–2. С. 8–15.
- Любина О.С., Саяпин В.В., 2008. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) из различных географических районов: видовой состав, распространение, экология. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 182 с.
- Малявин С.А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш., 2008. О находке *Chelicorophium curvispinum* Sars 1895 (Amphipoda: Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря // Зоологический журнал. Т. 87. № 6. С. 643–649.
- Махров А.А., Болотов И.Н., Винарский М.В., Артамонова В.С., 2022. Происхождение “ледниковых реликтов” Северной и Центральной Европы: четыре волны вселения холодноводных видов из Азии (Обзор) // Биология внутренних вод. № 6. С. 615–639.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.–Л.: Из-во АН СССР. 287 с.

- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Чиркова Э.Н., 1971. О распространении байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Горьковском водохранилище // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л.: Наука. № 9. С. 38–42.
- Николаев И.И., 1949. О продвижении тепловодных и солоноватоводных элементов фауны и флоры во внутреннюю (восточную) Балтику // ДАН СССР. Т. 68. № 2. С. 397–400.
- Николаев И.И., 1963. Новые вселенцы в фауне и флоре Северного моря и Балтики. Зоологический журнал. Т. 42. № 1. С. 20–27.
- Новоселов А.П., Имант Е.Н., Артемьев С.Н., 2022. Современное состояние планктонных и бентосных сообществ устьевой области реки Северная Двина // Экология. Т. 60. № 3. С. 211–220.
- Новоселов А.П., Студенов И.И., Козьмин А.К., 2017. Видовое разнообразие и динамика показателей кормовой базы рыб оз. Лача. Ч. 2. Зообентос // Arctic Environmental Research. Т. 17. № 3. С. 233–244.
- Палатов Д.М., Шаповалов М.И., 2015. Материалы к изучению бокоплавов рода *Gammarus* (Amphipoda: Gammaridae) Северо-Западного Кавказа // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия Естественно-математические и технические науки. № 3 (166). С. 75–81.
- Панов В.Е., 1987. Высшие ракообразные и их роль в зообентосе // Невская губа: Гидробиологические исследования. Г.Г. Винберг и Б.Л. Гутельмахер (Ред.). Ленинград: Наука. С. 145–150.
- Попова Н.М., 1936. К вопросу о продуктивности зообентоса озер Кончезерской группы в Карелии // Труды Бородинской биостанции в Карелии. Т. 8. Вып. 3. Ленинград.
- Потютко О.М., 2008. Фаунистическая характеристика бентоса литоральной зоны южного побережья Куршского залива Балтийского моря // Зоологический журнал. Т. 87. № 10. С. 1180–1191.
- Скориков А.С., 1910. К фауне Невской губы и окрестных вод о-ва Котлина // Санкт-Петербург: Тип. Имп. Акад. Наук. 17 с. Оттиск из “Ежегодника Зоол. музея Акад. наук”. Т. 15. С. 470–490.
- Сонина Е.Э., Филинова Е.И., 2012. Гаммариды пойменных участков Волгоградского водохранилища // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Сборник лекций и докладов Международной школы-конференции. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанова РАН, Борок, 5–9 ноября 2012 г. Кострома: ООО Костромской печатный дом. С. 303–306.
- Старобогатов Я.И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Ленинград: Наука. 372 с.
- Чертопруд М.В., 2010. Биогеографическое районирование пресных вод Евразии по фауне макробентоса // Журнал общей биологии. Т. 71. № 2. С. 144–162.
- Чертопруд М.В., Крыленко С.В., Лукиных А.И., Глазов П.М., Дубовская О.П., Чертопруд Е.С., 2021. Особенности сообществ макрозообентоса малых арктических озер Евразии // Биология внутренних вод. № 4. С. 378–391.
- Яковлев В.А., 2005. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изд. Кол. науч. центра РАН. 145 с.
- Ярвекюльг А.А., 1979. Донная фауна восточной части Балтийского моря. Таллин: Валгус. 382 с.
- Яржинский Ф.Ф., 1870. О фауне ракообразных Онежского озера // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. 1. Р. 61–63.
- Alekseev V., Sukhikh N., 2023. Ust-Luga Seaport of Russia: Biological invasions and resting stages accumulation // Life. V. 13. № 1. 117. <https://doi.org/10.3390/life13010117>
- Barbashova M.A., Malyavin S.A., Kurashov E.A., 2013. First finding of Baikalian amphipod *Micrurorus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Russian Journal of Biological Invasions. V. 4. № 4. P. 219–224.
- Bellan-Santini D., Costello M.J., 2001. Amphipoda // European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. Costello M.J., Embrow C., White R.J. (eds). Collection Patrimoine Naturels V. 50. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle. P. 295–308.
- Berezina N.A., 2004. Feeding ecology of the “glacial relict” amphipod *Gammaracanthus loricatus aestuariorum* in Lake Krivoe (White Sea basin) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. (Annual Reports 2003). V. 300. SPb. P. 33–42.
- Berezina N.A., 2007. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridea) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: Pathways and consequences // Hydrobiologia. V. 590. P. 15–29.
- Berezina N.A., 2007a. Expansion of the North American amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 to the Neva Estuary (easternmost Baltic Sea) // Oceanologia. V. 49. № 1. P. 129–135.
- Berezina N.A., 2007b. Changes in aquatic ecosystems of the north-western Russia after introduction of Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats. Gerardi F. (ed). Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology. V. 2. Springer, Dordrecht. P. 479–493. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6029-8_26
- Berezina N.A., Ďuris Z., 2008. Finding on the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Vltava River (Czech Republic) // Aquatic invasions. V. 3. № 4. P. 455–460.
- Berezina N.A., Kalinkina N.M., Maximov A.A., 2021. Distribution and functional ecology of malacostracan crustaceans in Russian northern and Arctic lakes // Lake Water: Properties and Uses (Case Studies of Hydrochemistry and Hydrobiology of Lakes in Northwest Russia). Pokrovsky O.S. (eds). New York: Nova Science Publishers. P. 229–248.
- Berezina N.A., Panov V.E., 2003. Establishment of new gammarid species in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and their effects on littoral communities // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences: Biology and Ecology. V. 52. № 3. P. 284–304.
- Berezina N.A., Petryashev V.V., 2012. Invasions of higher crustaceans (Crustacea: Malacostraca) in waters of the

- Gulf of Finland (Baltic Sea) // Russian Journal of Biological Invasions. V. 3. № 2. P. 81–91.
- Berezina N.A., Petryashev V.V., Razinkovas A., Lesutiene J., 2011. Alien malacostraca in the eastern Baltic Sea: pathways and consequences // In the Wrong Place – Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology. Galil B.S. (eds). V. 6. P. 301–322.
- Berezina N.A., Strelnikova A.P., 2010. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir // Journal of Applied Ichthyology. Special Issue: Alien Species in Aquaculture and Fisheries. V. 26. P. 89–95.
- Bespalaya Y., Przhiboro A., Aksenova O., Berezina N., Gofarov M. et al., 2021. Preliminary study of the benthic fauna in lakes of the Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach Island (the Russian Arctic) // Polar Biology. V. 44. P. 539–557.
- Copilaş-Ciocianu D., Sidorov D., 2022. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroidean amphipods: a review // Organisms Diversity & Evolution. V. 22. P. 285–315.
- Copilaş-Ciocianu D., Sidorov D., Šidagytė-Copilas E., 2023. Global distribution and diversity of alien Ponto-Caspian amphipods // Biological Invasions. V. 25. P. 179–195.
- Dadswell M.J., 1974. Distribution, ecology and postglacial dispersal of certain crustaceans and fishes in eastern North America // Publication in Zoology. National museum of natural sciences (Canada). № 11. Canada: Ottawa. 110 p.
- Daneliya M.E., Laakkonen H., 2012. The Japanese skeleton shrimp *Caprella mutica* (Amphipoda: Caprellidae) in Sweden (Eastern Skagerrak) // Marine Biodiversity Record. V. 5. <https://doi.org/10.1017/S1755267212000243>
- Ekman S., 1923. Süßwasserkrustaceen aus Nowaja Semlja // Report of the Scientific Results of the Norwegian Expedition to Novaya Zemlya 1921, Videnskapsselskapet I Kristiana. 10. P. 1–16.
- Ezhova E., Zmudzinski L., Maciejewska K., 2005. Long-term trends in the macrozoobentos of the Vistula Lagoon, southeastern Baltic Sea: species composition and biomass distribution // The Bulletin of the Sea Fisheries Institute. V. 164. № 1. P. 55–73.
- Graf D.L., Cummings K.S., 2007. Review of the systematics and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) // Journal of Molluscan Studies. V. 73. P. 291–314.
- Graf D.L., Cummings K.S., 2021. A ‘big data’ approach to global freshwater mussel diversity (Bivalvia: Unionoida), with an updated checklist of genera and species // Journal of Molluscan Studies. V. 87. № 1. eyaa034. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyaa034>
- Gusev A.A., Guseva D.O., Sudnik S.A., 2017. New record of the Ponto-Caspian gammarid *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in the southeastern part of the Baltic Sea (Kaliningrad oblast, Russia) // Russian Journal of Biological Invasions. V. 8. № 3. P. 218–225.
- Herkül K., Kotta J., Püss T., Kotta I., 2009. Crustacean invasions in the Estonian coastal sea // Estonian Journal of Ecology. V. 58. P. 313–323.
- Herkül K., Kotta J., Kotta I., 2006. Distribution and population characteristics of the alien talitrid amphipod *Orchestia cavimana* in relation to environmental conditions in the Northeastern Baltic Sea // Helgoland Marine Research. V. 60. P. 121–126.
- Holopainen R., Lehtiniemi M., Meier H.E.M., Albertsson J., Gorokhova E. et al., 2016. Impacts of changing climate on the non-indigenous invertebrates in the northern Baltic Sea by end of the twenty-first century // Biological Invasions. V. 18. № 10. P. 3015–3032.
- Kalinkina N.M., Berezina N.A., 2010. First record of *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 (Crustacea: Amphipoda) in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // Aquatic Invasions. V. 5. № 1. P. 5–7.
- Kangur K., Kumari M., Haldna M., 2010. Consequences of introducing the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* into large shallow Lake Peipsi: present distribution and possible effects on fish food // Journal of Applied Ichthyology. V. 26. № 2. P. 81–88.
- Karaman G.S., Pinkster S., 1977. Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea, Amphipoda) / Part 1. *Gammarus pulex*-group and related species // Bijdragen Tot De Dierkunde. V. 47. P. 1–97.
- Kedra M., (2010). A Checklist of marine species occurring in Polish marine waters, compiled in the framework of the PESI EU FP7 project // Database via World Register of Marine Species.
- Kelly D.W., Muirhead J.R., Heath D.D., Macisaac H.J., 2006. Contrasting patterns in genetic diversity following multiple invasions of fresh and brackish waters // Molecular Ecology. V. 15 (12). P. 3641–3653.
- Kipp R.M., 2007. *Gammarus tigrinus* fact sheet // Great Lakes Aquatic Nonindigenous Species Information System. <http://www.glerl.noaa.gov/res/>
- Kozlov O., 2013. *Gammarus lacustris* relocation in Ishim plain lakes: an impostor in the habitable home // Book of abstracts of the 15th International Colloquium on Amphipoda, 2-7 September 2013, Szczawnica, Poland. P. 54.
- Köhn J., Gosselk F., 1989. Bestimmungsschlüssel der Malakostraken der Ostsee // Mitteilungen aus dem Zoologische Museum in Berlin. № 65. S. 3–114.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., 2008. First record of the Invasive Ponto-Caspian Amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // Aquatic Invasions. V. 3. № 2. P. 253–256.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V., Rusanov A.G., Lavrova M.S., 2012. Invasive amphipods as a factor of transformation of Lake Ladoga ecosystems // Russian Journal of Biological Invasions. V. 3. № 3. P. 202–212.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Panov V.E., 2010. First finding of Ponto-Caspian invasive amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Russian Journal of Biological Invasions. V. 1. P. 282–287.
- Kurashov E.A., Trifonova M.S., Barbashova M.A., 2020. Expansion Dynamics of *Micruropus possolskii* Sowinsky,

- 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Russian Journal of Biological Invasions. V. 11. P. 326–331.
- Maximov A.A., Berezina N.A., 2023. Benthic opportunistic Polychaete/Amphipod Ratio: An indicator of pollution or modification of the environment by macroinvertebrates? // Journal of Marine Science and Engineering. V. 11. 190.
<https://doi.org/10.3390/jmse11010190>
- Økland F., Økland J., Økland K., Nordseth F., Nordby C., 2011. The unexpected discovery of a brackish water amphipod, *Gammarus zaddachi* Sexton, 1912, found isolated at 150 m depth in an inland freshwater lake in Norway // Crustaceana. V. 84. № 5/6. P. 701–706.
- Panov V.E., 1996. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebb. in Lake Ladoga // Hydrobiologia. V. 322. P. 187–192.
- Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V., 1999. The St. Petersburg harbour profile // Initial risk assessment of alien species in Nordic coastal waters. Gollasch S., Leppäkoski E. (eds). Copenhagen: Nord. P. 225–244.
- Segerstråle S., 1957. On the immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with remarks on their prehistory // Commentationes Biologicae. [Societas Scientiarum Fennica]. V. 16. 117 p.
- Segerstråle S., 1958. On an isolated Finnish population of the relict amphipod *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars exhibiting striking morphological reduction, with remarks on other cases of morphological reduction in the species // Commentationes Biologicae. [Societas Scientiarum Fennica]. V. 17. 32 p.
- Segerstråle S.G., 1976. Immigration of glacial relicts into northern Europe // Boreas. V. 5. P. 1–7.
- Spikkeland I., Kinsten B., Kjellberg G., Nilssen J., Väinölä R., 2016. The aquatic glacial relict fauna of Norway – an update of distribution and conservation status // Fauna Norvegica. V. 36. P. 51–65.
- Strode E., Berezina N., Kalnins M., Balode M., 2013. New records of the amphipods *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 and *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 in Latvian waters of the Baltic Sea // BioInvasions Records. V. 2. № 1. P. 63–68.
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A., 2015. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // Arthropoda Selecta. V. 24. № 3. P. 335–370.
- Timm V., Timm T., 1993. The recent appearance of a Baikalian crustacean, *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Amphipoda, Gammaridae) in Lake Peipsi // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences: Biology and Ecology. V. 42. P. 144–153.
- Vainio J.K., Väinölä R., 2003. Refugial races and postglacial colonization history of the freshwater amphipod *Gammarus lacustris* in Northern Europe // Biological Journal of the Linnean Society. V. 79. P. 523–542.
- Väinölä R., Vainio J.K., Palo J.U., 2001. Phylogeography of “glacial relict” *Gammaracanthus* (Crustacea, Amphipoda) from boreal lakes and the Caspian and White Seas // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 58. P. 2247–2257.
- Węstawski J.M., Draganska-Deja K., Legeżyńska J., Walczowski W., 2018. Range extension of a boreal amphipod *Gammarus oceanicus* in the warming Arctic // Ecology and Evolution. V. 8. № 15. P. 7624–7632.

ANALYSIS OF THE AMPHIPOD FAUNA OF CONTINENTAL RESERVOIRS IN THE NORTHWEST OF RUSSIA'S EUROPEAN PART

N. A. Berezina*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

The faunal composition of Amphipoda crustaceans of mainland water bodies in northwestern Russia is analyzed. To compile a checklist of amphipod species, data from original collections made in 1998–2021, the collections of the Zoological Institute, and literary information are used. To date, 29 species of amphipods have been recorded from the continental waters of the region. An arealogical analysis of the faunal composition reveals six groups or distribution patterns: Holarctic, West Palearctic, and North Atlantic estuaries, and further three groups of emigrants (settlers) from the Baikal-Siberian, Ponto-Caspian, and Arctic regions. The greatest species richness is recorded in estuarine sections of Baltic Sea rivers in the territories of the Leningrad and Kaliningrad regions, as well as fresh water bodies of the Republic of Karelia. In terms of species richness, estuarine species amphiatlantic in distribution and representatives of allochthonous faunas (invasive species) from the Ponto-Caspian basin dominate the region. The most common in the region are representatives of Holarctic and Palearctic patterns, as well as species of Arctic and Baikal-Siberian origins. Among them, the following species are most often to be recorded in lakes: *Gammarus lacustris*, *Monoporeia affinis*, *Pallaseopsis quadrispinosa* and *Gmelinoides fasciatus*, vs *G. zaddachi*, *G. oceanicus*, *G. tigrinus* and *Pontogammarus robustoides* in estuarine brackish waters. Human-mediated introductions, both intentional and accidental, must have facilitated the appearance of invasive species in the fauna of Russia's northwestern region. In the future, an increase in species richness in the region can be expected to occur in two ways: through the introduction of marine species into fresh waters and due to speciation.

Keywords: checklist, species richness, distribution, arealogy, introduced species

ПЕСНЯ ПТИЦ ВО ВРЕМЕНИ: ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТАБИЛЬНОСТЬ

© 2023 г. В. В. Иваницкий^а, *, И. М. Марова^а

^аБиологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: vladivanit@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.06.2023 г.

После доработки 05.07.2023 г.

Принята к публикации 07.07.2023 г.

В обзоре приведены сведения о динамике пения птиц во времени, проанализированы темпы изменения индивидуальных и популяционных репертуаров, рассмотрены факторы, влияющие на скорость таких изменений. Имеющиеся данные свидетельствуют о весьма значительных сроках сохранения вокальных моделей (типов песен) в популяциях певчих птиц. Скорость изменения репертуаров выше у видов с неограниченным по времени периодом запечатления песни по сравнению с видами с фиксированным периодом запечатления. Популяционный репертуар типов песен в многочисленных популяциях, населяющих обширные и сплошные местообитания, более стабилен, чем в небольших и изолированных популяциях, занимающих структурно фрагментированные места обитания. При этом наибольшую сохранность из года в год имеют самые распространенные вокальные паттерны, тогда как редкие варианты с течением времени чаще исчезают из популяционного репертуара. Аномальные климатические явления, вызывающие значительные изменения возрастного состава популяций, способствуют быстрой смене диалектов. Подробно рассмотрен феномен быстрых синхронных изменений вокальных репертуаров у особей в составе локальных популяций, а также в популяциях, удаленных друг от друга на большое расстояние. Причины, порождающие этот феномен, нуждаются в дальнейших исследованиях. Наиболее вероятными причинами может быть обмен вокальными моделями на зимовках или одновременное вселения большого числа мигрантов в изучаемые популяции, что у видов с открытым периодом обучения может вызвать изменения в репертуаре и местных особей, заимствующих новые вокальные модели.

Ключевые слова: песня птиц, временная изменчивость, биоакустика

DOI: 10.31857/S0044513423090052, **EDN:** QIZHHN

Непреодолимый интерес орнитологов, этологов и биоакустиков к песне птиц обусловлен многими причинами, и в первую очередь ее двойственной природой. У певчих птиц (Oscines) песня имеет врожденную основу, однако для полного ее формирования молодая птица должна слышать адекватные вокальные модели, прежде всего, пение взрослых особей своего вида (Beecher, 2017; Alpin, 2019). Как следствие, структурные особенности песни независимо передаются от поколения к поколению и по генетической линии, и по каналам культурной преемственности, т.е. за счет вокального обучения. Зачастую это ведет к формированию специфических особенностей вокализации (диалектов), распространенных на определенной территории и отсутствующих на прочих территориях, заселенных данным видом. Главным механизмом, порождающим изменчивость песни в пространстве и во времени, принято считать аккумуляцию ошибок копирования в процессе обучения песне. Накапливаясь в ряду поколений, они постепенно изменяют репертуар данной по-

пуляции по сравнению с другими (Kroodsma, 2004; Catchpole, Slater, 2008).

Временная изменчивость птичьего пения привлекает большое внимание исследователей. В частности, обнаружено, что скорость изменения популяционного репертуара с годами значительно варьирует у разных видов (Podos, Warren, 2007) или даже в разных популяциях одного и того же вида (Luther, Baptista, 2010; O’Loughlen et al., 2013). Разные компоненты репертуара (элементы, слоги или типы песен) меняются с разной скоростью: некоторые исполняются на данной территории в течение многих лет, другие значительно изменяются за тот же период, а третьи полностью исключаются из репертуара (Ince et al., 1980; Nelson et al., 2004; Goodale, Podos, 2010; Williams et al., 2013).

Хотя число исследований временной изменчивости песни в последние годы быстро растет, этот тип изменчивости остается пока изученным намного менее детально по сравнению с межпопуляционной изменчивостью. Обилие обзорных

работ на тему пространственной (географической) изменчивости песни (Krebs, Kroodsmas, 1980; Mundinger, 1982; Martens, 1996; Koetz et al., 2007; Podos, Warren, 2007) составляет резкий контраст с полным отсутствием обзоров по ее временной изменчивости.

В этом обзоре мы приведем данные о динамике пения птиц во времени, проанализируем темпы изменения индивидуальных и популяционных репертуаров, рассмотрим факторы, влияющие на скорость таких изменений. Мы будем рассматривать виды с раздельной (дискретной) манерой пения. Вокализации этого типа свойственна четкая ритмическая организация вокальных сессий, т.е. правильное чередование единичных песен и пауз при относительном постоянстве их длительности. Размах вариаций продолжительности отдельных (единичных) песен ограничен, и обычно этот параметр обладает четко выраженной видовой спецификой. У многих видов с раздельной вокализацией единичные песни обладают достаточно сложной и притом универсальной (видоспецифической) структурой. Например, почти в каждой песне зяблика (*Fringilla coelebs*) или пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) имеются особые фразы, исполняемые только в начале песни, только в центральной ее части и только в финале (Иваницкий, Марова, 2022).

У многих видов с раздельной манерой пения песня имеет ярко выраженную типологическую организацию, т.е. практически все единичные песни являются стереотипными конструкциями и могут быть отнесены к определенным типам (типам песен). Типом песен принято называть все множество единичных песен данного вида, сходных по набору составляющих вокальных компонентов (нот, слогов, фраз, трелей) и порядку их взаимного размещения внутри песни. Хотя в пределах типа обычно имеет место определенная изменчивость, ее размах намного уступает различиям между песнями, принадлежащими к разным типам (Podos et al., 1992; Catchpole, Slater, 2008).

Скорость изменений популяционных и индивидуальных репертуаров

Ряд исследований показывает, что индивидуальный и популяционный репертуар певчих птиц может меняться очень быстро, иногда в течение нескольких лет (Williams, 2021). В первую очередь это относится к видам с “открытым” типом обучения, т.е. к тем, кто может выучивать новые песни не только в юности, но и во взрослом возрасте. Например, у желтопоясничного кассика (*Cacicus cela*), склонного к вокальной мимикрии, за год меняется 78% репертуара (Trainer, 1989). Значительная межгодовая ротация типов песен происходит также у боболінка (*Dolichonyx oryzivorus*), и только наиболее распространенные типы песен

сохраняются в популяции из года в год (Avery, Oring, 1977). В Финляндии репертуар типов песен одних и тех же особей восточного соловья (*Luscinia luscinia*) также меняется из года в год. Песня данного самца в данном году может стать более похожей на песню соседей, чем на его собственную песню в предыдущем году (Sorjonen, 1987). Средняя продолжительность жизни каждого типа песен индигового овсянкового кардинала (*Passerina cyanea*) была оценена в 3.8 года (Payne et al., 1981, 1988). Постоянство типов песен красноногдой вдовушки (*Vidua chalybeata*) зависит от того, насколько они распространены. Редкие типы песен в последующие годы не сохраняются. Автор предполагает, что самцы этого вида, практикующего промискуитет и гнездовой паразитизм, копируют типы песен тех самцов, которые привлекают для спаривания наибольшее число самок. Соответственно, именно такие песни сохраняются из года в год. Тем не менее уровень вариабельности в исследуемой популяции был довольно высоким. За 8 лет наблюдений в популяции сохранилась только половина всех типов песен, причем в сильно измененной форме (Payne, 1985).

В популяции желтоголовой древесницы (*Setophaga occidentalis*) диалект полностью сменился спустя 13 лет после первоначального обследования. Новый тип песен не имел ничего общего с песнями, распространенными в соседних популяциях, из чего авторы заключают, что новый диалект сформировался непосредственно внутри популяции и не был привнесен извне (Janes, Ryker, 2013).

В ряде других исследований показано, что диалектные особенности песни сохранялись гораздо дольше. Граница между вокальными диалектами и структура составляющих их типов песен у рыжешейной зонотрихии (*Zonotrichia capensis*) оставалась неизменной в течение 24 лет (Kopuchian et al., 2004; García et al., 2015). Исследование четырех популяций белобровой зонотрихии (*Z. leucophrys*) в Калифорнии показало, что в двух крупных популяциях из мест обитания, имеющих непрерывное распространение на большой площади, типы песен местного диалекта не изменились за 26 лет. В то же время в популяциях, среда обитания которых занимала ограниченную площадь и была в значительной степени фрагментирована, структура типов песен за то же время значительно изменилась (Harbison et al., 1999).

Долговременное сохранение диалекта описано у коровьего трупяла (*Molothrus ater*) (O’Loghlen et al., 2013). В одной из двух изученных популяций постоянство типов песен (свистовые песни в полете) подтверждено на протяжении более чем 30 лет. Однако в другой популяции этот диалект претерпел быстрые изменения, предположительно вызванные тем фактом, что численность попу-

ляции была подорвана несколькими суровыми зимами. В результате в эту популяцию произошло массовое вселение молодых особей, и “ошибки копирования”, обычные при обучении последних, широко распространились в популяции и стали новой “языковой нормой” (O’Loughlen et al., 2013).

У домового чечевицы (*Haemorrhous mexicanus*) за 37 лет все типы песен были полностью утрачены и заменены другими (Ju et al., 2019). Тем не менее половина типов элементов и слогов, входящих в состав песен, все еще присутствовала десятилетия спустя, хотя авторы утверждают, что любые две сходные и притом относительно простые акустические структуры могут быть гомологичными, но могут возникнуть и независимо друг от друга. Слоги, которые сохранились к 2012 г., были наиболее широко распространены в 1975 г., хотя они, как правило, не сохранили своей большой распространенности к 2012 году (Ju et al., 2019).

В течение трех десятилетий общая структура песни саванной овсянки (*Passerculus sandwichensis*) оставалась неизменной, однако три из четырех ее сегментов продемонстрировали существенную культурную эволюцию. Основные элементы вводного сегмента остались без изменений, но тихие элементы, ранее исполнявшиеся в промежутках между основными, с течением времени исчезли. Наиболее существенные частотно-временные и структурные изменения элементов произошли во втором сегменте песни, причем в разные годы эти изменения имели разную направленность. Напротив, сегмент “жужжание” (третий по счету от начала песни) оставался постоянным на протяжении трех десятилетий. Заключительный сегмент песни (трель) также значительно изменился, причем его частотно-временные характеристики на протяжении всего периода наблюдений менялись направленно в сторону уменьшения (Williams et al., 2013). Согласно интерпретации авторов, долгосрочная стабильность сегмента “жужжание” может отражать его роль в определении вида или диалекта певца точно так же, как конечные трели песен белобровый зонотрихий оставались постоянными в популяции в течение 25 лет, в то время как другие части песен менялись (Nelson et al., 2004).

В популяции среднего галапагосского вьюрка (*Geospiza fortis*) многие типы песен сохранились неизменными в течение 37 лет. Полагают, что столь высокая стабильность репертуара в данном случае объясняется специфической системой обучения песне, когда молодые птицы копируют пение исключительно своих отцов (Goodale, Rodos, 2010).

Репертуар самцов рыжебокой древесницы (*Setophaga pensylvanica*) включает две категории песен: с заключительным звуком и без него. Песни

с заключительным звуком служат исключительно для привлечения самок, песни без него используются в территориальных взаимоотношениях самцов. На протяжении 19 лет репертуар песен без заключительного звука в локальной популяции полностью сменился, тогда как песни со звуком остались практически без изменений. Установлено также, что песни с заключительным звуком практически не подвержены географической изменчивости, тогда как песни без него варьируют в разных популяциях (Byers et al., 2010).

Зяблик, безусловно, является “белой мышью” европейской биоакустики. Его песня детально изучена (Slater et al., 1980, 1984; Lynch, Baker, 1993, 1994; Böhner, Wistel-Wozniak, 1995; Lachlan, Slater, 2003; Lachlan et al., 2013; Cooper, 2020). В частности, зяблик известен как вид с конечным периодом обучения песне продолжительностью около 13 месяцев, что дает возможность молодым птицам обучаться пению только в первую весну жизни (Thorpe, 1958). Песня зяблика стала предметом трех долгосрочных исследований. Вариации песен в популяции островного подвида (*F. c. gengler*) исследовали в Англии в течение 18 лет (Ince et al., 1980). Другое исследование проведено в Германии в популяции континентального подвида (*F. c. coelebs*) также в течение 18 лет (Conrads, 1986). Наконец, на Звенигородской биостанции МГУ (Московская обл.) сравнивали популяционные репертуары песен зяблика, записанные с промежутками в 4 и 38 лет (в 1978, 1982 и 2020 гг.) (Ivanitskii et al., 2023).

В Германии один тип песни был записан в 1963/1964 г., а затем в 1983/1984 г. в нескольких населенных пунктах, разбросанных на площади примерно 15 км². Спустя 18 лет этот тип песен сохранился повсеместно с незначительными вариациями (Conrads, 1986). Другое исследование проведено в популяции зябликов на юге Англии также с интервалом в 18 лет. За этот период количество типов песен в популяции увеличилось с 23 до 35. Из 23 типов песен, записанных в 1960 г., восемь показали определенное сходство с песнями 1978 г., но только три из них сохранились с незначительными изменениями (Ince et al., 1980).

Популяционные репертуары типов песен зяблика, записанные в Московской обл. на Звенигородской биостанции МГУ в 1978 и 1982 годах, лишь незначительно отличались друг от друга, что указывает на их высокую устойчивость за этот период. Между репертуарами, записанными в 1982 и 2020 годах, различий было гораздо больше. В общей сложности восемь из 29 типов песен (28%), идентифицированных в 1982 г., не найдены в 2020 г., а пять из 26 типов песен (19%), обнаруженных в 2020 г., были совершенно новыми по сравнению с 1982 г. Все остальные типы песен, записанные в 2020 г., были идентичны тем, что

были записаны в 1982 г. Частота исполнения этих типов песен в 1982 и 2020 годах также оказалась сходной. К 2020 г. из репертуара популяции исчезли в основном те песни, которые в 1982 г. исполнялись ограниченным числом самцов. Эти данные свидетельствуют о высокой долговременной сохранности репертуара типов песен в песне местной популяции зяблика (Ivanitskii et al., 2023).

Таким образом, “выживаемость” типов песен в Московской обл. оказалась значительно выше, чем в Англии. Это можно объяснить различиями в общей площади местообитаний и численности зябликов в исследуемых популяциях. Стэнмер-Грейт-Вуд (Сассекс, Великобритания), где Инс и его коллеги (Ince et al., 1980) записывали зябликов, представляет собой изолированный парк площадью всего 61 га (<https://www.woodlandtrust.org.uk/visiting-woods/woods/stanmer-great-wood/>). В 1978 г. здесь отметили 42 самца зяблика, и, по мнению авторов, они записали почти всех поющих самцов. Напротив, Звенигородская биологическая станция является частью сплошного лесного массива площадью более 20 км², который ежегодно заселяется по меньшей мере несколькими сотнями зябликов с высокой плотностью. Вероятно, популяционный репертуар типов песен в таких больших популяциях гораздо более стабилен, чем в небольших и изолированных популяциях, таких как, например, островные популяции зяблика (Lachlan et al., 2013). В целом, эти данные свидетельствуют о том, что изменение особенностей песни, передаваемых по культурным каналам, происходит быстрее в небольших популяциях, занимающих структурно фрагментированные места обитания, чем в более многочисленных популяциях, занимающих большие и притом сплошные участки местообитаний (Hargison et al., 1999; Luther, Baptista, 2010).

Быстрые изменения среды обитания могут повлиять на точность филопатрии и, следовательно, на скорость изменения вокальных паттернов у перелетных видов певчих птиц. Паркер с соавторами (Parker et al., 2022) обнаружили высокую среднюю точность филопатрии у овсянкового кардинальчика (*Spiza americana*) на относительно стабильных пастбищах и гораздо более низкую среднюю точность на близлежащих пахотных землях, которые были нарушены методами ведения сельского хозяйства в период размножения птиц. Авторы обнаружили также более высокие уровни среднего сходства песен и более медленные средние изменения в вокальной культуре на лугах по сравнению с пахотными землями. Изменения в землепользовании и пригодности среды обитания были ответственные за массовые изменения за 18-летний период как в размещении, так и в структуре диалектов просьянки (*Miliaria calandra*) в Англии (Holland et al., 1996). Аналогичным образом перемещение границ диалектов у белого-

ловой зонотрихии объясняют изменениями в среде обитания (Trainer, 1983).

Места обитания зябликов на Звенигородской биостанции, а также в прилегающих районах Московской обл. претерпели глубокие изменения из-за нашествия короеда-типографа (*Ips typographus*) в 2010–2014 годах. С тех пор здесь погибли почти все старо-возрастные еловые насаждения. К настоящему времени общий облик лесной растительности резко изменился на огромной территории Московской обл. (Комарова, 2015). Однако даже такие масштабные изменения в структуре среды обитания не привели к радикальным изменениям в популяционном репертуаре песен зябликов (Ivanitskii et al., 2023).

Хорошо известная привязанность зябликов к месту обитания как в оседлых, так и в мигрирующих популяциях может быть важной причиной высокой стабильности их популяционного репертуара (Mikkonen, 1983; Browne, 2004). Более 40% окольцованных взрослых зябликов в европейских популяциях возвращаются на свое прежнее место гнездования в следующем году, и по меньшей мере 30% птиц-первогодков следующей весной селятся не далее чем в 30 км от места своего рождения (Соколов, 1986).

Несмотря на явное структурное сходство типов песен зяблика, исполнявшихся в 1982 и 2020 годах, эти типы песен, тем не менее, могут вызывать различную реакцию у территориальных самцов. Тип песни, записанный сегодня, может выглядеть очень похожим на тип песни, записанный 40 лет назад, если смотреть на его спектрографическое изображение (сонограмму), однако птицы могут реагировать на эти типы песен по-разному.

Например, в экспериментах с трансляцией, проведенных Дерриберри (Derryberry, 2011), самцы белобровый зонотрихии сильнее реагировали на актуальные (записанные в год проведения экспериментов) местные песни и в меньшей степени — на структурно сходные местные песни, записанные в этой же популяции 33 года назад. В другой серии экспериментов тем же автором установлено, что реакция самок на трансляцию актуальной песни была выражена ярче, чем на структурно очень сходную песню, записанную 24 года назад (Derryberry, 2007).

В связи с долгосрочной стабильностью типов песен большой интерес представляет недавно опубликованная статья о пении южного соловья (*L. megarhynchos*). Авторы проанализировали 14140 песен, записанных почти по всему ареалу европейского подвида за 90 лет. В этой выборке они выделили 1868 типов песен, которые разделили на 9 категорий. Оказалось, что распределение типов песен по категориям не менялось в течение всего этого времени на всем протяжении

ареала. Что касается собственно типов песен, то один из них сохранился без изменений в течение всего периода наблюдений (с 1930 по 2019 гг.) и еще шесть типов песен сохранились с 1960 по 2019 годы (Jäckel et al., 2022).

Синхронность изменений популяционных и индивидуальных репертуаров

Хотя изменения в птичьем пении на протяжении многих лет привлекали значительное внимание исследователей, данные о одновременной изменчивости пения в нескольких отдаленных популяциях одного и того же вида остаются крайне ограниченными. Между тем немногие доступные наблюдения указывают на поразительно быстрое распространение вокальных инноваций на обширных территориях. Ключевыми вопросами в этом отношении являются: с какой скоростью меняются отдельные элементы, слоги или типы песен в пределах одной популяции и с какой скоростью и на какое расстояние вокальные инновации распространяются от одной популяции к другой?

В литературе есть лишь несколько примеров такого типа распространения песен. Например, просянка в Великобритании образует отчетливые вокальные диалекты, которые подвержены ежегодным изменениям. Удивительно, что эти изменения являются согласованными, т.е. охватывают всех самцов в популяции. Исследование индивидуально помеченных самцов показало, что ни один из них не пел песню предыдущего года, даже если он тогда успешно размножился (McGregor et al., 1995). Наблюдали распространение нового варианта песни белогорлой зонотрихии (*Zonotrichia albicollis*) по всей Канаде с запада на восток; этот вариант заменил существующую песню примерно за четыре десятилетия (Otter et al., 2020). Синхронное увеличение минимальной частоты пения за 30-летний период наблюдали в двух диалектных группах белобровой зонотрихии, обитающих в нескольких километрах друг от друга. Авторы полагают, что эти изменения были адаптивной реакцией на повышение уровня окружающего низкочастотного шума, возникающего от движения автотранспорта (Luther, Baptista, 2010).

В этой связи представляют интерес результаты многолетних исследований динамики пения восточного соловья в городе Москве и Московской обл. Исследование охватывало три популяции, расположенные на расстоянии 50–100 км друг от друга (город Москва, окрестности Звенигорода и Пущина-на-Оке), и продолжалось в общей сложности 11 лет. Изучена межгодовая изменчивость частотно-временных и структурных особенностей гомологичных элементов в типах песен, наблюдаемых во всех трех изученных популяциях на протяжении всего периода наблюдений. Выде-

лено два варианта динамики в вокальном репертуаре соловья. Первый вариант включает резкие изменения, при которых некоторые типы песен исчезали из репертуара популяции, а вместо них появлялись другие. Второй вариант динамики включал постепенные межгодовые изменения в структуре самих типов песен (фразы, слоги, элементы), “выживающих” из года в год на протяжении всего периода наблюдений (рис. 1). Такие изменения происходили на удивление синхронно не только у большинства самцов в каждой данной популяции, но и охватывали большие территории и проявлялись одновременно во всех трех популяциях. Поведенческие механизмы, лежащие в основе столь быстрой передачи вокальных паттернов между отдаленными популяциями, остаются неисследованными. В качестве объяснения выдвинута гипотеза о существовании голосового обмена между соловьями в общих местах зимовки (Ivanitskii et al., 2022).

Но самый впечатляющий пример быстрого распространения вокальных инноваций по огромной территории описан в песне кита-горбача (*Megaptera novaeangliae*). Также как и у певчих птиц, особенности песни этого вида китообразных передаются из поколения в поколение по культурным каналам. Потребовалось всего два года для того, чтобы типы песен из западной Австралии полностью заменили репертуар горбачей к востоку от этого континента, а еще через два года новые типы песен распространились по всей юго-западной части Тихоокеанского бассейна, что дало основание назвать такие быстрые изменения “культурной революцией” (Garland et al., 2011; Noad et al., 2000; Garland, McGregor, 2020). Одной из причин широкого распространения новых вокальных моделей у горбачей называют культурный обмен в местах зимнего нагула, где встречаются киты из разных популяций. Например, у берегов северной Норвегии вместе проводят зиму горбачи, размножающиеся у побережий Западной Африки и в Карибском море. При этом за время пребывания в водах Норвегии у китов формируется общий диалект, с которым они отбывают весной к местам размножения (Tuarks et al., 2022).

Межпопуляционный обмен особями, возможно, является одной из причин быстрых синхронных изменений и возникновения сходства вокализаций тихоокеанских популяций горбача, размножение которых проходит у берегов Японии, возле Гавайских о-вов и побережий Мексики (Cerchio et al., 2001). Тем не менее, по мнению авторов, расстояние между этими популяциями слишком велико для постоянного эффективного трансфера. Авторы предлагают альтернативную гипотезу, согласно которой киты могут быть предрасположены к постепенному изменению определенных особенностей песни независимо от куль-

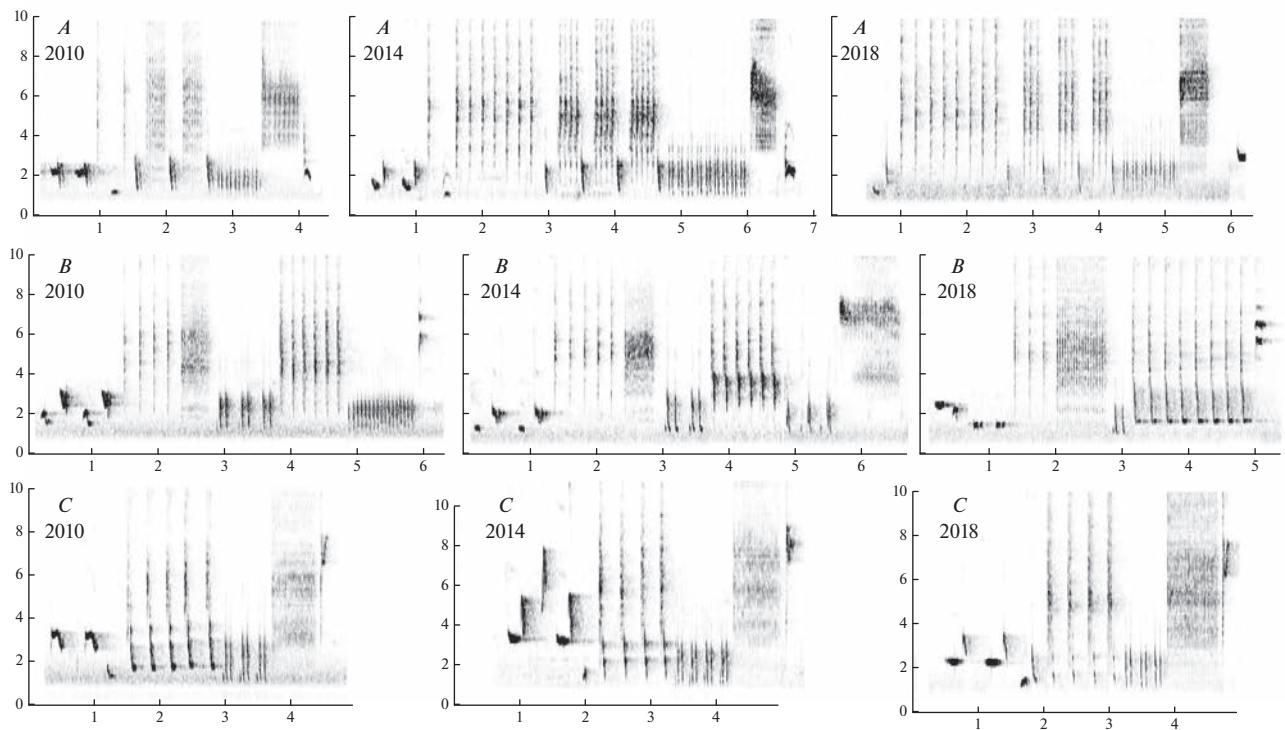


Рис. 1. Межгодовая (2010–2018) изменчивость трех типов песен (*A*, *B*, *C*) восточного соловья. Все эти изменения происходили синхронно в трех изученных популяциях (город Москва, окрестности Звенигорода и Пушкино-на-Оке). По вертикальным осям — частота, кГц; по горизонтальным осям — время, с.

турных влияний; изменение структурных элементов песни может регулироваться набором гипотетических правил или возникать в соответствии с врожденным шаблоном. Следовательно, приемственность песенных паттернов горбачей по всему океанскому бассейну может быть обусловлена сочетанием механизмов, лишь частично связанных с культурной передачей (Cerchio et al., 2001).

Приведенные в обзоре данные свидетельствуют о весьма значительных сроках сохранения вокальных моделей (типов песен) в популяциях певчих птиц. Скорость изменения популяционных и индивидуальных репертуаров выше у видов с неограниченным по времени периодом запечатления песни по сравнению с видами с фиксированным по времени периодом запечатления. Популяционный репертуар типов песен в многочисленных популяциях, населяющих обширные и сплошные местообитания, гораздо более стабилен, чем в небольших и изолированных популяциях, занимающих структурно фрагментированные места обитания. При этом наибольшую сохранность из года в год имеют самые распространенные вокальные паттерны, тогда как редкие варианты чаще исчезают из популяционного репертуара.

Скорость изменений популяционных репертуаров во многом зависит от источника вокальных инноваций. Если в этой роли преобладает “вертикальная составляющая” (ошибки копирования, элементы импровизации), то можно ожидать медленных изменений. Напротив, при “горизонтальном” переносе возможно внедрение в репертуар данной популяции совершенно новых вокальных моделей, которые по тем или иным причинам могут получить широкое распространение на новой территории (Mundinger, 1982; Марова и др., 2015).

Особый интерес, представляет феномен быстрых синхронных изменений вокальных репертуаров у особей в популяциях, удаленных друг от друга на большое расстояние. Причины, порождающие этот феномен, нуждаются в дальнейших исследованиях. Наиболее вероятной причиной, как мы полагаем, может быть обмен вокальными моделями на зимовках — разумеется в тех случаях, когда самцы данного вида поют в зимний период. Менее вероятной, но все же заслуживающей внимания, выглядит гипотеза одновременного вселения большого числа мигрантов в изучаемые популяции, что у видов с открытым периодом обучения может вызвать изменения в репертуаре также и местных особей, заимствующих новые вокальные модели.

Судя по всему, между скоростью изменений песни во времени и в пространстве имеется определенная зависимость. Сравним временную динамику репертуаров и межпопуляционную изменчивость у восточного соловья и зяблика. В популяционном репертуаре соловьев из московской популяции за 11 лет сохранились лишь семь из 21 типа песен, причем за это время с ними произошли весьма значительные изменения. Напротив, у зяблика на протяжении 40 лет почти половина типов песен сохранились практически без изменений. На территории Московской и Тульской областей отмечено пять вокальных диалектов восточного соловья. При этом между северным и южным, а также восточным и западным диалектами не найдено ни одного общего типа песен — при расстоянии между этими территориями около 300 и 200 км, соответственно. Иную картину мы видим на примере зяблика, у которого типы песен имеют намного более широкое распространение. Так, между московской и курской популяциями найдено восемь общих типов песен при расстоянии между соответствующими территориями около 480 км, между популяциями Москвы и Киева найдено 13 общих типов песен при расстоянии между этими городами 750 км (Кисляков, Иваницкий, 2017). О широком распространении типов песен зяблика, некоторые из которых распространены практически по всей лесной и лесостепной зоне Украины, пишут также Яблоновская-Грищенко и Грищенко (2007).

Многие виды певчих птиц копируют песни с удивительной точностью и минимальными ошибками в процессе обучения. Как показывает статистическая модель культурных изменений с течением времени, теоретически это может повлечь за собой сохранение вокальных традиций у певчих птиц в течение многих сотен лет, что вполне сопоставимо с продолжительностью существования традиций в человеческом обществе (Lachlan et al., 2018). Проведенное нами исследование, подтверждающее более чем сорокалетнюю стабильность популяционного репертуара зяблика (Ivanitskii et al., 2023), а также данные, полученные о почти шестидесятилетней сохранности типов песен у южного соловья (Jäckel et al., 2022), по-видимому, указывают на такую возможность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Обзор подготовлен при финансовом содействии Российского научного фонда (№ 20–14–00058–П).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иваницкий В.В., Марова И.М., 2022. Слитная и раздельная песни в акустической коммуникации птиц и других животных // Зоологический журнал. Т. 101. С. 791–804.

- Кисляков И.В., Иваницкий В.В., 2017. Изменчивость и пространственная дифференциация песни зяблика (*Fringilla coelebs*) в городе Москве // Зоологический журнал. Т. 96. С. 960–972.
- Комарова И.А., 2015. Массовое размножение короёда-типографа в 2010–2014 гг. и защита еловых насаждений // Охрана и защита лесов. Т. 3. С. 22–32.
- Марова И.М., Антипов В.А., Иваницкий В.В., 2015. Аномальные погодные явления и горизонтальный перенос вокальных моделей у восточного соловья (*Luscinia luscinia*) // Доклады Академии Наук. Т. 463. С. 120–123.
- Соколов Л.В., 1986. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 230. 232 с.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н., 2007. Диалекты песни зяблика на территории Лесной и Лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат // Беркут. Т. 16. С. 111–122.
- Aplin L.M., 2019. Culture and cultural evolution in birds: a review of the evidence // Animal Behavior. V. 147. P. 179–187.
- Avery M., Oring L., 1977. Song dialects in the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*) // Condor. V. 79. P. 113–118.
- Beecher M.D., 2017. Birdsong learning as a social process // Animal Behavior. V. 124. P. 233–246.
- Böhner J., Wistel-Wozniak A., 1995. Chaffinch *Fringilla coelebs* song in western and southern Poland: song types, repertoire sizes, and the terminal element “kit” // Acta Ornithologica. V. 30. P. 107–115.
- Browne S.J., 2004. Some aspects of chaffinch *Fringilla coelebs* biology, based on an analysis of individuals ringed during 1991 to 2003 in Norfolk, England // Ringing & Migration. V. 22. P. 75–82.
- Byers B.E., Belinsky K.L., Bentley R.A., 2010. Independent cultural evolution of two song traditions in the chestnut-sided warbler // American Naturalist. V. 176. P. 476–489.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B., 2008. Bird song: biological themes and variations. Cambridge: Cambridge University Press. 335 p.
- Cerchio S., Jacobsen J.K., Norris Th., 2001. Temporal and geographical variation in songs of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*: synchronous change in Hawaiian and Mexican breeding assemblages // Animal Behavior. V. 62. P. 313–329.
- Conrads K., 1986. Stabilität und Veränderungen eines Gesangsdiaktes des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) im Zeitraum von 1964/66 bis 1982/83 in Ostwestfalen // Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins für Bielefeld und Umgegend. Bd. 28. S. 191–212.
- Cooper J.E.J., 2020. On the evolution of vocal development in island chaffinch populations. PhD Thesis. Queen Mary University of London. 229 p.
- Derryberry E.P., 2007. Evolution of bird song affects signal efficacy: an experimental test using historical and current signals // Evolution. V. 61. P. 1938–1945.
- Derryberry E.P., 2011. Male response to historical and geographical variation in bird song // Biology Letters. V. 7. P. 57–59.

- García N.C., Arrieta R.S., Kopuchian C., Tubaro P.L., 2015. Stability and change through time in the dialects of a Neotropical songbird, the rufous-collared sparrow // *Emu*. V. 115. P. 309–316.
- Garland E.C., Goldizen A.W., Rekdahl M.L., Constantine R., Garrigue C., Daeschler N., Hauser N.D., Poole M.M., Robbins J., Noad M.J., 2011. Dynamic horizontal cultural transmission of humpback whale song at the ocean basin scale // *Current Biology*. V. 21. P. 687–691.
- Garland E.C., McGregor P.K., 2020. Cultural transmission, evolution, and revolution in vocal displays: insights from bird and whale song // *Frontiers in Psychology* 11: | <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.544929>
- Goodale E., Podos J., 2010. Persistence of song types in Darwin's finches, *Geospiza fortis*, over four decades // *Biology Letters*. V. 6. P. 589–592.
- Harbison H., Nelson D., Hahn T., 1999. Long-term persistence of song dialects in the mountain white-crowned sparrow // *Condor*. V. 101. P. 133–148.
- Holland J., McGregor P.K., Rowe C.L., 1996. Changes in microgeographic song variation of the corn bunting *Miliaria calandra* // *Journal of Avian Biology*. V. 27. P. 47–55.
- Ince S.A., Slater P.J.B., Weismann C., 1980. Changes with time in the songs of a population of chaffinches // *Condor*. V. 82. P. 285–290.
- Ivanitskii V., Marova I., Antipov V.A., 2022. Parallel cultural change in thrush nightingale song in distant populations // *Journal of Ornithology*. V. 164. P. 407–415.
- Ivanitskii V., Marova I., Samsonova I., Volodin I., Volodina E., 2023. Four decades later: the highly conserved repertoire of song types in chaffinch // *Behavioral Processes*. V. 205 <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2023.104821>
- Jäckel D., Mortega K.G., Brockmeyer U., Gerlind U.C., Lehmann G.U.C., Silke L., Voigt-Heucke S.L., 2022. Unravelling the stability of nightingale song over time and space using open, citizen science and shared data // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.778610>
- Janes S.W., Ryker L., 2013. Rapid changes in a Type 1 song dialect of hermit warbler (*Setophaga occidentalis*) // *Auk*. V. 130. P. 30–35.
- Ju C., Frances C., Geller F.C., Munding P.C., Lahti D.C., 2019. Four decades of cultural evolution in house finch songs // *Auk*. V. 136. P. 1–18.
- Koetz A.H., Westcottand D.A., Congdon B.C., 2007. Geographical variation in song frequency and structure: The effects of vicariant isolation, habitat type and body size // *Animal Behaviour*. V. 74. P. 1573–1583.
- Kopuchian C., Lijtmaer D.A., Tubaro P.L., Handford P., 2004. Temporal stability and change in a microgeographical pattern of song variation in the rufous-collared sparrow // *Animal Behavior*. V. 68. P. 551–559.
- Krebs J.R., Kroodsma D.E., 1980. Repertoires and geographical variation in bird song // *Advanced in the Study of Behavior*. V. 11. P. 143–177.
- Kroodsma D., 2004. The diversity and plasticity of birdsong // *In Nature's Music. The Science of Birdsong*. London: Elsevier Academic Press. (eds P. Marler and H. Slabbe-coorn). P. 108–131.
- Lachlan R.F., Ratmann O., Nowicki S., 2018. Cultural conformity generates extremely stable traditions in bird song // *Nature Communications*. V. 9. 2417. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04728-1>
- Lachlan R.F., Slater P.J.B., 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? // *Animal Behaviour*. V. 65. P. 957–969.
- Lachlan R.F., Verzijden M.N., Bernard C.S., Jonker P.-P., Koese B., Jaarsma S., Spoor W., Slater P.J.B., ten Cate C., 2013. The progressive loss of syntactical structure in bird song along an island colonization chain // *Current Biology*. V. 23. P. 1896–1901.
- Lynch A., Baker A.J., 1993. A population memetics approach to cultural evolution in chaffinch song: meme diversity within populations // *American Naturalist*. V. 141. P. 597–620.
- Lynch A., Baker A.J., 1994. A population memetics approach to cultural evolution in chaffinch song: differentiation among populations // *Evolution*. V. 48. P. 351–359.
- Luther D.A., Baptista L., 2010. Urban noise and the cultural evolution of bird songs // *Proceeding of the Royal Society B Biological Sciences*. V. 277. P. 469–473.
- Martens J., 1996. Vocalizations and speciation in Palearctic birds. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Eds D.E. Kroodsma, E.H. Miller. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press. P. 221–240.
- McGregor P.K., Holland J., Shepherd M., 1995. The ecology of corn bunting *Miliaria calandra* song dialects and their potential use in conservation. The ecology and conservation of corn bunting *Miliaria calandra* // *Proceedings of a conference held at Fordingbridge, Hampshire, 2–3 March 1995*. Eds P.F. Donald, N.J. Aebischer. P. 76–87.
- Mikkonen A., 1983. Breeding site tenacity of the chaffinch *Fringilla coelebs* and the brambling *F. montifringilla* in Northern Finland // *Ornis Scandinavica*. V. 14. P. 36–47.
- Munding P.C., 1982. Microgeographic and macro-geographic variation in the acquired vocalizations in birds. In: *Kroodsma D.E., Miller E.H. (Eds). Acoustic Communication in Birds*. V. 2. New York: Plenum Press. P. 147–208.
- Nelson D.A., Hallberg K.I., Soha J.A., 2004. Cultural evolution of puget sound white-crowned sparrow song dialects // *Ethology*. V. 110. P. 879–908.
- Noad M., Cato D.H., Bryden M.M., Jenner M., Jenner K.C.S., 2000. Cultural revolution in whale songs // *Nature*. V. 408. P. 537.
- Otter K.A., Mckenna A., LaZerte S.E., Ramsay S.M., 2020. Continent-wide shifts in song dialects of white-throated sparrows // *Current Biology*. V. 30. P. 3231–3235.
- O'Loughlen A.L., Ellis V.A., Zaratziar D., Merril L., Rothstein S.I., 2013. Fidelity of song imitation and stability of dialect songs in brown-headed cowbirds // *Condor*. V. 115. P. 677–686.
- Parker T.H., Sousa B., Leu S.T., Edmondson S., Foo C., Strauss A.V., Kahl H., Ballinger K., Ross E., Große Ruse M., Sandsten M., Verheijen B.H.F., Jensen W., 2022. Cultural conformity and persistence in dickcissel song are higher in locations in which males show high site fidelity // *Ornithology*. V. 139. ukab061. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukab061>
- Payne R.B., 1985. Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeate* // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. V. 70. P. 1–44.

- Payne R.B., Payne L.L., Doeblert S.M., 1988. Biological and cultural success of song memes in indigo buntings // Ecology. V. 69. P. 104–117.
- Payne R.B., Thompson W.L., Fiala K.L., Sweany L.L., 1981. Local song traditions in indigo buntings: cultural transmission of behavior patterns across generations // Behaviour. V. 77. P. 199–221.
- Podos J., Peters S., Rudnicki T., Marler P., Nowicki S., 1992. The organization of song repertoires in song sparrows: themes and variations // Ethology. V. 90. P. 89–106.
- Podos J., Warren P.S., 2007. The evolution of geographic variation in birdsong // Advances in the Study of Behavior. V. 37. P. 403–458.
- Slater P.J.B., Clements F.A., Goodfellow D.J., 1984. Local and regional variations in chaffinch song and the question of dialects // Behaviour. V. 88. P. 76–97.
- Slater P.J.B., Ince S.A., Colgan P., 1980. Chaffinch song types: their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals // Behaviour. V. 75. P. 207–218.
- Sorjonen J., 1987. Temporal and spatial differences in traditions and repertoires in the song of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) birds // Behaviour. V. 102. P. 196–212.
- Thorpe W.H., 1958. The learning of song patterns by birds, with especial reference of the song of the chaffinch *Frin-gilla coelebs* // Ibis. V. 100. P. 535–570.
- Trainer J.M., 1983. Changes in song dialect distributions and microgeographic variation in song of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttallz*) // Auk. V. 100. P. 568–582.
- Trainer J.M., 1989. Cultural evolution in song dialects of yellow-rumped caciques in Panama // Ethology. V. 80. P. 190–204.
- Tyarks S.C., Aniceto A.S., Ahonen H., Pedersen G., Lindström U., 2022. Changes in humpback whale song structure and complexity reveal a rapid evolution on a feeding ground in Northern Norway // Frontiers Marine Sciences. V. 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.862794>
- Williams H., 2021. Mechanisms of cultural evolution in the songs of wild bird populations // Frontiers in Psychology. V. 12. 643343. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.643343>
- Williams H., Levin I.I., Norris D.R., Newman A.E., Wheelwright N.T., 2013. Three decades of cultural evolution in savannah sparrow songs // Animal Behavior. V. 85. P. 213–223.

THE AVIAN SONG OVER TIME: VARIABILITY AND STABILITY

V. V. Ivanitskii¹*, I. M. Marova¹

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: vladivanit@yandex.ru

Information is reviewed on the dynamics of bird singing over time, analyzing the rate of change in individual and population repertoires, and considering the factors affecting the rate of such changes. The available data indicate very significant periods of persistence of vocal patterns (song types) in songbird populations. The rate of change in population and individual repertoires is higher in species with an unlimited period of imprinting a song compared to species with a fixed period. The population repertoire of song types in numerous populations inhabiting vast and continuous habitats is more stable than in small and isolated populations occupying structurally fragmented habitats. The most common vocal patterns are the most conserved from year to year, while rare variants often disappear from the population repertoire over time. Abnormal climatic phenomena that cause significant changes in the age composition of populations contribute to rapid changes of dialects. The cases of rapid synchronous changes in vocal repertoires in individuals in local populations, as well as in populations separated from each other by a great distance, are considered in detail. The causes that give rise to this need further research. The most likely reasons may be an exchange of vocal models at wintering grounds or the simultaneous introduction of a large number of migrants into the study populations, which in species with an open training period may cause changes in the repertoire of local individuals also borrowing new vocal models.

Keywords: bird vocalization, temporal variations, bioacoustics

УДК 598.2:591.52

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ТЕРРИТОРИЙ ПЕВЧИХ ПТИЦ

© 2023 г. М. В. Матанцева*

*Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра
“Карельский научный центр Российской академии наук” (ИБ КарНЦ РАН),
ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, 185910 Россия*

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

Поступила в редакцию 21.04.2023 г.

После доработки 08.06.2023 г.

Принята к публикации 23.06.2023 г.

В обзоре кратко изложена история развития подходов к исследованию территориального пространства певчих воробьиных (Oscines), а также освещены ранее используемые и современные методы его изучения. Исследование территориальности птиц длится более столетия, однако в этом направлении до сих пор не только остаются малоизученные аспекты, но и не достигнуто единство мнений в области терминологии и методов. Описание территориального пространства играет ведущую роль в таких работах. В свою очередь, классическими объектами подобных исследований являются певчие воробьиные, демонстрирующие территории с помощью пения и охраняющие их от вторжения других особей. Существует довольно большое разнообразие предложенных определений термина “территория”, отражающих разные концепции территориальности. При этом наиболее распространенной остается трактовка территории как охраняемого (в теории) и демонстрируемого (на практике) пространства. Как правило, под этим пространством понимают некую площадь — проекцию реальной территории на поверхность земли. Однако в последние десятилетия начали появляться публикации на тему исследования территорий как трехмерных (3D) структур. При регистрации территорий в полевых условиях наиболее эффективным остается метод картирования на основе визуальных наблюдений за мечеными особями, который был адаптирован и для 3D-территорий. Альтернативные подходы регистрации территорий, в т.ч. с помощью радиотелеметрии, имеют существенные недостатки. В отношении количественной обработки данных в последние десятилетия наблюдается уход от анализа территориального пространства исключительно как полигона и переход к его анализу как кернел-изоплета. Такой подход позволяет не только формировать представление о контурах территории, но и оценивать частоту использования разных точек пространства в ее пределах. Значимым достижением последних лет является адаптация методов кернел-анализа для работы с трехмерными структурами. Можно сказать, что назрела необходимость изучения территориальности птиц в 3D-среде. Подобные исследования кажутся весьма перспективными, поскольку могут позволить получить принципиально новые данные о таких явлениях, как выбор биотопов и использование пространства, формирование пространственно-этологической структуры поселений, разобщение территорий в условиях высокой плотности населения и ограниченных ресурсов, внутри- и межвидовая конкуренция.

Ключевые слова: воробьиные птицы, использование пространства, территория, методы, терминология

DOI: 10.31857/S0044513423090088, **EDN:** QMDGVH

Изучение использования пространства животными в целом и территориального пространства в частности является одной из фундаментальной задач этологии и экологии (Cooper et al., 2014; Kamath, 2020). Территориальность напрямую связана с выживаемостью и воспроизводством разных видов, ее исследование способствует пониманию эволюции их поведения (Kamath, 2020). Выяснение закономерностей освоения пространства и поиск моделей, описывающих его использование животными, необходимы для оценки их экологи-

ческих связей с другими видами и обоснованной разработки природоохранных мер (Cantrell et al., 2007; Anich et al., 2009). Охватывая не только внутривидовые, но и межвидовые отношения, территориальность оказывает влияние на макроэкологические и макроэволюционные процессы (Kamath, 2020).

Территориальность птиц (прежде всего, певчих воробьиных) всегда являлась ключевым направлением исследований территориальности животных в целом. Хотя это направление изучают уже

более столетия, начиная с работ Говарда (Howard, 1920), в этой области до сих пор не только остаются малоизученные аспекты, но и не достигнуто единство мнений в сфере терминологии и методов исследований (Рябицев, 1993; Anich et al., 2009; Kamath, 2020; Kamath, Wesner, 2020). Вариативность понятий, описывающих территориальное пространство, может внести путаницу в обсуждение и восприятие результатов, полученных разными исследователями. Чтобы избежать этого, необходимо в каждом исследовании особо оговаривать, что именно подразумевают авторы под изучаемым пространством. Не менее важно применять наиболее адекватные методы при изучении пространства, используемого птицами. В частности, для этого можно воспользоваться сравнительно недавно разработанными методами, позволяющими анализировать трехмерные территории мелких воробьиных птиц (Cooper et al., 2014). Послужить выбору оптимального метода для решения конкретных задач в рамках определенного подхода к изучению территориального пространства у птиц может систематизация представлений о территории как таковой, а также о развитии методов ее представления и анализа. Цель настоящего обзора — отразить историю развития подходов к изучению территориального пространства у птиц, охарактеризовать ранее используемые и современные методы его изучения, а также осветить перспективы использования новейших методов в этой области, связанных с изучением трехмерных территорий.

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНОЛОГИИ

Начиная с первых работ, в которых была описана защита индивидуальных участков у птиц (Howard, 1920; Noble, 1939; Nice, 1941), территориальное пространство (*territorial space*), или территорию (*territory*), преимущественно воспринимали как некую охраняемую область (*defended area*). При этом некоторые исследователи предлагали альтернативные определения термина “территория”, стараясь ориентироваться не столько на факт охраны участка, сколько на сам участок, со всей совокупностью его ресурсов и функций. В частности, Strassmann и Queller (2014) предлагали рассматривать территориальность как форму приватизации — временного перехода определенной области во владение какой-либо особи или пары. В период владения этой областью особь (или пара) может ее использовать, а также контролировать и защищает. Соответственно, было предложено воспринимать территорию как своеобразную собственность в виде области, которую особь контролирует, использует и охраняет. Со-

гласно этой концепции, владелец территории, как правило, не защищает конкретный вид ресурсов, а следует более общей стратегии, оберегая всю территорию от вторжения представителей своего или чужого вида.

Другим наиболее известным альтернативным определением является понимание территории как части участка обитания особи (или группы), на котором эта особь (или группа) обладает правом первоочередного доступа к одному или нескольким ключевым ресурсам (Kaufmann, 1983). Это определение повлекло за собой его различные вариации, которые могут быть объединены в категорию определений территории как формы место-специфичного доминирования (*site-specific dominance*) (Maher, Lott, 1995). По-видимому, к той же группе определений следует отнести и занимающую несколько обособленную позицию концепцию Камата и Веснера (Kamath, Wesner, 2020), предлагающих рассматривать территориальность, обратившись к т.н. теории доступа (*theory of access*) (Ribot, Peluso, 2003). Согласно этой концепции, территорию следует воспринимать как социальную структуру, организованную через отношения между особями, что ближе всего к представлениям о социальном доминировании (Kaufmann, 1983; Maher, Lott, 1995) и перекликается с концепцией социально организованного пространства (Панов, 1983).

Не умаляя возможных преимуществ альтернативных предложений, будет справедливым отметить, что на данный момент наиболее распространенным остается концептуальное определение территории как охраняемого пространства, подразумевающее исключение возможных конкурентов (Рябицев, 1993; Maher, Lott, 1995). Подобное определение территории некоторым исследователям, начиная с Эмлена (Emlen, 1958), кажется слишком категоричным и упрощающим явление территориальности. Они считают, что это определение сводит действия птиц лишь к защите участка (Kamath, Wesner, 2020). При этом высказываемые замечания все же представляют не полностью обоснованными. Как правило, исследователи, работающие в рамках классической концепции, сами ничего не говорят об исключительности защиты территорий и не отрицают широкого разнообразия проявлений территориального поведения вплоть до альтернативных ему вариантов, таких как социальная иерархия (Рябицев, 1993).

Не возводятся в абсолют и необходимость прямых столкновений при охране территории. В частности, у певчих птиц препятствием для конспецифичных особей к проникновению на занятый участок могут быть не только факты

активной охраны его границ, но и демонстрацию границ пением, а охраняемый и демонстрируемый участки, как правило, совпадают (Fretwell, Lucas, 1969; Рябицев, 1993). Такое понимание не противоречит концепции участка, охраняемого разными способами. Кроме того, именно случаи пения на территории можно четко регистрировать, в то время как случаи охраны границ посредством визуальных демонстраций и прямой агрессии происходят реже и менее заметны, в связи с чем могут быть упущены в ходе наблюдений. Поэтому при работе с певчими птицами в качестве оперативного определения территории (применяемого на практике) зачастую используют понятие территории как пространства, маркируемого пением (Рябицев, 1993; Maher, Lott, 1995). Подобное определение можно успешно использовать и при работе в популяциях с низкой плотностью населения, в которых птицы могут распределяться по территориям, фактически их не защищая. В таких случаях, по-видимому, в качестве концептуального определения территории приемлемо ее понимание как эксклюзивного (а не именно защищаемого) участка (*exclusive area*). Кроме того, предложенное оперативное определение подходит и для случаев, когда территория является областью место-специфичного доминирования.

В свою очередь под участком обитания (*home range, utilized area*) подразумевают пространство, которое особь (или пара) использует для любых целей на протяжении исследуемого периода (Burt, 1943). И хотя в некоторых работах этот термин до сих пор применяют как взаимозаменяемый с понятием территории, большинство исследователей считают, что эти термины отражают разные концепции (Рябицев, 1993; Leonard et al., 2008; Anich et al., 2009; Whitaker, Warkentin, 2010). Они рассматривают территорию как часть участка обитания, границы которой птицы маркируют пением и защищают от конкурентных особей, чему получены количественные подтверждения (Ferry et al., 1981; Maciejok et al., 1995; Naguib et al., 2001; Anich et al., 2009). На основании вышеизложенного, дальнейший текст основан на наиболее признанном понимании территории как охраняемого (в теории) и демонстрируемого (на практике) пространства, нетождественному понятию участка обитания.

ОЧЕРЧИВАНИЕ ТЕРРИТОРИЙ ПТИЦ КАК ПЛОСКОСТНЫХ ФИГУР НА ОСНОВЕ ВИЗУАЛЬНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

Как было отмечено выше, на протяжении всей истории изучения территориальности птиц терри-

торию преимущественно воспринимали и анализировали как определенную площадь (защищаемую, демонстрируемую), следовательно, двухмерный объект. При этом в наиболее упрощенном виде территории визуализировали как некие области, отображающие примерное положение реальных территорий в пространстве (рис. 1). Такой способ представления территорий подходит для работ, предполагающих изучение их числа на участке исследований и формирование общего представления об их размещении (Рябицев, 1993) и не требующих анализа конфигурации, размеров и специфики взаимного расположения территорий, включая их возможное перекрывание.

Гораздо более подробную информацию дают методы на основе т.н. картирования территорий (*territory mapping, spot mapping*), которые и применяют многие орнитологи (Verner, 1985; Рябицев, 1993; Bibby et al., 2000 и др.). Суть картирования территорий заключается в точном нанесении на карту локаций наблюдаемой особи. Набор таких локаций характеризует конфигурацию и размер территории. Чаще всего при этом территории очерчивают по крайним точкам (рис. 2), отображая их как максималновыпуклые (в русскоязычной литературе) или минимальноконвексные (*minimum convex polygons, MCP*, в англоязычной литературе) полигоны (Mohr, 1947).

Неоднократно предпринимались попытки стандартизации картирования территорий. В частности, большую известность получил метод Одума—Кюнцлера (Odum, Kuenzler, 1955), также предполагающий анализ территории как минимальноконвексного полигона. Суть метода заключается в определении т.н. максимум-территории посредством картирования мест положения поющего самца непрерывно на протяжении от 0.5 до 3 часов дважды в день (утром и во второй половине дня). Местоположение птицы необходимо отмечать точкой на карте участка через каждые 5 минут наблюдений или регистрировать каждое более или менее заметное перемещение особи, но так, чтобы в сумме в среднем получалось 12 точек за час. После каждого часа наблюдений крайние точки соединяют, получая выпуклый многоугольник, который характеризует максимум-территорию, и площадь которого превышает площадь повседневно используемой территории. С увеличением числа наблюдений будет достигнут предельный уровень измерений, когда каждая последующая часовая серия станет приводить к увеличению площади не более чем на 1%. Этот уровень, согласно методике, достаточен для полного определения площади территории и, как правило, достигается в течение двух—трех дней. При этом использование методики Одума—Кюнц-

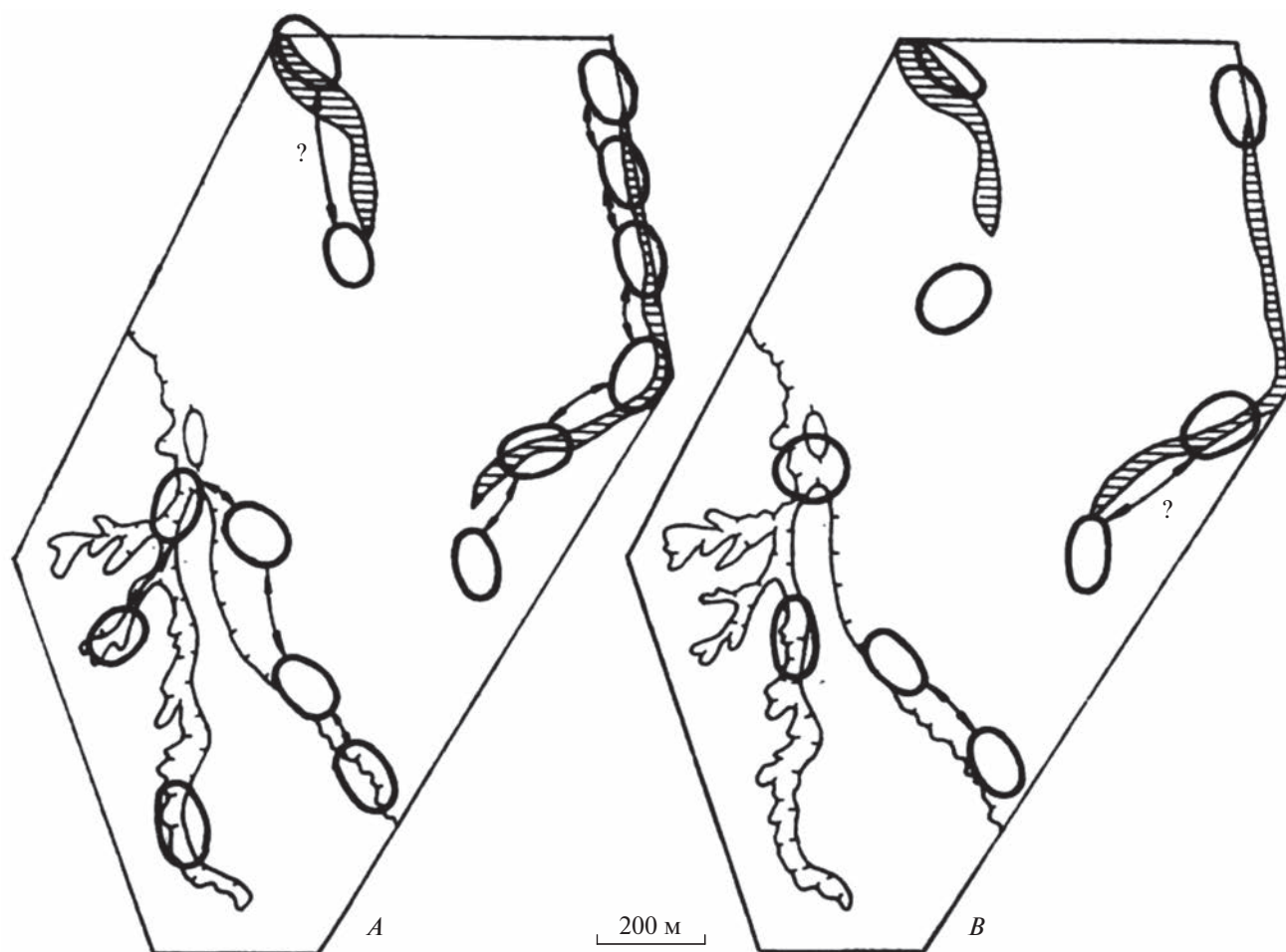


Рис. 1. Территории, представленные в качестве областей, отображающих примерное положение реальных территорий в пространстве (по: Рябицев, 1993). Территории овсянок-крошек в кустарниковой тундре при разной плотности (стрелками показаны акустические связи) на стационаре Хановэй: *A* — 1982 г., *B* — 1983 г.

лера позволяет одновременно с изучением территориальности изучать активность пения в том случае, если на карте регистрировать не только точку пения самца, но и число песен, исполненных в данной точке, а также затраченный на это отрезок времени (Зубцовский и др., 1993).

Метод Одума—Кюнцлера может быть модифицирован с целью получения еще более точных данных (Матанцева, Симонов, 2008; Матанцева, 2010). В частности, при отслеживании суточной динамики территориального поведения время фиксации точек-мест нахождения птиц следует выбирать таким образом, чтобы на определенном этапе годового цикла (например, демонстрации территории до появления самки) были получены точные (полноценные, согласно методике Одума—Кюнцлера) данные по каждому часу светлого времени суток. Чтобы в течение сезона проследить динамику песенной активности, а также изменение конфигурации, площади и положения в

пространстве каждой территории следует проводить наблюдения в течение всего периода нахождения птицы на участке исследований. Благодаря таким подробным и продолжительным регистрациям может быть получена возможность определения границ (и, соответственно, размеров и пространственного положения) территорий на разных этапах репродуктивного сезона.

Однако метод Одума—Кюнцлера является трудоемким, накопление локаций происходит сравнительно медленно, и сложно определить предельный уровень измерений в полевых условиях. Поэтому многие исследователи стали использовать варианты более активного картирования локаций наблюдаемых особей с установленной частотой на протяжении определенного отрезка времени. Частота локаций при этом довольно высока — как правило, каждые 30 или 60 сек в зависимости от объекта исследований (например, Barg et al., 2005; Cooper et al., 2014). Такие наблю-

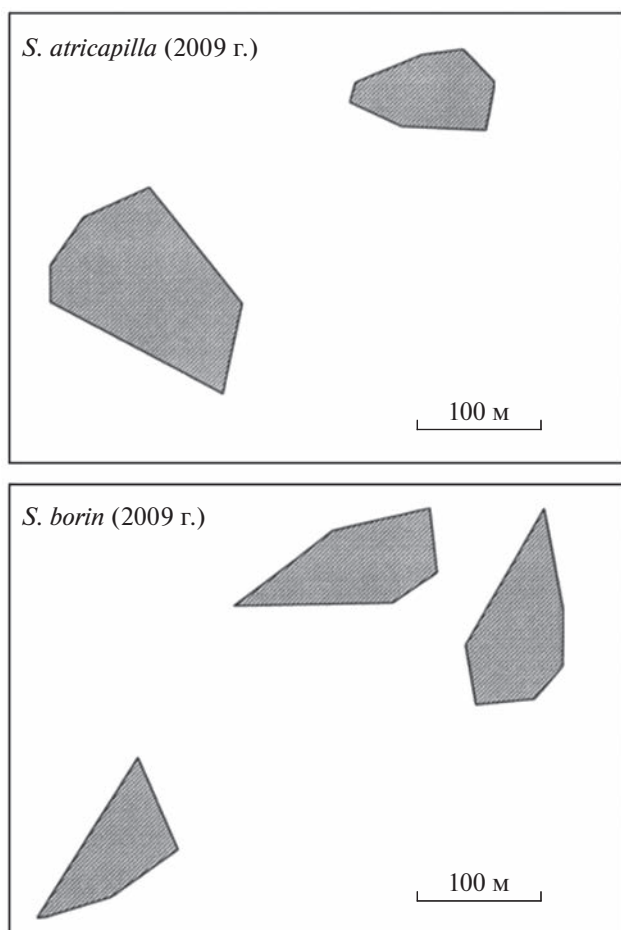


Рис. 2. Территории, представленные в качестве минимальноконвексных полигонов (по: Матанцева, Симонов, 2012). Примеры расположения соседних территорий славок относительно друг друга в пойме лесной реки — наиболее плотно заселяемом местобитании в районе стационара “Маячино”.

дения, сопряженные с картированием, обычно разделены более длительными временными интервалами. На русский язык название этого метода можно перевести как метод прерывистого взрывного картирования (от английского “burst sampling” (Dunn, Gipson, 1977; Barg et al., 2005)). Его преимущество заключается в возможности регистрации большого числа локаций за короткое время (Anich et al., 2009).

Картирование территории как полигона обычно считают достаточно эффективным для оценки ее размеров и конфигурации. Однако в последнее время накапливаются сведения об ограниченности условий, в которых этот метод может быть применен, и задач, для решения которых он может быть использован (Anich et al., 2009; Cooper et al., 2014; Matantseva, Simonov, 2023). В частности, одним из замечаний, высказываемых в отно-

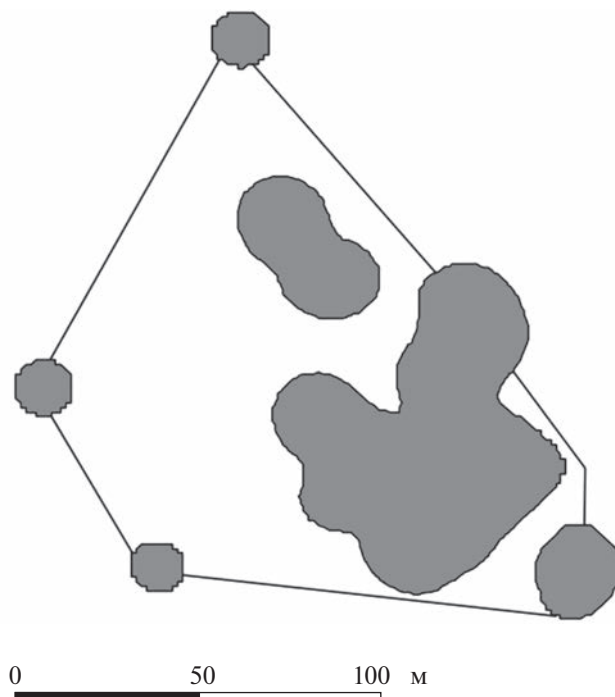


Рис. 3. Соотношение территории, очерченной как минимальноконвексный полигон и как 95% кернел-изоплет (по: Barg et al., 2005, лицензия на воспроизведение рисунка № 5594590293863 (John Wiley and Sons)). Границы территории самца голубоватой древесницы (*Setophaga cerulea*), очерченные на основании ядерной оценки плотности распределения локаций (fixed kernel density estimator) (затемненные области) и как стороны минимальноконвексного полигона (внешний контур, очерченный прямыми линиями). Области, которые охвачены минимальноконвексным полигоном и не перекрываются с границами кернел-изоплетов, приходились на участок сплошного леса, но наблюдаемую особь никогда здесь не отмечали.

шении методов на основе построения полигонов, является отсутствие возможности оценить частоту нахождения особи в разных точках пространства, а также непропорциональное увеличение обычно используемого пространства за счет регистрации единичных удаленных локаций (Cooper et al., 2014; Matantseva, Simonov, 2023). Учесть частоту использования разных зон позволяют методы на основе оценки вероятности нахождения особи в каждой точке пространства (utilization distribution) (Van Winkle, 1975). Впоследствии этот подход был реализован в получившем признание кернел (kernel) — анализе (Belant et al., 2012). Такие методы позволяют отображать территории не как полигоны, а как плоскостные кернел-изоплеты, очерчивающие определенную долю преимущественных локаций по каждой особи (как правило, 95% локаций). Именно такие методы все чаще применяют в современных исследованиях

по территориальности животных (рис. 3). В частности, для птиц некоторых видов доказано, что оценка территорий методами кернел-анализа дает гораздо более точные данные, чем ее оценка на основании метода минимальноконвексных полигонов (Barg et al., 2005).

КАРТИРОВАНИЕ ТЕРРИТОРИЙ И РАДИОТЕЛЕМЕТРИЯ

Некоторые исследователи (например, Naguib et al., 2001; Anich et al., 2009) считают использование радиотелеметрического прослеживания птиц более показательным, чем картирование территорий на основании визуальных наблюдений. Доводом в пользу такого утверждения служит тот факт, что в ходе визуальных наблюдений и ориентации на голос птицы можно упустить часть территории, если птица замолчит или быстро перелетит в область, из которой ее пение не слышно и в которой саму птицу не видно, что особенно актуально для лесных биотопов. Тем не менее радиотелеметрия не нашла широкого применения в оценке непосредственно конфигурации и размеров территорий птиц (а не их участков обитания). Прежде всего, это связано с тем, что радиотелеметрия отслеживает все перемещения меченой особи и потому получаемые с ее помощью данные, как правило, соответствуют понятию участка обитания, а не собственно территории, которую следует маркировать по опеваемым или защищаемым точкам (Wood, 1986; Bibby et al., 2000; Millsaugh, Marzluff, 2001). Кроме того, на настоящий момент погрешность оценки локации особи методом радиотелеметрии слишком высока для анализа маленьких опеваемых (или защищаемых) территорий певчих птиц. При этом построение минимальноконвексного полигона с учетом ошибки локации (Дубинин, 2006) может быть приемлемо тоже только для крупных участков обитания. Для анализа маленьких территорий мелких воробьиных увеличение точки локации до круга с радиусом, равным ошибке локации, приведет к непропорциональному увеличению очерчиваемой территории и исключит возможность адекватной оценки возможного перекрытия соседних территорий или нейтральной зоны между ними.

Даже авторы, призывающие относиться к картированию территорий с осторожностью (Anich et al., 2009), признают, что в некоторых случаях этот метод может быть наиболее приемлемым. В частности, он больше, чем радиотелеметрия, подходит для птиц с маленькими территориями; для птиц, хорошо заметных в открытых местах обитания; для птиц, которые не могут быть по-

мечены передатчиками. Кроме того, картирование территорий гораздо менее дорогостоящий метод, чем радиотелеметрия.

МЕТОДЫ ПРОВОКАЦИИ ПРИ ОЧЕРЧИВАНИИ ГРАНИЦ ТЕРРИТОРИЙ

Альтернативным приемом очерчивания территорий является использование различных провокаций, стимулирующих птиц проявлять агрессию, что дает основания для регистраций границ территории по локациям этих проявлений (Dhondt, 1966; Graves, 2001 и др.). Метод использования чучела в качестве провокатора для выявления агрессивности хорошо известен, но имеет ряд ограничений. Прежде всего, можно сделать заключение лишь о наличии или отсутствии агрессивности, и то не всегда, поскольку нет четких критериев, по которым можно судить о полном соответствии чучела его восприятию птицей как особи своего вида (Рябицев, 1993). Кроме того, в связи с относительной редкостью использования этого метода накоплено мало данных для проведения сравнительного анализа поведения птиц в разных регионах.

Метод определения границ территорий с помощью проигрывания песни (audio playback) может быть использован самостоятельно или совместно с демонстрацией чучела. Предполагается, что при сочетании этих методов в разных местах участка исследований возможно установить точные границы территорий индивидуально меченых птиц за сравнительно короткое время. Преимущества этих методов — сравнительно быстрый сбор данных, позволяющий за один сезон несколько раз описать расположение территорий на одной и той же площади и оценить их возможные смещения, а также возможность получить материалы по агонистическому поведению птиц в разных частях их территорий и выявить непоющих особей (Dhondt, 1966; Graves, 2001). Однако иногда птицы в ответ на трансляцию видовой песни покидают пределы их обычных территорий, что искажает получаемые данные (Wright, 2002) и является причиной того, что другие исследователи с осторожностью относятся к применению этого метода (Anich et al., 2009).

РЕГИСТРАЦИЯ ТРЕХМЕРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

До сих пор в большинстве орнитологических исследований территориальные перемещения птиц рассматривают преимущественно в двумерной среде, без учета распределения особей по верти-

кали. Конечно, некоторые исследователи уже достаточно давно указывали на тот факт, что территории лесных птиц представляют собой скорее не двумерные, а трехмерные структуры (Williamson, 1971; Askins, 1987), однако единых подходов к описанию и тем более количественной характеристике этих структур до недавнего времени не было.

Среди российских исследований, посвященных территориальности птиц, территории оценивали как трехмерные пространства в работах Зубцовского и Матанцева (Зубцовский, Матанцев, 1992; Зубцовский и др., 2006). В ходе этих исследований при регистрации территорий в качестве демонстрируемых и защищаемых участков также фиксировали высоту, на которой находилась птица в каждой отмечаемой точке. В этих исследованиях и в продолжающих их работах сотрудников Карельского научного центра РАН (Матанцева, Симонов, 2008; Матанцева и др., 2017) было показано, что представление о территориях как о трехмерных пространствах может привести к получению новых данных о структуре поселений птиц. В частности, было обнаружено, что в условиях плотных поселений птицы одного вида при значимом перекрытии их территорий как проекций на поверхность земли могут распределяться по разным уровням высоты, таким образом разделяя ограниченное пространство.

Подобные заключения о пространственном (реже пространственно-временном) разделении объема местообитаний, занимаемого разными особями, более широко представлены в концепции экологических ниш (MacArthur, 1968; Schoener, 1974; Cheesson, 1991 и др.). В орнитологии аналогичные идеи отражены в работах по вертикальной стратификации биотопов и распределению птиц по разным ярусам растительности (Walther, 2002; Acharya, Vijayan, 2017; Cooper et al., 2021; Pires et al., 2022 и др.). Однако понятия экологических ниш и вертикальной стратификации обычно применяют по отношению к видам или, как минимум, группам организмов, а не к отдельным особям, как в случае изучения индивидуальных территорий, которые в подавляющем большинстве работ рассматриваются исключительно как проекции на поверхность земли. Очевидно, что для птиц, активно использующих объем местообитаний на разной высоте, подобный подход не может дать достаточных сведений и нуждается в модификации, в т.ч. с привлечением соответствующих методов сбора и анализа данных.

В последние десятилетия начали появляться публикации на тему собственно трехмерной (3D) территориальности (3D territoriality) и 3D-использования пространства (3D space use), а не

только вертикальной стратификации биотопов. Такие исследования были проведены на животных, активно использующих объем местообитаний, прежде всего, на водных организмах (Ehrenberg, Steig, 2003; Zhu, Weng, 2007; Lee et al., 2017; Vivancos et al., 2017; Aspillaga et al., 2019; Matley et al., 2021 и др.). Отдельные работы были посвящены обитателям почвы (Bastardie et al., 2003), прыгающим и летающим насекомым (Ahmed et al., 2021; Chen et al., 2021), древесным млекопитающим (Chandler et al., 2020). В перечисленных публикациях были описаны различные подходы к анализу использования 3D-пространства животными разных экологических групп, в т.ч. видоспецифичные методы.

В орнитологии аналогичный подход начали применять при изучении с помощью радиотелеметрии участков обитания крупных птиц, меченых радиопередатчиками (Tracey et al., 2014; Ferrarini et al., 2018). В свою очередь, в отношении изучения маленьких 3D-территорий певчих воробыных, Купер, Шерри и Марра (Cooper et al., 2014) предложили свой метод, позволяющий регистрировать, визуализировать и анализировать 3D-данные. Метод Купера—Шерри—Марра заключается в регулярной регистрации определенного числа локаций индивидуально маркированных птиц с указанием занимаемой ими высоты. Эти регистрации проводят на протяжении определенного временного интервала в определенное время суток. Анализ полученных материалов осуществляют в виртуальной 3D-среде с использованием алгоритмов, адаптированных для работы с 3D-данными (Cooper et al., 2014).

В ходе сбора материалов исследователи (Cooper et al., 2014) посещали каждый участок наблюдений не реже чем один раз в двое суток в первой половине дня. Регистрация локаций осуществлялась каждые 30 сек в течение 10- или 15-минутного интервала (burst sampling). Частота регистрации локаций зависит от объекта исследований — интервал между регистрациями должен предоставлять птице достаточно времени, в течение которого она могла бы попасть в любую точку своей территории (или участка обитания в зависимости от цели исследований). Авторы работы проводили регистрацию локаций силами двух наблюдателей с использованием заранее пронумерованных флажков — один из наблюдателей отмечал место нахождения птицы с выбранной частотой регистрации локаций, а другой — размещал флажки в указанных точках таким образом, чтобы не беспокоить наблюдаемую птицу. Высоту определяли визуально (± 1 м) на основании консенсуса мнений двух наблюдателей, ориентируясь на метки, заранее размещенные на участках исследований.

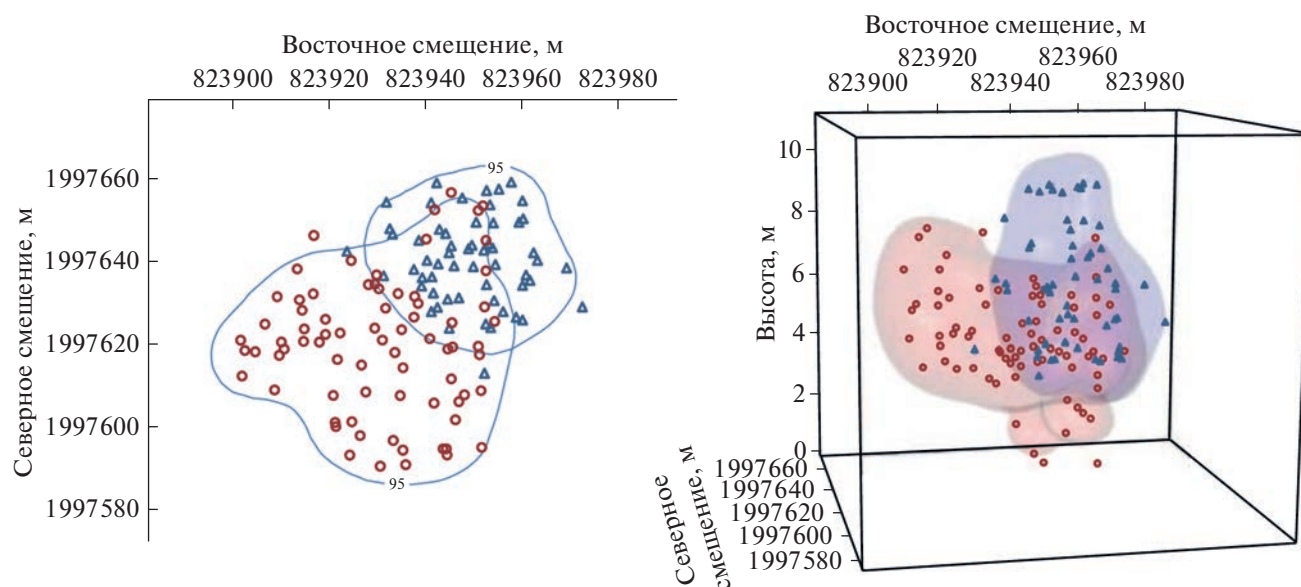


Рис. 4. Соотношение территорий, очерченных как плоскостные и объемные 95% кернел-изоплеты (по: Cooper et al., 2014, лицензия на воспроизведение рисунка № 5597521017408 (Oxford University Press)). Перекрывание 95% кернел-территорий (95% utilization distributions) двух соседних самцов горихвостковой древесницы (*Setophaga ruticilla*) (точки — 79 локаций, треугольники — 70 локаций), зимующих на Ямайке, в двух (слева) и в трех (справа) измерениях.

В конце каждого дня определяли координаты флажков с помощью GPS (<1 м) и соотносили данные о каждой регистрации высоты нахождения птицы с координатами пронумерованных флажков. Число локаций, полученных для каждой особи в течение дня, не превышало 20–30 в зависимости от выбранного интервала регистраций (Cooper et al., 2014).

Особая заслуга этих исследователей (Cooper et al., 2014) заключается в выборе и разработке необходимого статистического аппарата. Для создания и визуализации 3D-облаков точек в виде объемных 95% кернел-изоплетов (рис. 4) авторы использовали пакет “ks” (Duong, 2007) в среде R (R Core Team, 2014). Для вычисления объемов 3D-территорий и их перекрываний были разработаны специальные алгоритмы обработки данных (Cooper et al., 2014). С целью оценки степени перекрывания территорий и частоты посещения перекрывающихся зон особями-владельцами соседних территорий были адаптированы для работы с 3D-данными (Cooper et al., 2014) индексы перекрывания VI (Volume of Intersection Index — индекс перекрывания областей) и UDOI (Utilisation Distribution Overlap Index — индекс совместного использования пространства) (Seidel, 1992; Fieberg, Kochanny, 2005).

Не менее значимо, что авторы (Cooper et al., 2014) рассчитали эффективный размер выборки — минимальный набор локаций, необходимый для

анализа 3D-территории. Известно, что для оценки участка методами кернел-анализа рекомендовано получать не менее 30 локаций для формирования изоплета (Seaman et al., 1999). На основании этого критерия современные рекомендации для характеристики двумерной (2D) территории предписывают получить 40–70 локаций, а для 3D-территории изначально был утвержден порог в 80–110 локаций (Cooper et al., 2014). В более поздних работах минимальное число локаций для характеристики 3D-территории воробьиных было принято равным 90 (Powell et al., 2021).

Метод Купера–Шерри–Марра (Cooper et al., 2014) на настоящий момент является уникальным для решения подобных задач, и проведенные с его помощью исследования единичны. В частности, первые работы с применением этого метода были проведены при изучении территориальности зимующих птиц и резидентов в условиях тропиков (Cooper et al., 2014; Powell et al., 2021). В пределах Палеарктического региона первое (и на данный момент единственное) исследование 3D-территориальности воробьиных было проведено на Северо-Западе России (Матанцева, Симонов, 2023; Matantseva, Simonov, 2023). Анализ 3D-территорий (несмотря на то, что он требует больше временных и энергетических затрат, чем традиционный анализ 2D-территорий) имеет ряд неоспоримых преимуществ. Действительно, птицы существуют в трехмерной среде, и поэтому ис-

следование всего объема анализируемого пространства дает о нем более полное представление, чем изучение его плоскостной проекции. Кроме того, подробный анализ использования особями объемных территориальных пространств может выявить особенности поведения и экологии птиц, ускользающие при исследовании исключительно проекций территорий на поверхность земли. В частности, в перечисленных работах статистически показано, что исследование территорий как трехмерных структур позволяет выявить пространственное разобщение особей (и соответственно, зон их активности, ресурсов), которое не может быть отмечено в полной мере при исследовании территорий как проекций на плоскость.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, теоретические основы и базовые представления о территориальном пространстве птиц были достаточно хорошо освещены в публикациях еще в конце XX века. Однако из-за нечеткого разграничения используемых понятий в исследованиях на эту тему до сих пор сохраняются разночтения, затрудняющие анализ представленных данных и их объединение под эгидой единой концепции территориальности. Еще больше усугубляет эту ситуацию недостаток стандартизации используемых методик.

В целом, на данный момент, несмотря на продолжающуюся критику классической трактовки термина “территория”, наиболее распространенным остается понимание территории как охраняемого (в теории) и демонстрируемого (на практике) пространства. Традиционно этим пространством является некая площадь — проекция реальной территории на поверхность земли. Однако в последнее время начали появляться публикации на тему исследования территорий как трехмерных структур.

В отношении регистрации территорий в полевых условиях, несмотря на активное внедрение методов радиотелеметрии, ведущие позиции сохраняют визуальные наблюдения за индивидуально маркированными особями. Метод картирования территорий пока ничем не удалось заменить. Более того, в модифицированном виде он был адаптирован и для регистрации 3D-территорий. Существуют разные подходы к стандартизации визуальных наблюдений, но основные предъявляемые к ним требования — проводить их регулярно, с фиксированным временем отслеживания наблюдаемой особи и определенной частотой регистрации локаций. Также рассчитаны пороги минимальной выборки, характеризующей необходимое число регистраций для ана-

лиза 2D- и 3D-территорий. Другие методы выявления границ территорий, в т.ч. провокации птиц на проявление агрессивности, являются дополнительными средствами изучения охраняемого пространства и не вошли в повсеместную орнитологическую практику.

Что касается методов количественной обработки данных по оценке размеров и конфигурации территорий, то в последние десятилетия наблюдается уход от анализа территорий исключительно как полигонов и переход к их анализу как кернел-изоплетов. Такой подход позволяет не только формировать представление о контурах территории, но и оценивать частоту использования разных точек пространства в ее пределах. Значимым достижением последнего времени является адаптация методов кернел-анализа для работы с трехмерными структурами.

Можно сказать, что назрела необходимость изучения территориальности птиц в 3D-среде. Подобные исследования кажутся весьма перспективными, поскольку могут позволить получить принципиально новые данные о таких явлениях, как выбор биотопов и использование пространства, формирование пространственно-этологической структуры поселений, разобщение территорий в условиях высокой плотности населения и ограниченных ресурсов, внутри- и межвидовая конкуренция.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит сотрудников лаборатории зоологии Института биологии КарНЦ РАН С.А. Симонова, А.Ю. Кретову и А.О. Толстогузова за помощь в поиске литературы по теме публикации и выражает признательность анонимным рецензентам и редакторам за внимательное прочтение рукописи, ценные советы и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Обзор подготовлен в ходе реализации проекта, поддержанного грантом Российского научного фонда № 23-24-00092, <https://rscf.ru/project/23-24-00092/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дубинин М., 2006. Построение минимального конвексного полигона с учетом ошибки локации. Описание метода. Применение в орнитологии. Расширение для Arcview. GisLab. Географические информационные системы и дистанционное зондирование [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://gislab.info/qa/mcsp-locerror.html>. Дата обращения: 19.04.2023.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., 1992. Итоги орнитологических исследований кафедры зоологии за по-

- следнее десятилетие // Вестник Удмуртского ун-та. Т. 3. С. 101–106.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., Матанцева М.В., 2006. Этологическая лабильность птиц рода *Sylvia* как механизм обеспечения стабильности локальных популяций // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: труды XII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 587–600.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., Тюлькин Ю.А., 1993. Методы полевых исследований по экологии птиц. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та. 34 с.
- Матанцева М.В., 2010. Эколого-этологические механизмы поддержания стабильности поселений славков *Sylvia* и пеночек *Phylloscopus*. Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 282 с.
- Матанцева М.В., Симонов С.А., 2008. Эколого-этологическая характеристика поселений славков (*Sylvia*) в мозаичных местообитаниях Куршской косы Балтийского моря // Экология. № 5. С. 373–378.
- Матанцева М.В., Симонов С.А., 2012. Особенности территориального поведения славков (*Sylvia*) на северной периферии ареала (южная Карелия) // Экология. № 3. С. 204–209.
- Матанцева М.В., Симонов С.А., 2023. Анализ трехмерных территориальных пространств и областей их перекрытия в поселениях пеночки-веснички // Тезисы докладов II Всероссийского орнитологического конгресса (30 января–04 февраля 2023 г., г. Санкт-Петербург). С. 157–158.
- Матанцева М.В., Симонов С.А., Лапшин Н.В., 2017. Изменчивость территориального поведения птиц рода *Sylvia* в зависимости от структуры биотопов и плотности населения // Принципы экологии. Т. 6. № 3. С. 101–117.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 424 с.
- Рябицев В.К., 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, Уральское отделение. 296 с.
- Acharya B., Vijayan L., 2017. Vertical stratification of birds in different vegetation types along an elevation gradient in the Eastern Himalaya, India // Ornithological Science. V. 16. P. 131–140.
- Ahmed D.A., Benhamou S., Bonsall M.B., Petrovskii S.V., 2021. Three-dimensional random walk models of individual animal movement and their application to trap counts modelling // Journal of Theoretical Biology. V. 524, 110728.
- Anich N.M., Benson T.J., Bednarz J.C., 2009. Estimating territory and home-range sizes: do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? // The Auk. V. 126. № 3. P. 626–634.
- Askins R.A., 1987. Bird territories: A key to understanding bird behavior // American Birds. V. 41. P. 35–40.
- Aspillaga E., Safi K., Hereu B., Bartumeus F., 2019. Modeling the three dimensional space use of aquatic animals combining topography and Eulerian telemetry data // Methods in Ecology and Evolution. V. 10. P. 1551–1557.
- Barg J.J., Jones J., Robertson R.J., 2005. Describing breeding territories of migratory passerines: Suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas // Journal of Animal Ecology. V. 74. P. 139–149.
- Bastardie F., Capowiez Y., Cluzeau D., 2003. Burrowing behaviour of radio-labelled earthworm revealed by analysis of 3D-trajectories in artificial soil cores // Pedobiologia. V. 47. P. 554–559.
- Belant J.L., Millsaugh J.J., Martin J.A., Gitzen R.A., 2012. Multi-dimensional space use: The final frontier // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 10. P. 11–12.
- Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A., Mustoe S.H., 2000. Bird Census Techniques, 2nd ed. Academic Press, London.
- Burt W.H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // Journal of Mammalogy. V. 24. P. 346–352.
- Cantrell R.S., Cosner C., Deangelis D.L., Padrón V., 2007. The ideal free distribution as an evolutionarily stable strategy // Journal of biological dynamics. V. 1. P. 249–271.
- Chandler C.J., Van Helden B.E., Close P.G., Speldewinde P.C., 2020. 2D or not 2D? Three-dimensional home range analysis better represents space use by an arboreal mammal // Acta Oecologica. V. 105, 103576.
- Chen Ch.-H., Chiang A.-Sh., Tsai H.-Y., 2021. Three-Dimensional Tracking of Multiple Small Insects by a Single Camera // Journal of Insect Science. V. 21. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab079>
- Cheesson P., 1991. A need for niches? // Trends in Ecology & Evolution. V. 6. № 1. P. 26–28.
- Cooper N.W., Sherry T.W., Marra P.P., 2014. Modeling three-dimensional space use and overlap in birds // The Auk. V. 131. № 4. P. 681–693.
- Cooper N.W., Thomas M.A., Marra P.P., 2021. Vertical sexual habitat segregation in a wintering migratory songbird // Ornithology. V. 138. P. 1–11.
- Dhondt A.A., 1966. A method to establish the boundaries of bird territories // Gerfault. V. 56. P. 404–408.
- Dunn J.E., Gipson P.S., 1977. Analysis of radio telemetry data in studies of home range // Biometrics. V. 33. P. 85–101.
- Duong T., 2007. ks: kernel density estimation and kernel discriminant analysis for multivariate data in R // Journal of Statistical Software. V. 21. P. 1–16.
- Ehrenberg J.E., Steig T.W., 2003. Improved techniques for studying the temporal and spatial behavior of fish in a fixed location // International Journal of Marine Science. V. 60. P. 700–706.
- Emlen J.T., 1958. Defended area? A critique of the territory concept and of conventional thinking // Ibis. V. 99. P. 352.
- Ferrarini A., Giglio G., Pellegrino S.C., Frassanito A.G., Gustin M., 2018. A new methodology for computing birds' 3D home ranges // Avian Research. V. 9. P. 19.
- Ferry C., Frochot B., Leruth Y., 1981. Territory and home range of the Blackcap (*Sylvia atricapilla*) and some other passerines, assessed and compared by mapping and capture–recapture // Estimating Numbers of Terrestrial Birds. Ralph C.J., Scott J. M. (Eds.). Studies in Avian Biology. № 6. P. 119–1210.
- Fieberg J., Kochanny C.O., 2005. Quantifying home-range overlap: The importance of the utilization distribution // Journal of Wildlife Management. V. 69. P. 1346–1359.

- Fretwell S.D., Lucas Jr.H.L., 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat selection in birds. Theoretical development // *Acta Biotheoretica*. V. 19. P. 16–36.
- Graves G.R., 2001. Factors governing the distribution of Swainson's Warbler along a hydrological gradient in Great Dismal Swamp // *The Auk*. V. 118. P. 650–664.
- Howard H.E., 1920. Territory in bird life. London: John Murray. 308 p.
- Kamath A., 2020. Territoriality // *Oxford Bibliographies in Ecology*.
<https://doi.org/10.1093/obo/9780199830060-0230>
- Kamath A., Wesner A.B., 2020. Animal territoriality, property and access: a collaborative exchange between animal behaviour and the social sciences // *Animal Behaviour*. V. 164. P. 233–239.
- Kaufmann J.H., 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality // *Biological Reviews*. V. 58. P. 1–20.
- Lee K.A., Huveneers C., Duong T., Harcourt R.G., 2017. The ocean has depth: two- versus three-dimensional space use estimators in a demersal reef fish // *Marine Ecology Progress Series*. V. 572. P. 223–241.
- Leonard T.D., Taylor P.D., Warkentin I.G., 2008. Landscape structure and spatial scale affect space use by songbirds in naturally patchy and harvested boreal forests // *The Condor*. V. 110. P. 467–481.
- MacArthur R.H., 1968. The theory of niche // *Population Biology and Evolution*. Lewontin R.C. (ed.). New York: Syracuse Univ. Press. P. 159–176.
- Maciejok J., Saur B., Bergmann H.-H., 1995. Was tun Buchfinken (*Fringilla coelebs*) zur Brutzeit außerhalb ihrer Reviere? // *Journal für Ornithologie*. V. 136. P. 37–45.
- Maher C.R., Lott D.F., 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems // *Animal Behaviour*. V. 49. № 6. P. 1581–1597.
- Matantseva M.V., Simonov S.A., 2023. Two- and three-dimensional territories and territory overlap of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in Arctic forests // *Polar Biology*. V. 46. № 7.
<https://doi.org/10.1007/s00300-023-03172-2>
- Matley J.K., Johansen L.K., Klinard N.V., Eanes S.T., Jobsis P.D., 2021. Habitat selection and 3D space use partitioning of resident juvenile hawksbill sea turtles in a small Caribbean Bay // *Marine Biology*. V. 168. Article number: 120.
- Millspaugh J.J., Marzluff J.M., 2001. Radio tracking and animal populations. Academic Press, San Diego, California. 474 p.
- Mohr C.O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals // *American Midland Naturalist*. V. 37. P. 223–249.
- Naguib M., Altenkamp R., Griessmann B., 2001. Nightingales in space: Song and extra-territorial forays of radio tagged song birds // *Journal für Ornithologie*. V. 142. P. 306–312.
- Nice M., 1941. The role of territory in bird life // *The American Midland Naturalist Journal*. № 26. P. 441–487.
- Noble G.K., 1939. Dominance in the life of birds // *The Auk*. V. 56. P. 263–273.
- Odum E.P., Kuenzler E.J., 1955. Measurement of territory and home range size in birds // *The Auk*. V. 72. P. 128–137.
- Pires L.P., Paniago L.P.M., Santos Y.R., de Melo C., 2022. Seasonality drives variation in the use of forest strata by adult males of a dimorphic frugivorous bird species // *Austral Ecology*. V. 47. P. 392–399.
- Powell L.L., Ames E.M., Wright J.R., Matthiopoulos J., Marra P.P., 2021. Interspecific competition between resident and wintering birds: experimental evidence and consequences of coexistence // *Ecology*. V. 102. № 2. e03208.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. [Electronic resource]. Access mode: <http://www.R-project.org>. Accessed on 14.01.2014.
- Ribot J.C., Peluso N.L., 2003. A theory of access // *Rural Sociology*. V. 68. P. 153–181.
- Seaman D.E., Millspaugh J.J., Kernohan B.J., Brundige G.C., Raedeke K.J., Gitzen R.A., 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates // *Journal of Wildlife Management*. V. 63. P. 739–747.
- Schoener T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities // *Science*. V. 185. P. 27–39.
- Seidel K.S., 1992. Statistical properties and applications of a new measure of joint space use for wildlife. M.S. thesis, University of Washington, Seattle, WA, USA.
- Strassmann J.E., Queller D.C., 2014. Privatization and property in biology // *Animal Behaviour*. V. 92. P. 305–311.
- Tracey J.A., Sheppard J., Zhu J., Wei F., Swaisgood R.S., Fisher R.N., 2014. Movement-based estimation and visualization of space use in 3D for wildlife ecology and conservation // *PLoS One*. V. 9. e101205.
- Van Winkle W., 1975. Comparison of several probabilistic home-range models // *Journal of Wildlife Management*. V. 39. P. 118–123.
- Verner J., 1985. Assessment of counting techniques // *Current Ornithology*. V. 2. P. 247–302.
- Vivancos A., Closs G., Tentelier C., 2017. Are 2D space-use analyses adapted to animals living in 3D environments? A case study on a fish shoal // *Behavioral Ecology*. V. 28. № 2. P. 485–493.
- Walther B.A., 2002. Vertical stratification and use of vegetation and light habitats by Neotropical forest birds // *Journal of Ornithology*. V. 143. P. 64–81.
- Williamson K., 1971. The breeding birds of a century-old grove of coast and sierra redwoods in Wales // *Quarterly Journal of Forestry*. V. 65. P. 109–121.
- Whitaker D.M., Warkentin I.G., 2010. Spatial ecology of migratory passerines on temperate and boreal forest breeding grounds // *The Auk*. V. 127. P. 471–484.
- Wood A.G., 1986. Diurnal and nocturnal territoriality in the Grey Plover at Teesmouth, as revealed by radio telemetry // *Journal of Field Ornithology*. V. 57. P. 213–221.
- Wright E.A., 2002. Breeding population density and habitat use of Swainson's Warblers in a Georgia floodplain forest. M.S. thesis. University of Georgia, Athens. 89 p.
- Zhu L., Weng W., 2007. Catadioptric stereo-vision system for the real-time monitoring of 3D behavior in aquatic animals // *Physiology & Behavior*. V. 91. P. 106–119.

METHODS FOR STUDYING SONGBIRD TERRITORIES

M. V. Matantseva*

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia

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

A brief historical review is presented of the development of approaches to the study of the territorial space of songbirds (Oscines), using both older and modern research methods. The study of bird territoriality lasts more than a century, but there are still not only little-known aspects that remain in this direction, but also no consensus on terminology and methods. The description of the territorial space plays leading roles in such works. In turn, the classic objects of such research are songbirds demonstrating their territories by singing and defending them from invasion by other individuals. There have been many definitions of the term “territory” proposed, which reflect different concepts of territoriality. The most common definition of a territory thereby is a defended (conceptually) and demonstrated (operationally) space. As a rule, this space is a certain area, a projection of the real territory to the surface on the ground. In recent decades, however, publications have appeared on the topic of exploring territories as three-dimensional (3D) structures. The most effective method of field registration of territories remains the territory mapping method based on visual observations of tagged individuals, which has also been adapted for 3D-territories. Alternative approaches to the registration of territories, including radio telemetry, have significant limitations. In terms of quantitative data-processing methods, there has been a shift over the past decades from an analysis of territories as polygons to their analysis as kernel isopleths. This approach allows for not only the territory contours to be understood, but also the frequency of the use of different points within its limits to be assessed. A significant achievement in the recent years is the adaptation of the kernel methods to three-dimensional structures. It can be said that there is a need to study the territoriality of birds in a 3D-environment. Such research seems very promising because it can provide fundamentally new information on such things as habitat selection and space use, the formation of the spatial and ethological structure of settlements, the separation of territories under high population densities and limited resources, and both intra- and interspecific competition.

Keywords: passerine birds, space use, territoriality, methodology, terminology

УДК 591.545.598.8

ЭКОЛОГИЯ И ГОДОВЫЕ ЦИКЛЫ ОВСЯНКОВЫХ (EMBERIZIDAE, AVES) СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ СИБИРИ КАК ОТРАЖЕНИЕ АДАПТАЦИЙ К УСЛОВИЯМ СУБАРКТИКИ И АРКТИКИ

© 2023 г. В. Н. Рыжановский*, **

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru

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

Поступила в редакцию 03.07.2023 г.

После доработки 24.07.2023 г.

Принята к публикации 01.08.2023 г.

Сопоставлены особенности годовых циклов и экологии овсянковых птиц Нижнего Приобья и п-ова Ямал. Годовые циклы овсянковых имеют много общего. Различия годового цикла проявляются, преимущественно, в послегнездовой период. Это различия в возрасте начала постювенальной линьки, в ее полноте, типе контроля линьки (фотопериодический или эндогенный), длительности линек, в степени совмещения послебрачной линьки с гнездованием, в степени совмещения миграционного состояния и линьки.

Ключевые слова: Приобская лесотундра, Ямал, овсянковые, ареал, экология, размножение, линька, миграции

DOI: 10.31857/S0044513423100082, **EDN:** PUYNVH

Из обширного семейства Emberizidae в Северной Евразии гнездятся 25–27 видов. Большая часть, 22 вида, являются обитателями таежно-степной зоны. В более северном регионе, лесотундре и тундрах Субарктики, гнездятся 7 видов: камышовая овсянка (*Schoeniclus schoeniclus*), полярная овсянка (*Sch. pallasi*), овсянка-ремез (*Ocyris rusticus*), овсянка-крошка (*O. pusillus*), дубровник (*O. aureola*), подорожник (*Calcarius lapponicus*), пуночка (*Plectrophenax nivalis*). Из этих видов дубровник и овсянка-ремез только начинают проникать из умеренных широт в Субарктику, камышовая овсянка, полярная овсянка и овсянка-крошка, лапландский подорожник освоили Субарктику, подорожник проникает также в Арктику, а пуночка повсеместна на севере Субарктики, на юге Арктики и освоила полярные пустыни арктических островов. В силу такого распространения это очень интересная, для сравнительного изучения адаптаций к высоким широтам группа воробьеобразных птиц. На территории Северо-Западной Сибири гнездовая и послегнездовая экология северных овсянок достаточно изучена и описана в обобщающих очерках региональных сводок (не приводятся) и в отдельных статьях, включая работы автора и коллег (Алексеева и др., 1992; Рыжановский, 1986, 1997, 2008; Рябицев, 1993; Рябицев, Рыжановский, 2022). Однако сравни-

тельный анализ экологии и годовых циклов всей этой группы не проводился. Такое исследование представляет несомненный интерес, т.к. виды овсянок высоких широт различаются сроками сезонных явлений, гнездовой экологией, летними и зимними ареалами и путями пролета. Задачей настоящей статьи является объединение собранных автором и коллегами по лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН материалов по экологии овсянок Приобской лесотундры и полуострова Ямал для изучения адаптаций этой группы к условиям высоких широт при текущем глобальном изменении климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Статья основана на результатах полевых наблюдений на Полярном Урале, в Нижнем Приобье и на п-ове Ямал; на материалах, полученных при прижизненной обработке птиц, пойманных паутинными сетями и ловушками, на результатах экспериментальных исследований, проведенных в окрестностях г. Лабытнанги на стационаре Октябрьский (66°40' с.ш., 66°40' в.д.). Полевыми наблюдениями охвачена территория от долины р. Собь (66°50' с.ш., 66°30' в.д.) в среднем ее течении, окрестностей г. Лабытнанги (66°35' с.ш., 66°40' в.д.) в Приобье до широты фактории Там-

бей ($71^{\circ}28'$ с.ш.) на Северном Ямале в период с 1971 по 1990 гг. (рис. 1). Отловы птиц проводили в среднем течении р. Собь в 1976–1978 гг., в долине Нижней Оби (стационар Октябрьский) в 1978–1990 гг. и 2002–2015 гг. Птиц отлавливали лучками на гнездах, паутинными сетями в кустах и по берегам водоемов, а в 1979–1988 гг. на берегу протока Выл-Посл стояла ловушка “рыбачинского” типа, обращенная входом на юг весной и на север во второй половине лета. Прижизненная обработка отловленных птиц предусматривала регистрацию веса, упитанности, пола, возраста, длины крыла, описание состояния оперения. На других стационарах проводили наблюдения, картирование пар, отыскивали гнезда.

Экспериментальные исследования проводили на птицах, которые были взяты птенцами из гнезд в возрасте 10–12 сут и выкормлены искусственно. Эти особи содержались при разных фотопериодических условиях до осени. В экспериментах участвовали слетки камышевой овсянки ($n = 12$), овсянки-крошки ($n = 24$), подорожника ($n = 10$), пуночки ($n = 8$). Первые три вида мы брали из гнезд в лесотундре, слетков пуночки взяли в Среднем Ямале, в пос. Бованенковский. Мы стремились сформировать группы особей короткого, естественного и длинного дня для фотопериода широты Полярного круга. Птиц короткого дня выкармливали и содержали при фотопериоде 16С: 8Т. С середины июля светлую фазу сокращали на 30 мин каждые 5 дней. В конце августа птицы этой группы жили при 12–13-часовом дне. Птицы второй группы жили в вольере при естественном освещении: сначала при круглосуточном световом дне, затем (с середины июля) при дне, сокращающемся на 7–8 мин в сутки. Птиц третьей группы содержали в павильоне, где лампы выключали ночью на 2 ч: до середины июля птицы жили при круглосуточном освещении, позднее — при фотопериоде 22С: 2Т. Но для пуночек естественный фотопериод Среднего Ямала был 24С: 0Т до середины августа, сокращали этот период позднее. Регистрировали возраст начала линьки, последовательность вступления в линьку птерилий и их отделов, длительность линьки, полноту линьки (число сменившихся перьев).

Описание состояния оперения проводили по методике Носкова и Рымкевич (1977), Рымкевич с соавторами (1990). Анализ весьма растянутого процесса замены оперения требует его деления на ряд этапов — стадий. У воробьиных птиц при полной линьке обычно выделяют 11 стадий, где стадией считают период от выпадения одного махового пера до выпадения следующего махового. Первые 9 стадий соответствуют замене первостепенных маховых, на 10 и 11-й стадиях заменяются второстепенные маховые и завершается рост контурного оперения. При частичной линьке стадии, не более 7, выделяли по участию в ней различных

птерилий (Гагинская, 1973). Среднепопуляционные даты начала, окончания и длительности линек определяли по средним для каждой стадии линьки датам, используя формат линейного тренда Microsoft Excel 2002.

При обработке количественных материалов использованы общепринятые статистические методы программ Statistica 6.0 (StatSoft Ink. 1984–2000). Источником сведений о летних среднесуточных температурах были данные по метеостанциям Салехард ($66^{\circ}31'$ с.ш., $66^{\circ}36'$ в.д.), Мыс Каменный ($68^{\circ}51'$ с.ш., $73^{\circ}56'$ в.д.), о-в Белый ($73^{\circ}24'$ с.ш., $72^{\circ}30'$ в.д.)

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение и особенности миграций. В настоящее время область нерегулярного гнездования овсянки-ремеза и дубровника в Нижнем Приобье и на восточном склоне Полярного Урала заканчивается на широте Полярного круга или несколько севернее, в пределах лесотундры (Рябицев, Рыжановский, 2022). Эти таежные виды периодически встречаются в пойменных лесах долины Оби, в окрестностях г. Лабытнанги находятся гнезда или отлавливают молодых птиц (рис. 1). Северная граница ареала полярных овсянок проходит по тундрам Среднего Ямала (69° с.ш.), южная совпадает с северными границами первых двух видов. Камышовая овсянка и овсянка-крошка освоили п-ов Ямал до северного предела субарктических тундр, до 70° с.ш. В Западной Сибири ареалы подорожника и пуночки имеют общую конфигурацию. По горным тундрам Урала южные границы проходят в районе 64° – 65° с.ш., по равнинам лесотундры по 66° – 68° с.ш. Северные границы ареалов лапландского подорожника находятся на южных арктических островах, пуночки гнездятся на всех островах и предпринимали попытки гнездования на дрейфующих полярных станциях близ Северного полюса (Успенский, 1969).

Осенью овсянки летят на юг (пуночки, подорожники, камышовые овсянки) и на юго-восток (овсянки-ремезы, дубровники, полярные овсянки и овсянки-крошки). Начинают отлет дубровники, заканчивают пуночки.

Биотопическое распределение. Виды предъявляют достаточно разные требования к окружающей среде. Овсянка-ремез в Средней Сибири обитает на полянах в глухой тайге, дубровник — на влажных закустаренных лугах и болотах (Рогачева, 1988). Такие ландшафты есть в долине Нижней Оби и севернее Полярного круга, но в настоящее время эти овсянки там гнездятся эпизодически.

Излюбленные места обитания камышовой овсянки в лесотундре — высокие, предпочтительно

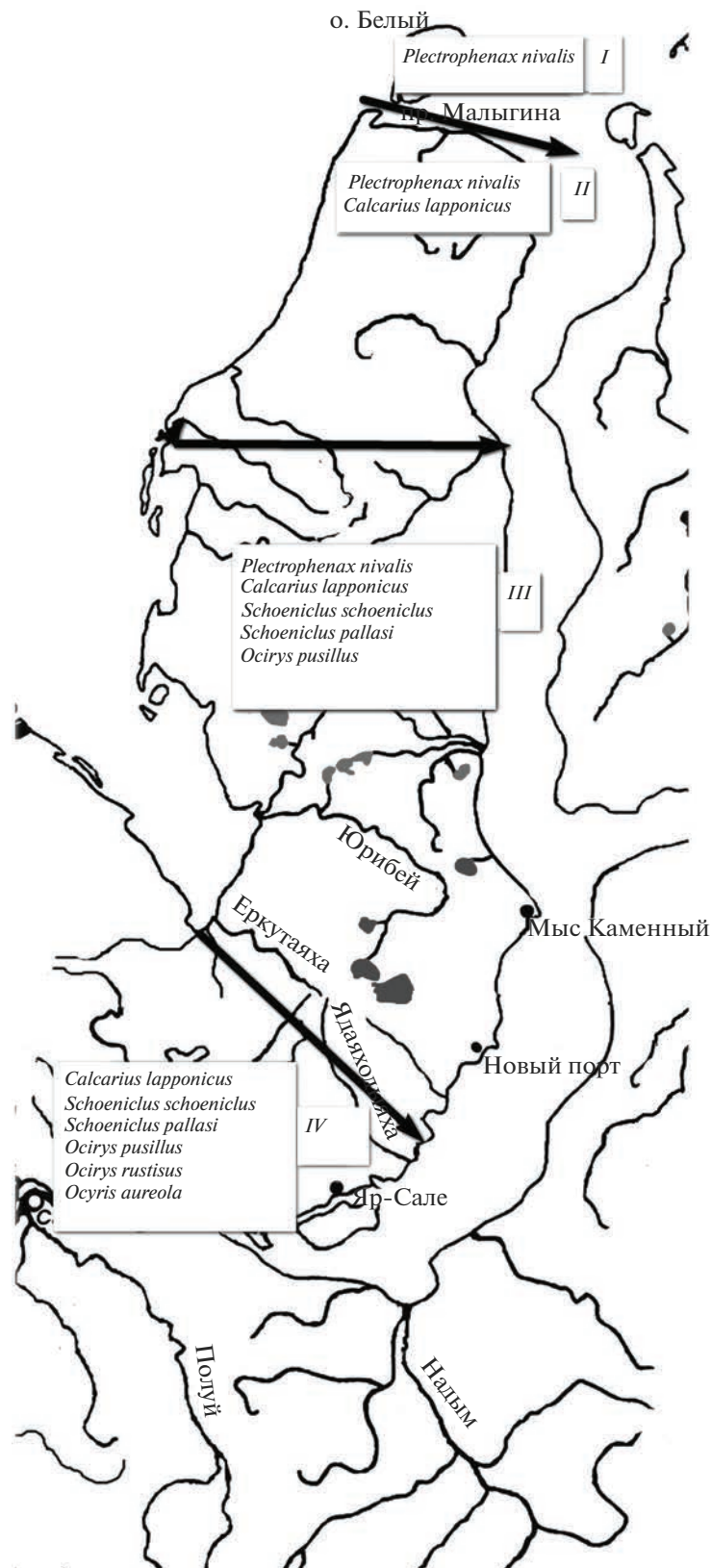


Рис. 1. Район исследований и видовой состав овсянковых птиц подзон п-ова Ямал: *I* – арктические острова, *II* – арктические тундры, *III* – субарктические тундры, *IV* – лесотундра и северная тайга.

1–2 м, разреженные ивняки на болотах в поймах рек, а также заросли ивняков по берегам озер, стариц, речек, ручьев. Мы не встречали пар в пойменном парковом ольховнике и тем более в смешанном лесу с полянами. В пойме Оби гнезда находили в местах, которые в период половодья были покрыты водой. У некоторых пар в начале лета гнездовые территории представляли собой пространство полузатопленных кочек и кустов ив, освобождающееся от воды к концу насиживания. В предгорьях Полярного Урала эти овсянки встречаются по берегам небольших ручьев при наличии высокорослых кустарников (Головатин, Пасхальный, 2005).

Характерный биотоп полярной овсянки — кустарниковая тундра с травяными болотами, сырыми лугами, пятнами ивняковых зарослей. В лесотундре пары регистрировались на участках, где чередуются редколесья с кочкарниковыми тундрами, озерами и болотами. Овсянки-крошки в лесотундре предпочитают лиственничные редколесья с густой порослью карликовой березки, в тундровой зоне выбирали высокие кустарники из ивы и карликовой березки по берегам озер, речек, ручьев. У северного предела распространения они населяют заросли кустарников и кустарнички в поймах рек и ручьев. Лапландские подорожники в лесотундре предпочитают участки крупнобугристой тундры и травяно-моховые, заболоченные, с пятнами низких ерников вне лиственничных редколесий. В тундровой зоне гнездятся повсюду, за исключением оврагов, крутых склонов холмов, сырых болот и кустарниковых зарослей. Пуночки на Полярном Урале пуночки выбирают нагромождения камней по соседству с плоскими участками (Головатин, Пасхальный, 2005); в субарктических тундрах — антропогенный ландшафт и береговые обрывы с нишами; в арктических тундрах — морские и речные обрывистые берега, кучи выброшенного плавника и мусора; на арктических островах предпочитают каменистые тундры.

Уровень численности. Виды, распространение которых в субарктической части Западной Сибири ограничено северной лесотундрой (дубровник и овсянка-ремез), на широте Полярного круга малочисленны, но постепенно их встречаемость растет. Полярные овсянки на стационаре Харп в разные годы и не регулярно гнездились с плотностью 0.3–2.4 пар/км². Для предгорий Полярного Урала Головатин и Пасхальный (2005) приводят плотность 0.3–0.6 пар/км². На стационаре Хановэй в пойменной части участка 1.6 км² по одной паре полярных овсянок гнездились в 1984, 1987 и 1993 гг. — 0.6 пар/км².

Плотность гнездования овсянок-крошек в лесотундре может достигать 150 пар/км², но обычно она ниже. На учетной площадке стационара Октябрьский в течение 5 лет (1978–1982) овсянка-

крошка была на первом месте по обилию (114–150 пар/км², в среднем 129 ± 6.9). В 2002–2004 гг. плотность гнездования снизилась до 31.6–55.2 пар/км². До 100 пар/км² было несколько севернее, в пойменном лесу р. Хадытаяха (Рябицев, 1993). К северу, с выпадением древесной растительности из речных долин плотность гнездования снижается до 1.9–13.7 пар/км² на стационаре Хановэй (Рябицев, 1993) и возрастает до 24.4–36.2 пар/км² в районе пос. Бованенково (Мониторинг ..., 1997). Подобное распределение с максимумами численности на северной границе ареала и в центре его имеет место и в тундрах водоразделов. В травяно-моховых ивняках плакора окрестностей пос. Бованенково максимальная численность была 51 пар/км², но в кустарниковых тундрах водоразделов р. Юрибей учтено 2.9 пар/км² (Головатин, Пасхальный, 2008). В окрестностях стационара Октябрьский на плакоре в 1978 г. найден один участок, представляющий собой закустаренную долину ручья, с отдельными лиственницами, где учтено 17 пар на 20 га (85 пар/км²). В других биотопах плакора лесотундры и в лиственничном редколесье с ерниковым подлеском стационара Харп, овсянки-крошки гнездились с плотностью, не превышавшей 20 пар/км².

Средняя плотность гнездования камышовых овсянок для двух учетных площадок в пойме Мордыха в 1976 г. — 2.2 и 0.6 пары/км². В ивняках на плакоре птицы этого вида не встречены. В районе пос. Бованенково (Мониторинг ..., 1997), в поймах, учтено 2.2 пар/км². В окрестностях стационара Хановэй пара камышовых овсянок встречена только на маршруте в 1974 г., на учетных площадках камышовых овсянок не было. Несколько южнее, при обследовании долины р. Юрибей, Головатин и Пасхальный (2008) нашли этих овсянок на всем протяжении реки, причем не только в пойме, где они гнездились с плотностью 1.2–4.4 пар/км², но и на плакоре (0–0.2 пар/км²). В долине Хадытаяха в пойменном лесу на 13 га в 1971 и 1973 гг. было по 3 пары, в 1972 г. — 1 пара (Данилов и др., 1984). В долинах рек, стекающих с Полярного Урала, этих птиц немного; в высокорослых кустарниках поймы р. Лонготъеган восточного макросклона плотность составляла 3.6 ± 2.6 пар/км², на учетной площадке в целом 0.04 ± 0.03 пар/км² (Головатин, Пасхальный, 2005). На учетной площадке стационара Октябрьский площадью 22 га в 1978 г. встречены 2 пары камышовых овсянок, в 1981 и 1982 гг. — по паре, в 1979 и 1980 гг., 2002–2004 гг. их не было. Но в приозерных ивняках стационара Харп в 1970–1984 гг., в 2002–2004 гг. овсянки регулярно гнездились с плотностью 0.4–5 пар/км², в среднем — 3.3 пар/км. Таким образом, камышовые овсянки на пространстве Приобской лесотундры,

Южного и Среднего Ямала повсеместно мало-численны при наличии пригодных для гнездования биотопов.

Лапландские подорожники в лесотундре окрестностей стационара Харп были обычным видом кочкарниковых и крупнобугристых тундр, где в 1971–1984 гг. плотность составляла 1.3–6.8 пар/км², но после 2000 г. прекратили встречаться в гнездовое время в этом районе. Отсутствовали они (1 встреча на огромной обследованной территории) в тундре верхнего течения р. Байдарата в 2002 г., но О. Финш, посетивший этот район в 1876 г., отнес подорожников к “очень многочисленным птицам” (Головатин, Пасхальный, 2003). В бассейне р. Еркута (запад Южного Ямала) в 2005 г. зарегистрировано 11.3 пар/км², в 2006 г. – 9.7 (Соколов, 2006). В верховьях Порсьяхи (восток Южного Ямала) в 1976 г. на плакоре учтено 95 пар/км², в пойме – 60.4 пар/км² (Данилов и др., 1984). В открытых биотопах долины р. Юрибей учтено от 2.0 ± 0.2 до 30.4 ± 3.4 пар/км² (Головатин, Пасхальный, 2008). На учетной площадке стационара Хановой в 1984–1993 гг. было 17.5–42.5 пар/км², а максимальная локальная плотность на участке 10 га была 90 пар/км² (Алексеева и др., 1992; Рябицев, 1993). В субарктических тундрах окрестностей пос. Бованенково на водоразделах при маршрутных учетах регистрировали до 45.6 пар/км², в поймах – 70.8 пар/км², а на модельных площадках максимально – 40.9 пар/км² (Мониторинг..., 1997). В пойме р. Ясавэйяха в 1975 г. на учетной площадке учтено 88.0, на плакоре 58.6 пар/км². В районе пос. Сеяха учтено 14.7 пар/км², у пос. Сабетта – 14.4–21.6 пар/км² (Пасхальный, 2019). В арктических тундрах низовьев рек Харасавэй, Тамбей, Сабеттаяха, мы насчитывали 23–30 пар/км² подорожников независимо от ландшафта (пойма или плакор) (Данилов и др., 1984). На учетной площадке 1 км² стационара Яйбари в 1989–1992 гг. гнездились от 21 до 30 пар подорожников (Рябицев, 1993). На о-ве Белый за весь сезон 2014 г. встретили только двух поющих самцов (Дмитриев и др., 2015). На основании имеющегося материала можно предполагать происходящее в последние годы смещение южной границы ареала подорожников из лесотундры в тундровую зону.

Пуночек в лесотундровых поселках и на факториях нет, но они есть высокогорных районах на Полярном и Приполярном Урале, где плотность пар менее 1 пар/км² (Головатин, Пасхальный, 2005). Подобная плотность в поселках подзоны кустарниковых тундр (до 2 пар/км²). Значительно больше пуночек в поселках типичных и арктических тундр – до 16.5 пар/км² (Пасхальный, 2004). На о-ве Белый они многочисленны (Дмитриев и др., 2015).

Прилет и гнездование. На широту Полярного круга в окрестности г. Лабытнанги овсянки обычно прилетали в следующей последовательности: пуночки, камышовые овсянки, лапландские подорожники, полярные овсянки, овсянки-крошки, овсянки-ремезы. Сроки начала прилета в лесотундру и субарктические тундры представлены в табл. 1. В период 1971–2015 гг. чем ближе к настоящему времени, тем раньше начинался прилет камышовых овсянок, овсянок-крошек, подорожников. С началом текущего века дата прилета первых пуночек от конца марта–первой половины апреля достоверно сместилась на вторую половину апреля (Рыжановский, Гилев, 2020), но в 2021 и 2022 гг. прилет вновь начинался в первой декаде апреля.

С продвижением к северу от Полярного круга начало прилета переносится на более поздние даты. На Средний Ямал пуночки, по опросным сведениям, прилетают в апреле (самцы) и в мае (самки). Подорожники и овсянки-крошки на стационаре Хановой появились в конце мая–начале июня, полярные овсянки – в середине июня. На стационаре Яйбари (Северный Ямал) первые подорожники встречены 29.05.1994–9.06.1992, в среднем 2 июня.

Первые пуночки прилетают в лесотундру при отрицательных температурах, только в годы с очень ранней и теплой весной прилет начинался “по теплу”. Средняя многолетняя температура начала прилета также низкая –9.7°C, в отличие от других овсянок, начинающих прилет при средней многолетней температуре выше 0°C (табл. 1). С. В тундры Среднего и Северного Ямала пуночки прилетают до начала таяния снега, прочие виды начинают прилет при температурах, несколько превышающих 0°C, но не достоверно ниже, чем в лесотундре. Причем прилет подорожников на Северный Ямал начинался при температуре –3.0–0.9, в среднем 0.3°C ($n = 4$), что несколько выше, чем температура прилета на Средний Ямал: –3.9–2.8, в среднем –1.0 ($n = 7$).

В лесотундру пуночки прилетают с растущими гонадами, окончательное формирование которых осуществляется, видимо, в гнездовом районе при полярном дне (Данилов и др., 1984). Эксперименты по содержанию самцов камышовых овсянок, пойманных в первые дни прилета, при жизни в фотопериодических условиях более южных районов (14C : 10T) свидетельствуют, что часть овсянок (3 из 7) для окончательного созревания гонад нуждалась в дополнительной фотостимуляции 24-часовым днем, но большинство проходили ее на подлете к Полярному кругу (Рыжановский, 2001) и были готовы к размножению. Максимальных размеров гонады овсянок-крошек достигают через неделю, после занятия гнездового участка и держатся на этом уровне в течение декады, но в

Таблица 1. Сроки начала прилета овсянок в Северо-Западную Сибирь и температура воздуха

Вид	Приобская лесотундра			Средний Ямал		
	число лет	первые даты прилета	температура первых дат прилета, °С	число лет	первые даты прилета	температура первых дат прилета °С
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	21	$\frac{3.05-7.06}{12.05}$	$\frac{-3.6-11.7}{3.1}$	—	—	—
<i>Sch. pallasii</i>	3	$\frac{1.06-11.06}{7.06}$	$\frac{-0.1-5.7}{3.5}$	4	$\frac{15.6-26.6}{21.6}$	$\frac{0.1-2.5}{1.8}$
<i>Ocyris pusillus</i>	33	$\frac{14.05-7.06}{26.05}$	$\frac{-5.9-11.7}{2.5}$	9	$\frac{28.5-19.6}{7.6}$	$\frac{0.3-3.1}{1.4}$
<i>Calcarius lapponicus</i>	23	$\frac{18.05-10.06}{2.06}$	$\frac{-10.9-8.1}{1.0}$	7	$\frac{25.5-7.6}{1.06}$	$\frac{-3.9-2.8}{-1.0}$
<i>Plectrophenax nivalis</i>	39	$\frac{24.03-2.05}{7.04}$	$\frac{-25.9-2.9}{-9.7}$	—	Апрель—май	—

Примечания. Для каждого вида над чертой — пределы колебаний, под чертой — среднее.

дополнительной фотостимуляции не нуждаются. В стимуляции круглосуточным днем нуждается часть прилетающих первыми самцов подорожников (Рыжановский, 2001). Полярные овсянки, в связи с поздней миграцией, вероятно, прилетают с гонадами, полностью готовыми к размножению.

Камышовые овсянки устраивали гнезда обычно в сырых местах среди кустов ивняка, но находили их и на зарастающих береговых отмелях. Строительство гнезда на стадии завершения наблюдали 17 июня 1981, 22 июня 1984, 30 июня 1980. В лесотундре первое яйцо в контрольных гнездах в разные годы откладывалось не ранее 17 июня, наиболее позднее начало откладывания яиц — 3 июля. В 23 гнездах с полными кладками было 4–6 яиц, в среднем — 5.13 ± 0.13 . Гнезда полярных овсянок находили после 6 июля с яйцами, после 10 июля с птенцами. В кладке 3–5 яиц, в среднем 4.43 ± 0.32 ($n = 7$). Основной период начала откладывания яиц у овсянок-крошек в лесотундре — вторая декада июня. Наиболее ранняя дата появления первого яйца — 7.06.1980 г., наиболее поздняя — 19.06.1978, средняя за 15 лет наблюдений — 16 июня. От начала прилета овсянок в Приобье до начала яйцекладки в разные годы проходило от 13 до 23 сут, в среднем 18.3 ± 1.4 сут ($n = 7$). От момента занятия участком до появления первого яйца в гнезде, найденном на этом участке, проходило 6–13, в среднем 9.2 ± 0.5 ($n = 16$) сут. На Среднем Ямале в 1983–1993 гг. яйцекладка начиналась не ранее 11 июня, не позднее 25 июня, средняя дата 19 июня. С продвижением к северу от лесотундры на Средний Ямал, выраженного смещения сроков яйцекладки не выявлено. В гнездах с полной кладкой было от 2

до 9 яиц, в среднем 5.34 ± 0.01 ($n = 554$). Средний размер кладки в Нижнем Приобье — 5.4 ± 0.07 ($n = 167$), в пойме Хадытаяхи среднее число яиц в гнезде ($n = 130$) было 5.06 ± 0.13 ; на Среднем Ямале ($n = 166$) — 4.91 ± 0.09 . Такое сокращение величины кладки овсянки-крошки от широты Полярного круга к широте Среднего Ямала достоверно.

В лесотундре начало откладывания яиц подорожниками в 1971–1974 гг. приходилось на 8–15 июня, в 1984 г. — на 22 июня. На Среднем Ямале в 1974, 1975 и 1982, 1983 гг. откладывание яиц начиналось 14–20 июня, средняя дата — 18 июня, а на Северном Ямале откладывание яиц в 1975, 1989–1995 гг. начиналось с 6 по 21 июня, средняя дата — 17 июня. Выраженного смещения сроков начала кладки к северу на пространстве Ямала также нет. Яйцекладка у пуночек на Среднем и Северном Ямале начиналась в сроки, близкие подорожнику — во второй–третьей декадах июня.

В гнездах северных овсянок было от 2 до 7 яиц. Минимальная средняя кладка найдена у полярной овсянки, максимальная у пуночек (табл. 2). В гнездах лапландского подорожника количество яиц было достоверно меньше, чем у овсянки-крошки. Наблюдается достоверное увеличение числа яиц в кладке подорожников от лесотундры к тундрам Среднего и Северного Ямала и, напротив, достоверное сокращение кладки овсянки-крошки от лесотундры к тундрам Среднего Ямала.

Для ряда видов предпринимались попытки выделения температурных порогов начала яйцекладки (Haartman, 1954; Анорова, 1976; Wiehe, 1979), однако их значения существенно варьировали как по годам (Зимин, 1988), так и с изменением широты (Järvinen, Linden, 1980; Järvinen,

Таблица 2. Величина кладки в лесотундре и тундрах Ямала

Вид	Приобская лесотундра	Кустарниковые тундры	Мохово-лишайниковые тундры	Арктические тундры
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	5.13 ± 0.13 <i>n</i> = 23	+	—	—
<i>Sch. pallasi</i>	4.43 ± 0.32 <i>n</i> = 7	+	—	—
<i>Ocyris pusillus</i>	5.42 ± 0.06 <i>n</i> = 388	4.91 ± 0.09 <i>n</i> = 166	—	=
<i>Calcarius lapponicus</i>	4.65 ± 0.14 <i>n</i> = 29	4.94 ± 0.11 <i>n</i> = 66	5.6 ± 0.09 <i>n</i> = 25	5.06 ± 0.07 <i>n</i> = 172
<i>Plectrophenax nivalis</i>	+	+	+	5.11 ± 0.33 <i>n</i> = 9

Примечания. + — вид гнездится, прочерк — вид не гнездится. Жирным шрифтом выделено достоверное увеличение или сокращение числа яиц в гнезде вида из пары “север–юг”.

1983). Существенные вариации температурных порогов начала размножения отмечены и у обследованных видов. В лесотундре в разные годы эта температура (выше 0°C) была следующей: камышовая овсянка 5.0–21.8, в среднем 15.1°C (*n* = 5); подорожник 7.8–18.2, в среднем 10.9°C (*n* = 5); овсянка-крошка 4.7–19.6, в среднем 10.7°C (*n* = 11).

К северу температура начала яйцекладки снижается. В тундрах Среднего Ямала яйцекладка начинается при температурах (выше 0°C): овсянка-крошка 0.7–4.3, в среднем 1.8°C (*n* = 5), подорожник 0.5–2.9, в среднем 1.2°C, а в тундрах Северного Ямала подорожники начинали кладку при 0–3.8, в среднем 1.4°C (*n* = 6), пуночки в течение двух лет — при 1.0 и 5.0°C.

У камышовых овсянок и овсянок-крошек кладку насиживают поочередно самец и самка, у подорожников и пуночек — только самки. Длительность насиживания от последнего яйца до первого птенца у камышовых овсянок 11, 12, 12 сут, у овсянок-крошек 9–10 сут, в среднем 9.1 ± 0.1 (*n* = 6), у подорожников 9–13, в среднем 10.8 ± 0.7 (*n* = 6), у пуночек 12 и 13 сут. В отличие от птенцов овсянки-крошки, которые, при беспокойстве, уходят из гнезда до полного разворачивания кисточек кроющих тела и закрытия аптерий в возрасте старше 8 сут, птенцы полярной овсянки, камышовой овсянки и подорожника сидят в гнезде до покрытия аптерий перьями — 10–12 сут. Пуночки могут сидеть в гнезде до 15 сут, чаще 12–13 сут.

Послегнездовые кочевки. Камышовые овсянки в окрестностях стационара Октябрьский в послегнездовой период были малочисленны. До начала сентября 1978–1982 гг. были окольцованы 42 молодые птицы, из них 3 (7.1%) пойманы повторно через 5, 10 и 14 сут, т.е. послегнездовые переме-

щения (ювенальная миграция) могут чередоваться с длительными остановками.

Период ухода из гнездового района у овсянки-крошки весьма растянут. На стационаре Октябрьский из 103 молодых, окольцованных в гнездах и пойманных или встреченных на контрольной территории позднее, треть (38) ушли с участка (прекратили встречаться и отлавливаться) до 25-дневного возраста, т.е. до распадаения выводков. Из оставшихся овсянок, в возрасте 26–30 сут участок покинули 28 (27.2%), в возрасте 31–35 сут ушли 19 птиц (18.4%), в возрасте 36–40 сут — 13 птиц (12.6%) и в 41–50 сут — 5 птиц (4.8%). Таким образом, в послегнездовом разлете (ювенальной миграции) участвует только часть молодых овсянок, другие покидают гнездовой район в процессе трофических перемещений и некоторые находятся в окрестностях гнезда до включения в послелиночную миграцию. Отмечена привязанность последних к локальному, площадью 0.15–0.88, в среднем 0.49 ± 0.1 га (*n* = 10), участку. Взрослые птицы, размножавшиеся на участке и благополучно выкормившие птенцов, судя по повторным отловам, не покидали гнездовой район до включения в послебрачную миграцию в конце августа (Рыжановский, 1997).

На стационаре Харп из 17 меченных в гнездах слетков лапландского подорожника на гнездовых участках поймано шесть птиц в возрасте 23–29 сут, средний возраст 25.8 сут. Поскольку позднее их не отлавливали, а взрослые птицы продолжали встречаться в районе гнезд до середины августа, можно заключить, что распадаение выводков завершается к 30-суточному возрасту, а период ювенальной миграции короткий, совмещается с началом линьки, и в этой миграции участвуют все молодые птицы. Кочевки подорожников по лесотундре и южной тундре мало заметны, но в тунд-

рах Среднего Ямала в августе стаи этих птиц весьма обычны. Столь же обычны на Среднем Ямале в конце августа стаи пуночек, но без выселения в южную тундру и лесотундру до похолоданий.

Линька. В течение первого года жизни овсянки региона имеют последовательно постювенальную линьку, предбрачную линьку, послебрачную линьку. В последующие годы имеют место предбрачная и послебрачная линьки.

Количество линяющих перьев (полнота линьки) в процессе постювенальной линьки у молодых птиц разных видов несколько различается. У всех видов овсянок не заменяются рулевые и маховые перья, но заменяется контурное оперение головы и туловища, выросшие в гнездовое время — центральные ряды птерилий и дорастают периферические ряды перьев на этих птерилиях.

Наиболее существенные межвидовые вариации полноты линьки отмечены в крыловой птерилии. Максимальная полнота линьки характерна для овсянки-крошки: заменяются все или часть больших, средних и малых верхних кроющих второстепенных маховых, карпальное кроющее, кроющие крылышка, иногда маховые крылышка, верхние и нижние кроющие кисти. Нередко заменяются средние верхние кроющие первостепенных маховых, большие и средние нижние кроющие маховых (табл. 3).

У камышовой овсянки для всех птиц отмечена замена больших верхних кроющих второстепенных маховых, обычно — внутренних, но у части птиц — всех; всех средних и малых верхних кроющих второстепенных маховых, верхних и нижних кроющих кисти. У большинства птиц заменяются также средние верхние кроющие первостепенных маховых и кроющие крылышка, у трети особей — карпальное кроющее. Из нижних кроющих у части птиц обновляются средние нижние кроющие второстепенных маховых и нижние кроющие третьестепенных маховых; отмечены одиночные случаи линьки всех нижних кроющих крыла (табл. 3). Близкая, по объему полнота линьки характерна для овсянки-ремеза (Рымкевич, 1990).

Лапландские подорожники заменяли одно из внутренних больших верхних кроющих второстепенных маховых (чаще — 19-е), все средние и малые верхние кроющие второстепенных маховых, кроющие крылышка, верхние и нижние кроющие кисти, нижние кроющие третьестепенных маховых, верхние и нижние кроющие пропатагиальной складки. У большинства подорожников обновляются средние верхние кроющие первостепенных маховых, все или только проксимальные средние нижние кроющие второстепенных маховых (табл. 3).

Молодые пуночки Среднего Ямала заменяли все средние верхние кроющие первостепенных маховых, все малые и средние кроющие второсте-

пенных маховых, проксимальные (15–19-е) большие верхние кроющие второстепенных маховых, верхние и нижние кроющие кисти, кроющие пропатагиальной складки, нижние кроющие третьестепенных маховых и средние нижние кроющие второстепенных маховых (табл. 3).

Судя по двум осмотренным молодым полярным овсянкам, постювенальная линька в нашем регионе имеет минимальную полноту — заменялись центральные ряды брюшной, спинной, плечевой птерилий. Частичная линька характерна и для дубровников, но протекает она на Дальнем Востоке, во время остановки в линочной части ареала в процессе ювенальной миграции (Рымкевич, 1983).

Основные показатели постювенальной линьки камышовой овсянки, овсянки-крошки, подорожника и пуночки, полученные при содержании этих птиц в клетках с возрастом, старше 10 сут, приведены в табл. 4. Линька овсянки-крошки и подорожника начинается в возрасте 18–26 сут и не зависит от фотопериодических условий содержания, возраст начала постювенальной линьки у видов контролируется эндогенно. Видимо, так же контролируется начало линьки у камышовой овсянки, т.к. начинается этот процесс в возрасте 23–29 сут, различия средних не достоверны. Но линька пуночек при 24-часовом полярном дне начиналась в более позднем возрасте (33–44 сут), чем при короткодневном фотопериоде (29–31 сут), что позволяет предполагать фотопериодический контроль возраста начала линьки.

Темпы постювенальной линьки всех видов зависят от фотопериодических условий (табл. 4). Линька затягивается при длиннодневном фотопериоде, сокращается при коротком дне. При этом линька подорожников и пуночек при фотопериоде Арктики (север ареала) длилась относительно короткое время, максимально 1.5 месяца, в отличие от камышовой овсянки и овсянки-крошки, для которых при фотопериоде Среднего Ямала (также север ареала) характерна линька продолжительностью более двух месяцев.

Послебрачная линька полная у овсянки-ремеза, камышовой овсянки, овсянки-крошки, подорожника и пуночки. Дубровники заменяют, предположительно, все оперение при промежуточной остановке в Восточной Азии, продолжая миграцию на юг в новом наряде. Послебрачная линька полярных овсянок в лесотундре до начала августа не начиналась, но в Средней Сибири осенью ловили овсянок, закончивших полную послебрачную линьку (Чернышов, 2011). Вероятно, она протекает в августе-сентябре высокими темпами.

Установлено (Рыжановский, 1997) совмещение начала линьки с докармливанием слетков возраста старше 13 сут самцами и самками овся-

Таблица 3. Полнота постювенальной (1), послебрачной (2) и предбрачной (3) линек овсянковых Нижнего Приобья и п-ова Ямал

Птерилии, отделы птерилий	<i>Schoeniclus schoeniclus</i>			<i>Ocyris pusillus</i>			<i>Schoeniclus pallasii</i>			<i>Calcarius lapponicus</i>			<i>Plectrophenax nivalis</i>		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Головная	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Брюшная	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—
Спинная	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—
Плечевая	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—
Бедренная	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
Голенная	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
Анальная	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
Рулевые	—	•	—	•	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
ВКХ	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
НКХ	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
ПМ	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
ВМ	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	○	—	—	•	—
ТМ	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—	○	•	—
БВКПМ	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
СВКПМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	○	•	—	•	•	—
БВКВМ	○	•	—	•	•	—	—	•	—	○	•	—	○	•	—
СВКВМ	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
МВКВМ	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
ВК проп.	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
К. К.	○	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	—	•	—
М. Ал.	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
К. Ал.	○	•	—	•	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
ВКК	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
НКК	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
БНКПМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
СНКПМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
БНКВМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	○	•	—	—	•	—
СНКВМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	○	•	—	•	•	—
НКТМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	—	•	—	•	•	—

Примечания. • — линия у всех особей, ○ — линия у части особей все или часть перьев отдела, прочерк — не линия. Отделы птерилий: ПМ — первостепенные маховые, ВМ — второстепенные маховые, ТМ — третьестепенные маховые, ВКХ — верхние кроющие хвоста, НКХ — нижние кроющие хвоста, БВКПМ — большие верхние кроющие первостепенных маховых, СВКПМ — средние верхние кроющие первостепенных маховых, БВКВМ — большие верхние кроющие второстепенных маховых, СВКВМ — средние верхние кроющие второстепенных маховых, МВКВМ — малые верхние кроющие второстепенных маховых, ВК проп. — верхние кроющие пропатагиальной складки, К. К. — карпальное кроющее, М. Ал. — маховые крылышка, К. Ал. — кроющие крылышка, ВКК — верхние кроющие кисти, НКК — нижние кроющие кисти, БНКПМ — большие нижние кроющие первостепенных маховых, СНКПМ — средние нижние кроющие первостепенных маховых, БНКВМ — большие нижние кроющие второстепенных маховых, СНКВМ — средние нижние кроющие второстепенных маховых, НКТМ — нижние кроющие второстепенных маховых.

Таблица 4. Возраст начала (сут) и длительность (сут) постювенальной линьки при короткодневном (I), естественном (II) и длиннодневном (III) фотопериодах

Вид	Число особей	Фотопериод	Возраст	Длительность
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	5	I	$\frac{23-27}{25.3 \pm 0.9}$	$\frac{46-50}{47.2 \pm 0.9}$
	5	II	$\frac{24-26}{24.8 \pm 0.4}$	$\frac{48-53}{50.5 \pm 1.6}$
	5	III	$\frac{25-29}{26.0 \pm 0.8}$	$\frac{52-63}{58.3 \pm 3.6}$
<i>Ocyris pusillus</i>	9	I	$\frac{18-23}{21.2 \pm 0.5}$	$\frac{37-40}{38.7 \pm 0.8}$
	5	II	$\frac{20-22}{20.4 \pm 0.4}$	$\frac{41-46}{43.7 \pm 0.8}$
	14	III	$\frac{20-26}{20.1 \pm 0.2}$	$\frac{58-70}{61.8 \pm 2.4}$
<i>Calcarius lapponicus</i>	3	I	$\frac{19-25}{22.3 \pm 2.1}$	$\frac{39-48}{43.1 \pm 3.1}$
	4	II	$\frac{20-22}{21.5 \pm 0.5}$	$\frac{45-53}{48.8 \pm 2.5}$
	4	III	$\frac{21-23}{22.0}$	$\frac{43-46}{44.3 \pm 0.6}$
<i>Plectrophenax nivalis</i>	3	I	$\frac{29-32}{30.7 \pm 1.3}$	$\frac{37-40}{39.3 \pm 1.0}$
	5	II	$\frac{33-44}{37.4 \pm 1.9}$	$\frac{48-51}{49.6 \pm 0.6}$

нок-крошек; возраста 14–28 сут самцами камышовых овсянок; возраста 25–29 сут самками подорожников. Продолжается послебрачная линька овсянок-крошек в вольере при естественном дне широты Полярного круга 39–50 сут, в среднем 43.8 ± 1.0 сут ($n = 5$), а среднесезонная, за 5 лет, длительность линьки в природе по уравнениям регрессии (Pimm, 1976) была 34–55 сут, в среднем 42.5 сут. Камышовые овсянки по результатам осмотров 18 птиц в природе линяли в среднем 46 сут, подорожники в природе ($n = 46$) – 30 сут. Пуночки в вольере при фотопериоде лесотундры линяли 51–65 сут, в среднем 57.8 ± 2.0 сут ($n = 7$), но в Гренландии продолжительность послебрачной линьки у пуночек была 28 сут (Green, Summers, 1975).

Отлет из лесотундры начинают овсянки-крошки (вторая декада августа–первая декада сентября) и, вероятно, полярные овсянки, продолжают камышовые овсянки и подорожники (третья декада августа – вторая декада сентября). Пуночки летят через лесотундру, начиная с третьей декады сентября, при отрицательных температурах и по

снегу. Температура для последней встречи овсянки-крошки в Приобье: 1.1–14.3, в среднем 6.3°C ($n = 15$), камышовой овсянки: от -3.9 до $+10.2$ в среднем $+2.9^{\circ}\text{C}$ ($n = 22$), подорожника: 1.1–10.1, в среднем 5.7°C ($n = 7$), пуночки: от -9.6 до $+1.2$, в среднем -2.6°C ($n = 15$).

Зимний период северных овсянок включает зимовку продолжительностью 2–3 месяца, небольшую по полноте (головная птерилия) предбрачную линьку (Witherby, 1938; по: Дементьев, 1954; наши данные), переходящую в предбрачную миграцию. Несмотря на разные регионы зимовок, от лесостепи до тропиков, сроки зимних явлений у овсянок достаточно общие, что подтверждается нашими данными при содержании в неволе овсянок-крошек, камышовых овсянок и подорожников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данилов (1966) выделял следующие направления адаптаций птиц к условиям Субарктики и Арктики: внутривидовую дифференциацию с

формированием субарктических подвидов и популяций; повышение резистентности к низким температурам среды, повышение пороговых значений чувствительности к освещенности; сокращение длительности основных сезонных явлений: прилета, гнездования, линьки, отлета. Эти позиции распространяются и на северных овсянок.

Два вида, лапландский подорожник и пуночка, являются настоящими субарктиками с ареалами “основных” подвидов *C. l. lapponicus* и *Pl. n. vlasovae* от Скандинавии до Чукотки и Камчатки. У камышовой овсянки из 11 подвидов лесотундры и субарктические тундры освоили *Sch. sch. schoeniclus* и *Sch. sch. passerinus*. Полярная овсянка формы *Sch. p. polaris* освоила субарктические тундры Сибири, несмотря на то, что существуют более южные подвиды. Только овсянка-крошка северных подвидов не имеет при освоении Субарктики вплоть до арктических тундр (Коблик и др., 2006). Таким образом, адаптации северных овсянок к высоким широтам имеют глубокий характер, включающий формирование подвидов и видов.

Жуков (2013) при анализе пределов распространения птиц в тундрах Западной Сибири отмечал сходство северной границы ареала овсянки-крошки с изотермой июля $\pm 6^{\circ}\text{C}$, камышовой и полярной овсянок $\pm 7^{\circ}\text{C}$. Граница овсянки-ремеза и дубровника близка изотерме июля $\pm 13^{\circ}\text{C}$, подорожника $\pm 2^{\circ}\text{C}$, пуночки $\pm 0^{\circ}\text{C}$. При этом изотермы июля в горных тундрах Приполярного Урала, где протекает южная граница ареала пуночки и подорожника, равна $\pm 10^{\circ}\text{C}$, на равнине пуночки гнездятся севернее изотермы $\pm 9-11^{\circ}\text{C}$, подорожники и полярные овсянки севернее $\pm 13-15^{\circ}\text{C}$. Южные климатические границы камышовой овсянки и овсянки-крошки, овсянки-ремеза и дубровника в Западной Сибири протекают в районе изотерм июля $\pm 18-20^{\circ}\text{C}$, т.е. в умеренных широтах.

Отмечу, что на северном пределе распространения овсянки-ремеза и дубровника, на широте Полярного круга, период среднесуточных положительных температур в 2001–2010 гг. длился 118–159 сут, в среднем 132.2 сут. В тундрах Среднего Ямала, где находятся пределы распространения камышовой, полярной овсянок и овсянки-крошки, этот период длится 89–118 сут, в среднем 110 сут. На о-ве Белый, на пределе ареала лапландского подорожника, положительные температуры в 2001–2010 г. длились 88–115 сут, в среднем 107 сут. На пределе ареала пуночек, на северных арктических островах, относительно теплый период длится менее 2-х месяцев. Поскольку краткость периода положительных температур и низкие летние температуры ограничивают продвижение овсянок в северные тундры, текущее потепление климата поспособствует дальнейшему освоению овсянками Субарктики.

Полярный день, с учетом рефракции солнечных лучей, на широте Полярного круга длится месяц, с 07.06 по 07.07, т.е. первая дата совпадает с завершением прилета лесотундровых овсянок, вторая дата — с моментом вылупления птенцов. В подзоне субарктических тундр полярный день длится с середины мая до середины августа, в арктических тундрах и на островах с начала мая до октября, т.е. весь период или большая часть периода пребывания овсянок на пределе ареала протекает при 24-часовом дне. Поэтому, летняя часть годового цикла (на юге Субарктики в меньшей мере, на севере Субарктики в большей мере), вероятно, не находится под контролем фотопериодической реакции.

Согласно экспериментальным данным (Рыжановский, 1997), темпы постювенальной линьки северных овсянок, частично или полностью также контролируются эндогенно (внутренним ритмом), что обеспечивает быстрое ее окончание при полярном дне. Только линька овсянки-крошки продолжается при 24-часовом дне (на севере Субарктики) 2 месяца, остальные виды линяли более высокими темпами — 40–50 сут. В Арктике, в связи с необходимостью отлета пуночек в конце сентября—первой половине октября, но до начала темных ночей в середине октября, их линька должна протекать ускоренными эндогенно контролируемыми темпами. В связи с этим интересна 28-суточная продолжительность послебрачной линьки, у пуночек в Гренландии. Авторы исследования (Green, Summers, 1975) при обсуждении темпов линьки предполагали, что к северу они возрастают, т.к. в Гренландии, в отличие от Исландии, пуночки утрачивают способность летать в связи с бурной линькой маховых. Это указывает на дальнейшее приспособление к более короткому сезону в более высоких широтах. Достаточно высокие темпы послебрачной линьки сохраняются при круглосуточном дне и отвечают на сокращение дня.

Меньшая полнота постювенальной линьки наблюдается у субарктов, лапландского подорожника и пуночки, при сравнении с овсянкой-крошкой и камышовой овсянкой. Сокращение полноты у субарктов вполне понятно — короткое лето субарктических и арктических тундр требует быстрого завершения линьки, что возможно при небольшом количестве линяющих перьев.

Певчие птицы северной тайги с целью преодоления дефицита времени весенне-летней части годового цикла реализуют ряд сокращений и совмещений отдельных фаз годового цикла (Зимин, 1988). В Субарктике они также имеют место. Сокращается длительность явлений предгнездового периода: прилета, занятия гнездовых участков, созревания гонад у части самцов. Но освоение Субарктики не привело к сокращению периодов

насиживания и выкармливания, от откладки первого яйца до вылета последнего птенца проходит менее месяца, как и в умеренных широтах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность коллегам Н.С. Алексеевой, Э.А. Поленцу, В.К. Рябицеву за материалы полевых исследований по северным овсянкам и студентам Тюменского, Саратовского и Удмуртского университетов, принимавшим участие в экспериментальных исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Н.С., Поленц Э.А., Рябицев В.К., 1992. К популяционной экологии лапландского подорожника на Среднем Урале. 1. Плотность гнездования, плодовитость, успешность размножения, полигиния // Экология. № 3. С. 50–58.
- Анорова Н.С., 1976. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц // Орнитология. М. Вып. 12. С. 77–86.
- Гагинская А.Р., 1973. Методические указания к сбору и обработке материала главы “Линька” // Материалы V заседания межсекцион. группы по проблемам “Исследование продуктивности видов в пределах ареала”. Вильнюс. С. 87–92.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., 2003. Птицы северной половины Полярного Урала // Научный вестник. Биологические ресурсы Полярного Урала. Салехард. Вып. 3 (1). С. 30–81.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., 2005. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета. 560 с.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., 2008. Структурно-динамическая характеристика весеннего пролета птиц в Нижнем Приобье // Русский орнитологический журнал. Т. 17. № 421. С. 819–841.
- Данилов Н.Н., 1966. Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск: Изд-во Уральского рабочего.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К., 1984. Птицы Ямала. М.: Наука. 338 с.
- Дементьев Г.П., 1954. Семейство овсянковые. Птицы Советского Союза. М.: Советская наука. Т. V. С. 374–512.
- Дмитриев А.Е., Низовцев Д.С., Харитонов С.П., 2015. Птицы острова Белый (Ямало-Ненецкий автономный округ) – результаты исследований 2014 года // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 61–71.
- Жуков В.С., 2013. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 16–28.
- Зимин В.Б., 1988. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Наука. 184 с.
- Коблик Е.Ф., Редькин Я.А., Архипов В.Ю., 2006. Список птиц Российской Федерации М.: Товарищество научных изданий КМК. 279 с.
- Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа. 1997. Ред. Добринский Л.Н. Екатеринбург: Изд-во УРЦ “Аэрокосмоэкология”. 191 с.
- Морозов В.В., 1997. Некоторые особенности лапландского подорожника *Calcarius lapponicus* на Полярном Урале // Русский орнитологический журнал. Т. 6. № 8. С. 10–12.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 1977. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс. Вып. 1. С. 37–48.
- Пасхальный С.П., 2004. Птицы антропогенных местообитаний полуострова Ямал и прилегающих территорий. Екатеринбург: УрО РАН. 166 с.
- Пасхальный С.П., 2019. Об особенностях гнездования лапландского подорожника *Calcarius lapponicus* в антропогенных местообитаниях Ямала // Русский орнитологический журнал. Т. 28. № 1830. С. 4634–4637.
- Пасхальный С.П., Головатин М.Г., 2003. Осенняя миграция и ночной пролет пуночки *Plectrophenax nivalis* в низовьях Оби // Русский орнитологический журнал. Т. 12. № 230. С. 795–799.
- Пасхальный С.П., Карагодин И.Ю., Нестеров Е.В., Головатин М.Г., 1998. Гнездование пуночки в антропогенных местообитаниях Полярного Зауралья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 3. С. 129–130.
- Покровская И.В., 2019. Орнитофауна полярных пустынь и ее изменения на примере севера Новой Земли // Русский орнитологический журнал. Т. 28. № 1834. С. 4830–4831.
- Рогачева Э.В., 1988. Птицы Средней Сибири. М.: Наука. 309 с.
- Рыжановский В.Н., 1986. Линька овсянки-крошки // Зоологический журнал. Т. 65. № 7. С. 1041–1050.
- Рыжановский В.Н., 1997. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета. 282 с.
- Рыжановский В.Н., 2001. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. С. 3–22.
- Рыжановский В.Н., 2008. Линька лапландского подорожника (*Calcarius lapponicus*) // Русский орнитологический журнал. Т. 17. № 424. С. 915–925.
- Рыжановский В.Н., Гилев А.В., 2020. Об иерархии факторов, определяющих сроки начала прилета воробьеобразных птиц (Passeriformes) в Приобскую лесотундру // Зоологический журнал. Т. 99. № 4. С. 436–439.
- Рымкевич Т.А., 1983. Сравнительная характеристика линьки овсянок (Embericidae) Ленинградской области // Сообщения Прибалт. Комиссии по изучению миграции птиц. Тарту. Вып. 14. С. 85–112.
- Рымкевич Т.А., 1990. Овсянка-ремез – *Emberiza rustica* Pall. // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленинградского университета. С. 192–196.

- Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А., 1990. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 304 с.
- Рябицев В.К., 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. 296 с.
- Рябицев В.К., Рыжановский В.Н., 2022. Птицы полуострова Ямал и Приобской лесотундры. Т. 2. Воробьинообразные. М. — Екатеринбург: Кабинетный учебный. 392 с.
- Соколов В.А., 2006. Население птиц на Юго-западном Ямале и его динамика. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. ИЭРиЖ УрО РАН. 23 с.
- Чернышов В.М., 2011. Редкие пролётные и залётные виды воробьиных птиц Барабинской лесостепи (юг Западной Сибири) // Русский орнитологический журнал. Т. 20. № 699. С. 2011–2019.
- Успенский С.М., 1969. Жизнь в высоких широтах. На примере птиц. М.: Мысль. 463 с.
- Green G.H., Summers R.W., 1975. Snow Bunting moult in Northeast Greenland // *Bird Study*. V. 22. № 1. P. 9–17.
- Haartman L. von, 1954. Der Trauerfliegenschnapper. III. Die Nahrungsbiologie // *Acta Zoologica Fennica*. № 83. P. 1–96.
- Järvinen A., 1983. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland // *Ann. Zool. Fennici*. V. 20. P. 129–149.
- Järvinen A., Linden H., 1980. Timing of breeding and the clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // *Ornis Fennica*. V. 57. P. 112–116.
- Pimm S.L., 1976. Estimation of the duration of bird moult // *Condor*. V. 78. № 4. P. 550.
- Wiehe H., 1979. Brutbiologische untersuchungen an Gelbspottern (*Hippolais icterina*) // *Ornithologische Mitteilungen*. Bd. 31. № 7. S. 151–155.

ECOLOGY AND ANNUAL CYCLES OF BUNTINGS (EMBERIZIDAE, AVES) IN NORTHWESTERN SIBERIA AS A REFLECTION OF ADAPTATIONS TO THE SUBARCTIC AND ARCTIC

V. N. Ryzhanovskiy*, **

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia

**e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru*

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

Annual cycles in buntings have a lot in common. The differences in the programs of the annual cycle are mainly manifested in the post-nesting period. These differences lie in timing the onset of the post-juvenile molt, the type of molt control (photoperiodic or endogenous), the duration of molts, the degree of the combination of the post-marital molt with nesting, the combination of the migration state and molt. The arrival, the occupation of nesting sites, and the maturation of the gonads are shortened in the pre-nesting period. The development in the Subarctic does not lead to reduced periods of incubation and feeding, and it takes less than a month from laying the first egg to the departure of the last chick, like in temperate latitudes.

Keywords: near-Ob forested tundra, Yamal, habitat, ecology, reproduction, molting, migration

УДК 591.5;591.9;591.95

КОЛОНИЗАЦИЯ: ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОЛОНИСТОВ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ

© 2023 г. А. В. Чабовский^а, *, Е. Н. Суркова^а, О. Н. Батова^а

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

*e-mail: tiusha2@mail.ru

Поступила в редакцию 10.07.2023 г.

После доработки 28.07.2023 г.

Принята к публикации 06.08.2023 г.

Деятельность человека порождает новые глобальные процессы, в том числе изменения ареалов, вызванные трансформацией ландшафтов, биологическими инвазиями и изменениями климата. В ходе расширения ареала происходит освоение видом или популяцией новых пространств – колонизация. Исследование причин и процессов, сопровождающих колонизацию, а также ее последствий бурно развивается в последние 20 лет на стыке между такими областями биологии, как: пространственная экология, экология перемещений, экология инвазий, теория метапопуляций, поведенческая экология, эволюционная экология, популяционная генетика, теория персональности. В своем обзоре мы суммируем теоретические представления и эмпирические исследования, нацеленные на поиск ответов на два главных вопроса: что отличает колонистов от их сородичей и в чем специфика демографических и генетических процессов, протекающих на волне экспансии популяции?

Ключевые слова: колонизация, расширение ареалов, расселение, генетическая структура, демография, персональность

DOI: 10.31857/S0044513423100033, **EDN:** PUWBAN

“Варвар, который сумел постичь Равенну, и женщина-европейка, отдавшая предпочтение пустыне, могут показаться антагонистами. Однако же оба они оказались пленниками тайного порыва, порыва куда более глубокого, нежели доводы разума, и оба повиновались этому порыву, которого не сумели бы даже объяснить”.

(История воина и пленницы, Х. Борхес)

Колонизация, т.е. освоение новых пространств (см. Словарь) – неотъемлемая часть эволюционной истории любого биологического вида, а в современном, быстро меняющемся на наших глазах мире мы можем наблюдать ее воочию. Любые эволюционные или экологические изменения и инновации в популяциях, будь то формирование, возникновение новых культурных традиций или колонизация новых территорий, начинаются с отдельных особей. Сам собой возникает вопрос: отличаются ли *колонисты* (первопроходцы, первопоселенцы, см. Словарь) от других своих сородичей? И если да, то чем? Или же колонисты – это случайная выборка из *материнской популяции* (см. Словарь)? Не менее интересен и важен вопрос о последствиях колонизации на популяционном уровне, а именно: в чем специфика процессов, протекающих на волне экспансии (см. Словарь) ареала и в популяциях колонистов, в

сравнении с резидентными популяциями? В своем обзоре мы суммируем теоретические представления и эмпирические исследования, нацеленные на поиск ответов на эти вопросы. Кроме того, мы обсудим методологические проблемы исследования процесса колонизации.

Исследование колонизации – это междисциплинарная область биологии с очень широким кругом вопросов и методологических подходов. В своем обзоре мы ограничимся обсуждением двух тем: (1) фенотипическими (индивидуальными) особенностями колонистов и (2) последствиями колонизации на популяционном уровне, а именно их демографическими, генетическими и эволюционными аспектами. Вопросы об экологических последствиях на уровне сообществ, экосистем, ландшафтов, биоценозов мы оставляем за скобками, отсылая к соответствующим книгам и обзорам (см., например, Clobert et al., 2012; Дгебугадзе, 2014). Мы не будем подробно рассматривать непосредственные (экологические) и отдаленные (эволюционные) причины эмиграции. Преимущества и недостатки переселения на новые территории, как и влияние внешних условий в принятии решения “уйти или остаться” – это специальные области (см., например, Bowler, Benton, 2005; Matthysen, 2012; Edelaar et al., 2017). Хотя

они прямо связаны с исследованием колонизаций, мы оставляем их за рамками поставленных нами вопросов: нас интересуют не внешние драйверы, а индивидуальные фенотипические отличия, которые могут влиять на принятие решения уйти, успех переселения и освоения пустующих пространств при прочих равных условиях. Предположение о том, что разная склонность к дальним перемещениям — это внутренне присущее индивидуальное свойство, обосновано и теоретически, и практически (Clobert et al., 2001; Ronce, 2007; Matthysen, 2012; Chuang, Peterson, 2016). Этим аспектом мы и ограничимся.

Колонизацию и связанные с ней феномены исследуют у самых разных организмов и даже на клеточном уровне. Обсуждая конкретные примеры, мы сосредоточимся, в основном, на позвоночных, изученных в этом отношении в значительно меньшей степени, чем беспозвоночные (прежде всего, членистоногие), быстрый жизненный цикл которых и маленький размер позволяют исследовать их в экспериментальных популяциях (Miller, Inouye, 2013; Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019).

ПОЧЕМУ НУЖНО ИССЛЕДОВАТЬ КОЛОНИЗАЦИЮ?

Мы живем в быстро изменяющемся мире во многом благодаря человеческой деятельности, которая порождает новые процессы, в т.ч. изменения ареалов видов в результате антропогенной трансформации ландшафтов, биологических инвазий и изменения климата (Формозов, 1959; Динесман, Савинецкий, 2000; Алимов и др., 2004; Хляп, Варшавский, 2010; Kokko, López-Sepulcre, 2006; Дгебуадзе, 2014; Markov et al., 2019; Sage, 2020). Расширение ареалов на видовом уровне как предмет исследований в биогеографии неразрывно связано с процессами на индивидуальном и популяционном уровнях: расселением отдельных особей в свободные местообитания, вызывающим экспансию популяции и формирование колоний на новых территориях. Перемещения особей в пространстве — ключевой процесс в динамике метапопуляций и включает три составляющие: эмиграцию, миграцию и иммиграцию (вселение в уже занятое местообитание) или колонизацию (вселение в свободное местообитание) (Ims, Yoccoz, 1997) (см. Словарь). Термин «колонизация» как освоение незанятых местообитаний и формирование новых популяций в явном виде был впервые введен Левинсом в его модели метапопуляции (Levins, 1969) и получил широкое распространение в популяционной биологии вслед за пониманием пятнистой структуры фрагментированных ландшафтов и популяций (метапопуляций) (Hanski, 1994; Hanski, Gaggiotti, 2004).

Исследование механизмов, а также экологических и эволюционных последствий колонизации стало особенно популярным в последние 10–20 лет. Сейчас эта тема продолжает бурно развиваться на стыке между такими областями биологии, как: пространственная экология, экология перемещений, экология инвазий, теория метапопуляций, поведенческая экология, эволюционная экология, популяционная генетика, теория персональности (personality), теория темпа жизни (pace-of-life theory) (Ims, Yoccoz, 1997; Hanski, Gaggiotti, 2004; Pavlov et al., 2006; Réale et al., 2007; Clobert et al., 2009; Amundsen et al., 2012; Chuang, Peterson, 2016; Rajora, 2019). Изучение колонизации важно не только с фундаментальной точки зрения, но также имеет большое значение для решения прикладных задач управления видами, находящимися под угрозой исчезновения, с одной стороны, а с другой — видами, имеющими экономическое и медицинское значение (Welles, Dlugosch, 2019).

Освоение популяциями новых пространств зависит от склонности и способности особей к перемещению из одного места в другое, иначе говоря, *расселению* (см. Словарь) (Holt, 2003; Kokko, López-Sepulcre, 2006; Welles, Dlugosch, 2019). Расселение — одна из самых фундаментальных черт жизненного цикла любого организма, которая влияет на динамику и эволюцию пространственно структурированных популяций, поток генов, распространение видов и их способность осваивать новые благоприятные условия (Наумов, 1955; Clobert et al., 2001, 2009; Bowler, Benton, 2005; Dobson, 2013). В контексте глобальных изменений (изменение климата, деградация и фрагментация ландшафтов, биологические инвазии) *расселение на дальние дистанции* (см. Словарь) — это ключевой механизм, позволяющим видам реагировать на изменяющиеся условия окружающей среды (Cote et al., 2010). Вместе с тем экспансия ареалов и колонизация должны иметь важные экологические и эволюционные последствия, в частности способствуя пространственной и генетической дифференциации популяций, микроэволюционным процессам и выработке адаптаций (Nichols, Hewitt, 1994; Bowler, Benton, 2005; Le Galliard et al., 2012; Orsini et al., 2013; Welles, Dlugosch, 2019). Таким образом, колонизация объединяет в себе процессы разных пространственно-временных масштабов на индивидуальном и популяционном уровнях: эволюционные процессы, приводящие к разнокачественности особей по склонности к расселению и способности к освоению новых пространств, процессы годового и жизненного циклов (расселение как сезонное явление и как стадия развития), формирование жизненной тактики и стратегии в новых экологических и социальных условиях за счет фенотипической пластичности или отбора, а также популяционную динамику.

Несмотря на хорошо развитую теорию, механизмы колонизации, а также процессы, протекающие в популяциях колонистов на краю расширяющихся ареалов, слабо изучены по сравнению с динамикой резидентных *материнских популяций* (см. Словарь), особенно среди позвоночных (Kokko, López-Sepulcre, 2006; Chuang, Peterson, 2016; Welles, Dlugosch, 2019). Для того чтобы понять, какие фенотипические признаки влияют на тенденцию и способность особей к расселению и освоению новых территорий, с одной стороны, и какие демографические и генетические процессы происходят на волне экспансии — с другой, необходимо связать теоретические представления с эмпирическими исследованиями процесса колонизации, которых не хватает. Смещение ареалов и инвазии в ныне быстро меняющихся условиях среды открывают такие возможности (Kokko, López-Sepulcre, 2006; Rajora, 2019).

ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ: ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ КОЛОНИСТОВ

Предполагают, что склонность и способность к расселению и, соответственно, колонизации обусловлены индивидуально устойчивыми характеристиками: поведенческими, физиологическими, нейрофизиологическими и морфологическими признаками, генетически обусловленными и/или формирующимися в процессе развития. Если эти признаки или какие-то из них оказываются скоррелированы (что далеко не всегда удается обнаружить, см. ниже), то они образуют “синдром расселения” (dispersal syndrome, см. Словарь) (Clobert et al., 2001, 2009; Ronce, 2007; Cote et al., 2010; Matthysen, 2012; Ronce, Clobert, 2012; Chuang, Peterson, 2016).

Начало этим представлениям положило большое экспериментальное исследование Майерс и Кребса (Myers, Krebs, 1971). Исходя из идеи о том, что популяции животных представляют собой совокупность разнокачественных особей, они сравнили оседлых и расселившихся на искусственно освобожденные участки полевков двух видов (*Microtus pennsylvanicus* и *Microtus ochrogaster*) по целому набору признаков (масса тела, пол, возраст, репродуктивный статус, исследовательская активность, активность в открытом поле и агрессивность) и обнаружили существенные различия между резидентами и переселенцами. С развитием исследований *персональности* у животных (см. Словарь) в последние два десятилетия, и особенно в последние годы, интерес к этой теме быстро растет. Появляются теоретические обоснования, модели и новые данные о том, что при прочих равных условиях успех расселения определяется индивидуальными особенностями, и успешно расселяющиеся особи, обеспечивающие экспансию популяции, — это не случайное подмноже-

ство фенотипов материнской популяции (Bowler, Benton, 2005; Ronce, 2007; Clobert et al., 2009; Chuang, Peterson, 2016; Markov, Ivanko, 2022). При этом большинство эмпирических исследований проведено в экспериментальных условиях, тогда как в природных популяциях отдельные признаки синдрома расселения до сих пор были показаны лишь для небольшого числа видов (Duckworth, Badyaev, 2007; Sih et al., 2004; Bowler, Benton, 2005; Ronce, 2007; Cote et al., 2010; Debeffe et al., 2014).

Физические характеристики

Расселение, а тем более перемещение на дальние расстояния с пересечением матрикса, т.е. непригодных местообитаний, с последующим вселением в уже занятые или свободные от сородичей местообитания (колонизация) связаны с рисками и требуют значительных энергетических затрат. Исходя из этих соображений, одним из важных фенотипических признаков переселенцев считают хорошее физическое состояние, в частности крупный размер и большую массу тела (Cote et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016). Физические кондиции важны, как на первом этапе переселения — эмиграции, чтобы вынести тяготы дальнейшего пути, так и на последнем — на момент иммиграции в конкурентную среду или колонизации незнакомого пространства. Понятно, что затраты на перемещение, вселение и освоение нового участка могут ослабить физическое состояние настолько, что оно в итоге окажется хуже, чем у оставшихся в материнской популяции резидентов, но достаточным, чтобы успешно закрепиться на новом месте. Поэтому, строго говоря, сравнивать физические кондиции *иммигрантов* или *колонистов* с *резидентами* (см. Словарь) не всегда корректно. Например, у полуденных песчанок (*Meriones meridianus*) не было выявлено различий в массе тела между колонистами и резидентами материнской популяции с учетом пола и возраста (Чабовский и др., 2023). Однако неясно, говорит ли отсутствие различий о том, что будущие колонисты исходно не отличались от резидентов.

Тем не менее, поскольку физические параметры — удобные и легкие в измерении характеристики особи, сравнительных исследований, которые их оценивают корректно, т.е. на разных стадиях расселения, довольно много. Например, у сусликов *Spermophilus beldingi* расселяющиеся зверьки на момент эмиграции были тяжелее, чем не расселяющиеся (Holekamp, Sherman, 1989). В экспериментальном исследовании зеленые лягушки (*Rana clamitans*) которые колонизировали искусственно созданные пустые пруды, отличались более крупным размером от резидентов, населяющих пруды — источники эмиграции. Более того, размер тела увеличивался с дистанцией от материнской популяции, указывая, что более

крупные лягушки более успешны в колонизации на дальних расстояниях (Searcy et al., 2018). Другой пример — инвазия жаб-аг (*Rhinella marina*) в Австралии, где на волне экспансии было больше длинноногих особей (Phillips et al., 2006). Размер тела и конечностей может коррелировать с локомоторной активностью, так что более крупные особи, вероятно, способны преодолевать большие расстояния. Тогда на волне распространения теоретически можно ожидать более крупных особей по сравнению с обитателями центральных областей (Chuang, Peterson, 2016), подтверждением чему служат рассмотренные нами примеры эмпирических исследований.

Индивидуальные особенности поведения

Начиная с первых работ, посвященных синдрому расселения как совокупности устойчивых фенотипических признаков, основное внимание уделяли поведенческим особенностям расселяющихся особей (Myers, Krebs, 1971; Bekoff, 1977). С развитием теории персональности у животных и с экспоненциальным ростом числа эмпирических данных на эту тему в самых разных областях биологии в последние 20 лет (Васильева, 2021; Laskowski et al., 2022), эта теория стала одной из главных и в исследованиях расселения, колонизации, экспансии ареалов и инвазий (Clobert et al., 2001, 2009; Ronce, 2007; Ronce, Clobert, 2012; Carere, Gherardi, 2013; Chuang, Peterson, 2016; Duckworth et al., 2018).

Чаще всего склонность к расселению и способность к колонизации у представителей разных таксонов (беспозвоночные, рыбы, рептилии, птицы и млекопитающие) связывают с общей активностью, исследовательской активностью и смелостью (или шире — рискованным поведением, risk-taking behaviour) вместе (как “синдромом исследователя”) или по отдельности (Duckworth, Badyaev, 2007; Cote et al., 2010; Le Galliard et al., 2012; Debeffe et al., 2014; Chuang, Peterson, 2016; Duckworth et al., 2018). Например, у европейской косули (*Capreolus capreolus*) расселившиеся особи исходно демонстрировали более высокий уровень исследовательской активности и энергетического обмена по сравнению с филопатричными (Debeffe et al., 2014). Домовые мыши (*Mus musculus*) с более высокой исследовательской активностью впоследствии расселялись раньше менее активных в этом отношении (Krascow, 2003). Рыжие полевки-колонисты (*Myodes glareolus*) демонстрировали более высокий уровень подвижности и активности, чем оседлые полевки в материнских популяциях (Ebenhard, 1987). Однако связь “синдрома исследователя” с расселением подтверждается не всегда. Например, у полевок *Microtus pennsylvanicus* и *Microtus ochrogaster* расселившиеся самцы демонстрировали более низкую исследовательскую активность, чем резиденты, при том,

что сам признак был высоко индивидуально устойчив и воспроизводим в последовательных тестах (Myers, Krebs, 1971). У обыкновенной гамбузии (*Gambusia affinis*) “синдром исследователя”, объединяющий скоррелированные и устойчивые во времени индивидуальные признаки (общую активность, исследовательское поведение и смелость), не был связан с дистанцией расселения (Cote et al., 2010a).

Один из знаменитых примеров в этой области — серия работ по результатам многолетнего изучения расселения в зависимости от индивидуальных различий в поведении у больших синиц (*Parus major*) в природной популяции в Нидерландах (Verbeek et al., 1994; Dingemanse et al., 2003; van Oers et al., 2004; Fidler et al., 2007). Сначала авторы показали, что исследовательская активность и смелость (склонность к рискованному поведению) особей коррелируют друг с другом. Более того, оказалось, что оба эти признака — устойчивые индивидуальные характеристики, изменчивость которых в последовательных тестах у одной особи меньше, чем их изменчивость между разными особями (Verbeek et al., 1994). Корреляция индивидуально устойчивых поведенческих признаков — надежный критерий поведенческого синдрома (Sih et al., 2004). Далее было показано, что в природной популяции исходный уровень исследовательской активности молодых и их родителей коррелирует с дистанциейnatalного расселения и выше у иммигрантов, чем резидентов (Dingemanse et al., 2003). Затем, проведя в лаборатории отбор синиц в четырех поколениях, авторы получили две линии — активно исследующих и смелых птиц, а также птиц несмелых, с низким уровнем исследовательской активности — и доказали, что эти признаки генетически связаны и наследуемы (van Oers et al., 2004). И наконец, они нашли генетическую основу межиндивидуальной изменчивости исследовательской активности, показав, что ее уровень определяется полиморфизмом гена дофаминавого рецептора, Drd4, некоторые варианты однонуклеотидных замов в котором коррелируют со склонностью к поиску новизны и рискованному поведению (Fidler et al., 2007). Впрочем, более позднее исследование, хотя и подтвердило зависимость между полиморфизмом Drd4 и исследовательской активностью в той же популяции синиц, не обнаружило ее в трех других популяциях, что запутывает представления о связи Drd4 со склонностью к расселению (Korsten et al., 2010). Тем не менее с полиморфизмом гена дофаминавого рецептора связывают и дистанцию расселения людей из Африки: чем выше частота аллелей 2R и 7R в полиморфном участке гена в популяциях разных народов, тем дальше они расселились за пределы Африки (Matthews, Butler, 2011). Та же закономерность показана для племен Южной Америки, где частота аллелей “поиска новизны” гена Drd4

коррелировала не только с дистанцией расселения, но и с образом жизни в недавнем прошлом: среди некогда охотников и собирателей она была выше, чем у племен, занимавшихся сельским хозяйством (Tovo-Rodrigues et al., 2010).

Связь расселения с агрессивностью и социальностью как чертами личности исследована хуже, а результаты исследований более разнородны и противоречивы (Le Galliard et al., 2012). С одной стороны, менее агрессивные особи с большей вероятностью будут вытеснены за пределы поселения или популяции в результате локальной конкуренции за ресурсы или партнеров. С другой стороны, агрессивность должна способствовать успешному закреплению в новой популяции или сообществе, обеспечивая более высокую конкурентоспособность на внутри- и межвидовых уровнях (Clobert et al., 2009; Cote et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016). Так, у западных сиалий (*Sialia mexicana*) агрессивность и склонность к расселению — это устойчивые индивидуальные признаки, связанные фенотипически и генетически. В результате, на волне расширения ареала более агрессивные птицы встречаются чаще, облегчая дальнейшую колонизацию и вытеснение местного близкого вида (Duckworth, Badyaev, 2007; Duckworth, Kruuk, 2009). При этом на фенотип колониста влияют материнские эффекты, а именно порядок откладки яиц, который определяет изменчивость выросших птенцов в агрессивности и склонности к расселению. Самцы, вылупляющиеся из первых отложенных самкой яиц в кладке (“ранние самцы”), крупнее, более агрессивны и расселяются далеко, в отличие от более мелких, миролюбивых и филопатричных самцов, вылупляющимися последними (“поздние самцы”). Более того, когда ресурсы ограничены, а конкуренция за места гнездования высокая, самки производят больше “ранних самцов” — потенциальных эмигрантов и колонистов и, наоборот, — больше филопатричных “поздних самцов”, когда конкуренция низкая. В основе этой цепочки последовательных эффектов, влияющих на фенотип потомства, лежит гормональный фон матери, задаваемый внешними условиями (конкуренцией за ресурсы), а ее следствием — эмиграция и колонизация новых территорий агрессивными птицами с последующим снижением агрессивности в череде поколений колонистов в условиях низкой конкуренции в колониях (Duckworth, 2009; Duckworth et al., 2015). Более высокая агрессивность расселяющихся особей отмечена также у полевок разных видов, хотя и не у всех (Le Galliard et al., 2012a). В нескольких исследованиях была найдена генетическая основа корреляции между агрессивностью и расселением (Zera, Brisson, 2012). В частности, у макак-резусов и домовых мышей было обнаружено, что склонность к расселению связана с заменами в полиморфном некодирующем участке гена транспортера серотонина SLC6A4,

контролирующего агрессивное поведение (Trefilov et al., 2000; Krackow, Konig, 2008).

Более редки исследования роли социальности как индивидуальной черты поведения в расселении и колонизации, а их результаты еще более противоречивы. Бекофф в 1977 г. (Beckoff, 1977) предложил “гипотезу социальной сплоченности” (the social cohesion hypothesis), которая предсказывала, что более социализированные, более интегрированные в социальное окружение особи будут менее склонны к расселению. Она была подтверждена при исследовании желтобрюхих сурков (*Marmota flaviventris*), у которых самки, более вовлеченные в социальные взаимодействия в группе, впоследствии покидали группу с меньшей вероятностью, чем самки, избегающие партнеров по группе (Blumstein et al., 2009). Самки красно-серых полевок (*Myodes rufocanus*), расселившиеся на большие дистанции, активнее избегали конспецификов после расселения, чем более филопатричные самки (Ims, 1990). Низкая социальность коррелировала с дистанцией расселения у обыкновенной гамбузии, так что на волне экспансии было больше асоциальных особей (Cote et al., 2010a). Недавний обзор имеющихся немногочисленных работ показывает, что в целом более социальные особи более склонны к филопатрии (Taborsky, 2021), однако исключения из этого правила не редки (Clobert et al., 2009; Cote et al., 2010; Le Galliard et al., 2012).

В целом, можно заключить, что эмпирические данные подтверждают, хотя и далеко не всегда, что устойчивые генетически обусловленные индивидуальные поведенческие признаки (черты личности) определяют склонность и способность особей к расселению и могут играть свою роль в экспансии популяций и колонизации. К этим признакам, прежде всего, относятся общая активность, исследовательская активность и смелость, часто формирующие синдром связанных признаков, что предполагает наличие некой единой основы (Sih et al., 2004). Роль социальности и агрессивности в определении склонности и способности к расселению остается неясной, возможно в силу очень разных мотивационных основ и того, и другого поведения, меняющихся в зависимости от ситуации. Кроме того, оценки агрессивности и социальности в тестах и сами тесты значительно менее стандартизированы, чем измерения активности, исследовательского поведения или смелости в стандартных тестах открытого поля, тестах на новизну, испуг или выход из укрытия — обычных и довольно унифицированных процедур в исследованиях личности (Krebs et al., 2019; Laskowski et al., 2022). Вариативность процедур и способов оценки поведенческих признаков может вносить свой вклад в неоднородность и противоречивость результатов.

Несмотря на значительный интерес к теме и ее востребованность, исследований роли персо-

нальности в расселении, колонизации и экспансии ареалов до сих пор очень мало, и в основном это экспериментальные данные (Chuang, Peterson, 2016). Причина понятна: непросто наблюдать за расселением особей и распространением популяции в природе и одновременно оценивать индивидуальные поведенческие особенности резидентов и мигрантов. Более того, для этого надо оказаться в нужном месте в нужное время. Связанная с этим проблема — необходимость повторных измерений особей до и после расселения или, хотя бы, до расселения. В ином случае трудно, если возможно, связать разницу в поведении между колонистами и резидентами материнской популяции с разницей в их индивидуальных свойствах, а не в условиях “на родине” и “в колонии”. Например, в цитированной выше работе про больших синиц (Dingemanse et al., 2003) остается неясным, связана ли большая исследовательская активность, показанная в стандартном тесте иммигрантами по сравнению с местными резидентами, с исходно присущим им, еще до расселения, любопытством или это результат повышенной мотивации к исследованию в новой среде? Справедливости ради, надо отметить, что авторы в другой своей работе (van Oers et al., 2004) доказали наследуемость любопытства у больших синиц. В обзоре 20 сравнительных исследований персональности у резидентов и переселенцев (Cote et al., 2010) поведение переселенцев до расселения было оценено в 13 работах, после расселения — в 10 и лишь в 4 как до, так и после расселения. Таким образом, неоднородность и противоречивость результатов исследований персональности в связи с расселением и колонизацией во многом проистекают из дефицита и методологических трудностей наблюдений, особенно в природных популяциях.

Уровень глюкокортикоидов, стресс-реактивность и поведение

Межиндивидуальные различия в поведении — признаки персональности — могут быть связаны на проксимальном уровне с индивидуальными различиями в гормональном ответе на стресс (Clobert et al., 2009; Ronce, Clobert, 2012). В частности, в нескольких работах проверяли, как соотносится стресс-реактивность с такими особенностями поведения, как смелость и исследовательская активность, которые в свою очередь связывают со склонностью и способностью к расселению и колонизации (Koolhaas et al., 1999; Carere et al., 2003; Cote et al., 2010). Например, у смелых и активно исследующих особей большой синицы (*Parus major*) уровень кортикостерона после социального стресса повышался меньше, чем у робких и мало исследующих птиц (Carere et al., 2003). Более низкие уровни глюкокортикоидов в экскрементах были зарегистрированы у смелых

особей суслика Ричардсона (*Urocitellus richardsonii*), в то время как исследовательская активность не зависела от концентрации глюкокортикоидов (Clary et al., 2014).

Вместе с тем расселяющиеся особи могут демонстрировать более высокую стресс-реактивность. Связь между уровнем подъема кортикостерона в ответ на стрессор и исследовательской активностью была проверена в популяции домового воробья (*Parus domesticus*), в Кении, где он захватывает новые области. Оказалось, что и уровень исследовательской активности, и сила реакции на стресс увеличивались с дистанцией от центра популяции к переднему краю ее распространения (Liebl, Martin, 2012). Авторы считают, что повышенная стресс-реактивность помогает осваивать новые пространства, позволяя лучше идентифицировать, различать и запоминать стрессоры в незнакомой среде.

Было также обнаружено, что склонность к расселению может зависеть от уровня гормонов стресса у матери (Meylan, Clobert, 2005; Cote et al., 2010). Например, у живородящих ящериц (*Lacerta vivipara*) хронически высокий уровень кортикостерона у матери негативно сказывался на расселении потомства, ухудшая его физическое состояние (Meylan et al., 2002). В другом недавнем исследовании грызунов (Kameneva et al., 2022) была обнаружена обратная закономерность. Было показано, что стресс, испытываемый матерью, повышает уровень серотонина в плаценте и плоде, что приводит к сокращению размера медулы надпочечников, вызывая устойчивые и необратимые изменения в поведении у потомства. Дети таких матерей демонстрировали более низкие уровни агрессивности, территориальности, возбудимости и стресс-реактивности. Более того, сокращение размера медулы у мигрантов по сравнению с резидентами было обнаружено в природной популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) на фоне пика численности, т.е. высокого уровня внутривидового стресса.

Таким образом, глюкокортикоиды могут влиять как на поведенческий профиль (агрессивность, активность, социабельность), так и на склонность к расселению и, тем самым, потенциально служат проксимальным механизмом, связывающим персональность со склонностью к расселению и колонизации (Cote et al., 2010). Тем не менее связь уровня глюкокортикоидов с поведенческим синдромом расселения обнаруживается далеко не всегда (Ronce, Clobert, 2012). Например, у мухоловок-белошеек (*Ficedula albicollis*) уровень кортикостерона не коррелировал ни с реакцией на новизну, ни с агрессивностью, ни с решительностью — скоррелированными индивидуальными признаками, характерными для расселяющихся особей (Garamszegi et al., 2012a). Схожие отрицательные результаты получены в природной популяции суслика Белдинга (*Urocitel-*

lus beldingi) (Dosmann et al., 2015). Общая активность, исследовательская активность и смелость демонстрировали устойчивые межиндивидуальные различия и коррелировали друг с другом, формируя поведенческий синдром. Уровень глюкокортикоидов также был индивидуален, т.е. демонстрировал устойчивость и различался между особями, однако он не коррелировал ни с одним из поведенческих признаков. Авторы приходят к заключению, что индивидуальные поведенческие признаки относительно консервативны и независимы от состояния особи.

Очевидно, что исследование стресс-реактивности, которая может определять черты персональности и склонность к расселению, — чрезвычайно трудная задача, что объясняет противоречивость данных. Во-первых, уровень глюкокортикоидов очень изменчив и, хотя показано, что он может быть индивидуален (Dosmann et al., 2015), оценить его устойчивость как индивидуальное свойство очень трудно, поскольку он зависит от множества внешних и внутренних факторов. Это требует выверенных высоко стандартизированных условий, чего трудно добиться не только в природных, но и в экспериментальных популяциях.

Возникает вопрос — насколько универсальны и устойчивы признаки синдрома расселения? Как они меняются, если меняются, на протяжении жизни, и в какой степени они видоспецифичны? Значительная часть набора признаков, определяющих склонность и способность к расселению и колонизации, была сформирована *a priori*, исходя из теоретических соображений и здравого смысла: крупный размер, смелость, высокая активность и подвижность, любопытство, агрессивность и пр. Соответственно их считают достаточно универсальными для разных таксонов. Более того, пусть и не всегда, но эти признаки удается обнаружить при исследовании разных организмов — от членистоногих до млекопитающих (Clobert et al., 2009, 2012; Ronce, Clobert, 2012; Chuang, Peterson, 2016), что подкрепляет представление об их универсальности. С другой стороны, результаты, полученные при исследовании разных видов, противоречивы (см. выше), а в значительной части работ не удалось показать различия между расселяющимися особями или колонистами и резидентами (Chuang, Peterson, 2016). Это подвергает сомнению всеобщую универсальность признаков, связанных с расселением, и предполагает, что они могут быть видоспецифичны. Однако нам неизвестны специальные сравнительные исследования на эту тему. Сравнительных исследований персональности и поведенческих синдромов вообще очень мало, а мета-анализ показал, что степень выраженности синдромов видоспецифична (Garamszegi et al., 2012). Можно ожидать, что, имея общие черты, синдром расселения и синдром колониста (см. ниже) или отдельные их признаки будут варьировать в зависимости от

биологии вида, в частности от жизненной стратегии, социальности, параметров годового цикла, темпа жизни.

Существование устойчивых генетически обусловленных индивидуальных признаков, связанных со склонностью к расселению и колонизации, сейчас вызывает мало сомнений, хотя их далеко не всегда удается обнаружить (Chuang, Peterson, 2016). Другой вопрос — насколько они, как и другие черты персональности, пластичны и могут меняться в зависимости от стадии онтогенеза, текущего состояния особи, контекста и условий (Clobert et al., 2009). Ответ — пластичны (например, межиндивидуальная изменчивость объясняет менее 40% общей изменчивости поведения (Bell et al., 2009)), но степень пластичности тоже индивидуальна, так что устойчивость поведения в сочетании с ее пластичностью формируют “поведенческие нормы реакции особей” (*behavioural reaction norms of individuals*) (Dingemanse et al., 2010; O’Dea et al., 2022).

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ УРОВЕНЬ

Демографические аспекты колонизации

Теория и некоторые эмпирические исследования говорят, что состав колонистов — это не случайная выборка из материнской популяции, а их особенности могут специфически влиять на пространственно-временную динамику популяций. И наоборот: популяционные процессы в колониях могут вызывать изменения в жизненных циклах населяющих их особей (Ronce, 2007; Clobert et al., 2009; Amundsen et al., 2012; Chuang, Peterson, 2016). Однако динамика демографической структуры в процессе колонизации и последствия смещения демографического состава популяции колонистов для ее устойчивости изучены на практике плохо, что связано с недостатком прямых наблюдения за процессом колонизации в реальном времени (Welles, Dlugosch, 2019).

Половозрастная структура

Обычно считают, что молодые особи более склонны к расселению, потому что менее конкурентоспособны по сравнению с взрослыми (Hamilton, May, 1977; Шилов, 1998), и, оставляя место недавнего рождения, они теряют меньше, чем взрослые, имеющие постоянный и давно освоенный, “проверенный жизнью” участок (Clark, 1994). Поэтому можно ожидать, что среди колонистов будет больше молодых. Однако связь между возрастом и расселением не такая однозначная. Например, для разных видов полевок показано, что ни доля эмигрантов, ни дистанция расселения не зависит от возраста (Le Galliard et al., 2012a).

Дифференцированное по полу расселение вносит свой вклад в смещение состава популяции ко-

лонистов. Так, у млекопитающих, как правило, чаще и дальше расселяются самцы, тогда как самки более филопатричны (Greenwood, 1980). Соответственно, теоретически можно ожидать, что филопатрия самок будет смещать соотношение полов в популяциях колонистов в пользу самцов (Bowler, Benton, 2005; Clobert et al., 2012; Li, Kokko, 2019). Строго говоря, это ожидание оправдано лишь отчасти: большая или меньшая склонность самцов и самок к расселению в первую очередь будет определять соотношение полов среди *эмигрантов*, т.е. на первом этапе расселения. Тогда как половой состав колонистов зависит, кроме того, от дифференцированного по полу успеха на последующих этапах (в процессе *перемещения* и *вселения* в новое местообитание) (Bowler, Benton, 2009), которые изучены значительно хуже (Le Galliard et al., 2012a).

Кроме того, соотношение полов среди колонистов может определяться разной склонностью самцов и самок к перемещению на короткие или длинные дистанции. Расселение самцов у млекопитающих традиционно связывают с конкуренцией за партнеров и избеганием инбридинга: при условии, что самки филопатричны, выселение самцов с natalного участка увеличивает доступ к неродственным самкам, снижая конкуренцию (Greenwood, 1980; Wolff, 1994). При этом доступность неродственных самок будет увеличиваться сразу по мере увеличения расстояния от natalного участка, минимизируя риск инбридинга уже на небольших дистанциях даже в пределах natalного поселения (Batova et al., 2021). Самки, в отличие от самцов, конкурируют в большей степени не за партнеров, а за ресурсы (корм и/или места размножения — Andersson, 1994) и сильнее зависят от родственных связей (Wolff, 1994). Поэтому склонность к расселению у них выражена меньше: выселение с родного участка разрывает родственные связи и совсем не гарантирует доступ к большему количеству ресурсов, по сравнению с количеством уже имеющихся. Однако, если локальная плотность и конкуренция за ресурсы очень высоки, то переселение может оказаться выгодным. При этом подходящие условия с большей вероятностью можно найти на дальних расстояниях, в другом поселении или в вакантном местообитании. Таким образом, причины расселения на короткие и длинные дистанции различаются, определяя различия между полами в дистанции расселения (Ronce et al., 2001; Rousset, Gandon, 2002). Для самцов теоретически должно быть более характерно расселение на короткие дистанции, обеспечивающее избегание инбридинга, а для самок — расселение на дальние дистанции, позволяющее избегать переуплотнения и конкуренции за ресурсы, способствуя тем самым колонизации новых местообитаний (Ronce et al., 2001; Fontanillas et al., 2004; Lawson Handley, Perrin, 2007). Поэтому самок называют “колони-

зирующим полом” (Kerth, Petit, 2005; Gauffre et al., 2009).

Эти теоретические соображения были подтверждены на практике. Например, у полевых мышей *Trichosurus vulpecula* перемещения между поселениями были более характерны для самцов, тогда как в колонизации свободных местообитаний самцы и самки участвовали в равной степени (Ji et al., 2001). Среди грызунов у видов, способных быстро восстанавливать численность после депопуляции, значительный вклад в заселение свободных местообитаний вносят беременные самки, в отличие от видов, не способных к быстрому восстановлению (Щипанов, 2003). В экспериментальном исследовании обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) (Gauffre et al., 2009) было показано, что самцы, хотя и расселялись значительно чаще самок, перемещались в основном внутри поселений и реже между поселениями (расстояние между поселениями в среднем равнялось 12,7 км). Расселяющиеся самки, наоборот, в подавляющем большинстве случаев сменяли поселение и очень редко оседали в его пределах. Однако большая, чем у самцов, склонность самок к перемещениям на дальние расстояния не всегда находит подтверждение. Так, анализ пологоспецифичных генетических маркеров у землероек *Sorex antinorii* показал обратную зависимость дистанции расселения от пола: расселение на дальние расстояния было сильно смещено в пользу самцов, тогда как на локальном уровне чаще расселялись самки (Yannic et al., 2012). У белозубок *Crocodylus russula* расселение внутри популяции также было смещено в сторону самок, однако между популяциями оно было сбалансировано между полами (Fontanillas et al., 2004).

Таким образом, дифференцированная по полу склонность к расселению, зависящая от дистанции, разный успех расселения у самцов и самок, а также стохастические эффекты (Miller et al., 2011; Miller, Inouye, 2013) приводят к тому, что соотношение полов на переднем крае экспансии может быть сильно смещено в сторону того или иного пола или может быть примерно равным. Были предложены математические модели экспансии популяций в зависимости от степени полового диморфизма в расселении, которая определяет соотношение полов на волне распространения и, соответственно, скорость ее движения (Miller et al., 2011; Shaw et al., 2018). Эти теоретические модели были подтверждены в исследовании расширения ареала у бабочек, смоделированного в экспериментальных условиях. При этом оказалось, что при смещении расселения в сторону самок скорость распространения популяции увеличивалась, нивелируя стохастические колебания в соотношении полов в зоне экспансии (Miller, Inouye, 2013). Согласно результатам упомянутого выше экспериментального исследования обыкновенных полевок, несмотря на то, что самки пе-

ремещались на большие расстояния, среди иммигрантов все равно было больше самцов, поскольку они расселялись интенсивнее (Gauffre et al., 2009). В основном исследования соотношения полов на волне экспансии носят теоретический характер, реже — экспериментальный, а прямых наблюдений в природных популяциях практически нет.

Размножение, динамика популяции на волне экспансии и особенности жизненного цикла колонистов

Сильное смещение соотношения полов в пользу того или иного пола в сочетании с низкой плотностью на волне экспансии может негативно влиять на интенсивность размножения, рост и распространение популяции колонистов за счет демографического эффекта Олли — дефицита партнеров противоположного пола (Courchamp et al., 1999; Gascoigne et al., 2009; Miller et al., 2011; Li, Kokko, 2019). Трудность найти партнера может замедлить, отложить или вовсе остановить экспансию популяции. Этот эффект усиливается особенностями брачных отношений: у моногамных видов выбор партнеров сильно ограничен, и в этом отношении виды с полигиноандрией имеют большое преимущество и более успешны в колонизации при прочих равных условиях (Shaw et al., 2018). Учитывая, что у животных с конвенциональными половыми ролями самки, как правило, — лимитирующий пол (Andersson, 1994), смещение полов в сторону самок в популяции колонистов ускоряет экспансию популяции (Miller, Inouye, 2013).

Низкая плотность, ниже емкости среды — неотъемлемая черта популяции на границе расширяющегося ареала, и сама по себе, безотносительно смещенного соотношения полов, может сдерживать экспансию в результате действия популяционного эффекта Олли (Allee et al., 1949; Courchamp et al., 1999, 2008; Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019). В соответствии с принципом Олли падение плотности ниже критического порога нарушает отрицательную обратную связь между плотностью и ростом численности. В этом случае низкая плотность приводит не к росту, а к дальнейшему падению численности по принципу положительной обратной связи, что может привести либо к фиксации численности на очень низком уровне (слабый эффект Олли), либо к коллапсу популяции (сильный эффект Олли, Courchamp et al., 1999). Если на переднем крае волны экспансии плотность оказывается ниже критического значения, эффект Олли будет сдерживать распространение популяции (Chuang, Peterson, 2016). Из этого следует простое правило: экспансия популяции свидетельствует об отсутствии сильного эффекта Олли на ее границах.

Однако если низкая плотность на волне распространения не достигает пороговой низкой величины, можно ожидать обратного эффекта — интенсивного размножения, роста и дальнейшей экспансии популяции, поскольку негативное влияние плотности на рост численности, характерное для насыщенного особями ядра популяции, будет ослаблено (“escape from negative density dependence”). Положительный эффект низкой плотности будет действовать до тех пор, пока численность не достигнет емкости среды, или иные, внешние, факторы, например, пресс конкурентов, хищников или паразитов не остановит экспансию (Burton et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019).

Например, у полуденных песчанок (*Meriones meridianus*), расширяющих сейчас свой ареал в Калмыкии в связи с новым циклом опустынивания (Суркова и др., 2022), фертильность самок в зоне экспансии оказалась выше, а состав населения моложе, чем в материнской популяции (Чабовский и др., 2023). Более высокая продуктивность песчанок-колонистов может быть обусловлена как более интенсивным размножением, так и лучшей выживаемостью молодых за счет ослабленной конкуренции, меньшего пресса хищников и паразитов, что считают одной из причин эмиграции животных из материнских популяций (Chuang, Peterson, 2016). Действительно, песчанки в колониях были практически свободны от блох в отличие от резидентов в материнской популяции, где зараженность составляла 20–30%, что говорит не только о низкой паразитарной нагрузке, но и низком риске развития эпизоотий. Высокая фертильность самок и молодость популяции колонистов на волне экспансии свидетельствуют о том, что она не испытывает негативных последствий низкой численности (эффект Олли), и хорошо объясняют ее быстрый рост и распространение (Чабовский и др., 2023).

Градиент плотности в расширяющихся популяциях (высокая плотность в насыщенных местообитаниях в ядре, и низкая, ниже емкости среды в зоне колонизации) создает условия, благоприятствующие разным жизненным стратегиям, *r* или *K* (MacArthur, Wilson, 1967; Reznick et al., 2002), в разных частях популяции: *r*-стратегии с быстрым жизненным циклом, высокой продуктивностью и низкой конкурентоспособностью в зоне экспансии и альтернативной *K*-стратегии в насыщенном ядре популяции (Burton et al., 2010; Amundsen et al., 2012). Таким образом, в теории “синдром колониста” (см. Словарь) должен объединять, с одной стороны, склонность к расселению, а с другой — особенности жизненного цикла, связанные с обитанием в ненасыщенных местообитаниях: раннее развитие и созревание, а также высокую плодовитость, что определяет быстрый рост популяции колонистов (Ronce, Clobert, 2012). Эти теоретические соображения

были подтверждены в некоторых моделях и редких эмпирических исследованиях.

Используя индивидуально-ориентированную модель, Бертон с соавторами (Burton et al., 2010) показали, что эффект низкой плотности в зоне экспансии приводит к отбору на склонность к расселению и одновременно к формированию признаков *r*-стратегии: увеличению вклада в репродукцию за счет снижения конкурентоспособности. В ядре расширяющейся популяции или в пределах стационарного ареала склонность к расселению и интенсивность размножения падают, а конкурентоспособность растет, в соответствии с *K*-стратегией.

Изучение колонизации озер европейской ряпушкой (*Coregonus albula*) в Норвегии в течение 20 лет показало, что рыбы в популяции колонистов были мельче, моложе, росли медленнее, созревали раньше, были более плодовиты, а смертность среди них была выше, чем в популяции-источнике (Amundsen et al., 2012). При этом с течением времени, размер и скорость роста колонистов уменьшались в отличие от обитателей материнской популяции. Эти результаты согласуются с теоретическими моделями, предсказывающими, что низкая плотность и низкая конкуренция на краю расширяющегося ареала должны благоприятствовать *r*-стратегии и быстрому темпу жизни: большим затратам на репродукцию за счет меньших затрат на соматические нужды (Burton et al., 2010; Amundsen et al., 2012).

Генетические и эволюционные последствия колонизации

Следующий важный вопрос — какие генетические процессы вызывает расширение ареалов и колонизация новых пространств? Как экспансия вида влияет на генетическую структуру популяции, ее динамику и дифференциацию? Изучение генетических процессов, происходящих во время расширения ареала и в результате инвазий, позволяет понять эволюционные последствия этих событий, которые происходят все чаще и чаще (Chuang, Peterson, 2016; Welles, Dlugosch, 2019).

Расширение ареала может приводить к возникновению градиентов частот аллелей нейтральных локусов, способствовать распространению редких вариантов на колонизированных территориях, формировать генетическую структуру видов, приводить к смешению генотипов и возникновению новых адаптаций (Excoffier et al., 2009). До сих пор большая часть наших знаний о том, как генетическая структура изменяется во времени и пространстве при расширении ареала, была получена из моделей, симуляций и экспериментов в микро- и мезомасштабе (Williams et al., 2019). Для того чтобы проверить действие этих закономерностей в природных популяциях, которые ор-

ганизованы более сложно, необходимы эмпирические исследования, которых не хватает (Graciá et al., 2013; Welles, Dlugosch, 2019).

Недавние достижения в популяционной генетике и необходимость понять и объяснить процессы расширения ареалов видов и их последствия стимулировали дальнейшее развитие специальной области знаний — генетики колонизации, возникшей более 50 лет назад (Baker, Stebbins, 1965; Lewontin, 1965). Ее основная задача — выявление механизмов, лежащих в основе генетической дифференциации популяций и эволюционных изменений в процессе колонизации (Rajora, 2019; Welles, Dlugosch, 2019). Генетика колонизации предсказывает, что распространение генотипов из исходных популяций на новые территории часто должно быть связано со значительными изменениями генетической структуры, вызванными дрейфом (эффектами основателя и бутылочного горлышка, серфинга аллелей), а также адаптациями к новой среде (Baker, Stebbins, 1965; Nei et al., 1975; Excoffier et al., 2009; Barrett, 2015). Понимание генетических и эволюционных аспектов колонизации играет центральную роль в решении многих открытых вопросов биологии распространяющихся и инвазивных видов, в частности вопроса о том, какие факторы могут способствовать или препятствовать успеху колонистов. Эти вопросы обычно касаются роли, которую играет каждый из основных механизмов эволюции (отбор, поток генов, генетический дрейф и мутации) в формировании фенотипов колонистов в новой среде обитания (McEachern et al., 2011; Welles, Dlugosch, 2019).

Теория популяционной генетики колонизации хорошо разработана и ставит много важных и до сих пор открытых вопросов на каждом этапе процесса колонизации (Welles, Dlugosch, 2019):

— Каковы масштабы эффектов бутылочного горлышка, основателя и инбридинга в уже укоренившихся популяциях колонистов?

— Смешиваются ли генотипы из разных источников, и существует ли поток генов между разными линиями колонистов?

— Какие адаптации возникают на волне распространения популяции?

Дрейф

Как в процессе основания колонии, так и в процессе ее дальнейшей экспансии небольшой эффективный размер популяции, низкое генетическое разнообразие и/или инбридинг на волне распространения могут вызвать сильный дрейф генов. Прохождение через бутылочное горлышко во время колонизации и серийные эффекты основателя могут уменьшать генетическое разнообразие, способствовать инбредной депрессии (Nei et al., 1975; Frankham, 1995; Williams et al., 2019) и

препятствовать способности популяции адаптироваться к изменениям окружающей среды (Frankham et al., 1999; Hale, Briskie, 2007). Поэтому вопрос о том, какова сила этих эффектов и достаточна ли она для того, чтобы препятствовать успешной колонизации и/или адаптации колонистов к новым условиям — один из важных вопросов современной экологии и генетики колонизаций (Welles, Dlugosch, 2019).

Математические и имитационные модели распространения популяции подтверждают, что расширение ареала может создавать градиенты частот аллелей, вызванные повторяющимися эффектами основателя при ограниченном потоке генов и в отсутствие смешения генотипов (Excoffier et al., 2009). Обычно эти эффекты изучают с помощью методов исторической демографии по их генетическим следам в прошлом, методов моделирования или в экспериментальных популяциях (Williams et al., 2019). Прямые исследования эффектов дрейфа в природных популяциях до, во время и после прохождения через демографическое бутылочное горлышко, основанные на использовании подробных генетических и демографических характеристиках резидентов и иммигрантов, очень редки даже для резидентных популяций (McEachern et al., 2011).

В своем исследовании расселения людей из Африки Deshpande et al. (2009) обнаружили, что уменьшение числа основателей усиливает совокупный эффект бутылочного горлышка, что исходит генетического разнообразия, которое резко падает по оси расширения ареала. Экспансия рыжих полевок (*Myodes glareolus*) в Северной Ирландии сопровождалась снижением аллельного разнообразия и гетерозиготности вдоль оси расширения ареала в результате последовательных эффектов основателя и стохастических процессов (White et al., 2013). Таким образом, уменьшение генетического разнообразия вдоль пространственной оси — один из признаков расширения ареала и индикатор его направления. Вместе с тем модели показывают, что положительная связь между плотностью и расселением, способствующая постоянному притоку иммигрантов из переплотненного ядра популяции, может ослаблять дрейф, увеличивая генетическое разнообразие на волне экспансии (Birzu et al., 2019).

Другой эффект генетического дрейфа во время колонизации — это “аллельный серфинг” (см. Словарь), при котором частота исходно редких аллелей (или мутаций), оказавшихся случайно на переднем крае волны экспансии, растет в соответствии с силой дрейфа, а не отбора. В этом случае гомозиготность будет расти, а потеря генетического разнообразия может вызвать генетический дрейф в том же направлении, что и колонизация. Тогда исходно редкие аллели, даже вредные, будут распространяться дальше и могут зафиксироваться, что будет снижать приспособ-

ленность популяции колонистов и маскировать признаки локальной адаптации (Hallatschek, Nelson, 2008; Excoffier et al., 2009; Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019). При этом на разных участках волны экспансии могут быть подхвачены разные аллели и тогда генетическая дифференциации на переднем крае усиливается (Excoffier, Ray, 2008; Peischl et al., 2015). Соответственно, с расширением ареала должен увеличиваться и индекс фиксации для всей популяции (Excoffier et al., 2009).

Исследование эффектов серфинга аллелей важно как для понимания закономерностей генетической дифференциации популяций и эволюционных процессов в ходе колонизации, так и механизмов устойчивости и распространения популяций инвазивных видов (Welles, Dlugosch, 2019). Тем не менее теоретически хорошо обоснованные эффекты аллельного серфинга во время колонизации исследовали в единичных эмпирических работах (Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019). В частности, аллельный серфинг наблюдали в популяциях рыжих полевок (White et al., 2013, см. выше) и черепах *Testudo graeca* из северной Африки, колонизировавших северо-восток Испании (Graciá et al., 2013). Авторы обнаружили снижение генетического разнообразия вдоль оси расширения ареала в Испании, клинчатую изменчивость частот аллелей, распространение исходно редких африканских аллелей, которые стали обычными в краевых популяциях, и большую пространственную дифференциацию генетической структуры в зоне экспансии по сравнению с исходным ареалом — признаки аллельного серфинга.

Негативные последствия эффектов основателя, прохождения через бутылочные горлышки, последствия аллельного серфинга в процессе колонизации могут быть ослаблены потоком генов между разными генетически дифференцированными популяциями колонистов, притоком иммигрантов из ядра популяции и смешением генотипов (admixture), происходящих из разных материнских популяций. Все в целом и по отдельности будет способствовать восстановлению разнообразия, утраченного на фронте распространения в результате дрейфа (Blackburn et al., 2015; Welles, Dlugosch, 2019). Поток генов между колонизирующими популяциями, происходящими из разных исходных популяций, может сильно влиять на генетику и успех колонистов (Sakai et al., 2001; Kolbe et al., 2004; Lavergne, Molofsky, 2007). Более того, теоретически, поток генов в сочетании со смешением генотипов колонистов из популяций с разным происхождением может обеспечить очень благоприятные генетические комбинации (Welles, Dlugosch, 2019).

Отбор

Переселение в новые местообитания — важное условие для успешного размножения, и поэтому склонность и способность особей к расселению может подвергаться сильному отбору на краю ареала и эволюционировать (Kokko, López-Sepulcre, 2006). Один из признаков, способствующих расселению, — крупный размер тела и более длинные конечности, позволяющие перемещаться дальше и быстрее. Эти теоретические соображения были подтверждены до сих пор немногочисленными примерами эволюции признаков, связанных с расселением, в процессе колонизации новых областей. Так, в популяции кустарниковых сверчков на фронте расширяющегося ареала в Соединенном Королевстве больше длиннокрылых особей, способных к более длительным перелетам, что еще сильнее способствует распространению популяции (Simmons, Thomas, 2004). Пашенные полевки (*Microtus agrestis*), колонизирующие острова Стокгольмского архипелага, крупнее, а их конечности длиннее относительно размера тела, чем у полевок на материке. Оба параметра увеличиваются с дистанцией от материка и генетически обусловлены (Forsman et al., 2011). В исследовании процесса колонизации кумжой (*Salmo trutta* — один из самых инвазивных в мире видов) островов архипелага Кергелен в Индийском океане, который прослежен от самого начала в течение 60 лет, было обнаружено, что рыбы, заселяющие пустые реки, крупнее, чем в материнских популяциях, однако в следующих поколениях размер уменьшается. Крупный размер рыб-первопоселенцев связывают с их большей способностью к расселению, а последующее уменьшение размера — с отбором в условиях постепенно растущей плотности (Aulus-Giacosa et al., 2021).

Знаменитый пример быстрой эволюции, связанной с расширением ареала, — жабы-аги (*Bufo marinus*), завезенные в Австралию и быстро распространившиеся по континенту. На переднем крае волны экспансии больше длинноногих жаб, и они успешнее расселяются (Phillips et al., 2006). Более того, у жаб последующих генераций, идущих за первопроходцами, задние ноги короче (Hudson et al., 2016). Такая пространственная сортировка (spatial sorting, см. Словарь) фенотипов должна приводить к тому, что склонные к расселению особи, оказавшиеся на переднем крае экспансии, скрещиваются между собой. В результате частота фенотипов колонистов на переднем крае возрастает, что увеличивает скорость распространения популяции (Shine et al., 2011) и способствует дальнейшей эволюции признаков, связанных со способностью к расселению, по принципу положительной обратной связи (Chuang, Peterson, 2016; Williams et al., 2019). Действительно, с 1940-х до ранних 2000-х скорость распространения аг

выросла в пять раз, а длина ног у потомков жаб на переднем крае увеличивалась (Phillips et al., 2007; Phillips, 2009), формируя следующее поколение с еще большей способностью к расселению и усиливая пространственную сортировку фенотипов. Этот пример демонстрирует так называемый “эффект олимпийской деревни”, предполагающий, что у выдающихся спортсменов, оказавшихся в едином пространстве именно в силу своих способностей, будут рождаться дети с еще большими способностями (Chuang, Peterson, 2016).

Таким образом, на краю расширяющегося ареала как сила дрейфа, так и отбора может усиливаться или снижаться, а их баланс определяет изменчивость формы (крутая/пологая) и скорости движения волны экспансии (Williams et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ

Исследование механизмов и последствий колонизации популяциями новых областей — очень интересная, важная и востребованная тема в разных областях биологии. Колонизация — это естественный, пусть часто и спровоцированный человеком эксперимент, все чаще происходящий на наших глазах. Зона экспансии — это природная лаборатория, позволяющая проверить теоретические соображения и открыть новые закономерности и механизмы динамики и эволюции популяций, а также адаптаций организмов. Однако это очень трудное направление исследований и в отношении усилий и затрат времени, и методологии, и научной удачи. Неудивительно, что, несмотря на огромный интерес и востребованность, эта область во многом остается теоретической, а основными инструментами до сих пор остаются модели и эксперименты, тогда как исследований в природе крайне мало (Chuang, Peterson, 2016; Rajora, 2019; Welles, Dlugosch, 2019; Williams et al., 2019). На методологических проблемах изучения природных популяций мы и остановимся в заключение.

Повторные измерения

Первая и трудно разрешимая проблема, осложняющая интерпретацию результатов, — потребность в повторных измерениях необходимых параметров (индивидуальных или популяционных), которые надо получить на разных стадиях расселения/колонизации (до, во время и после) на относительно больших пространственных масштабах.

Условия (экологические и социальные) в материнской популяции и в колониях разные. Соответственно, требования к качествам резидентов и колонистов различаются — собственно, эту разницу мы и хотим оценить. Однако расселение включает три этапа, и на каждом этапе (эмигра-

ция, перемещение, иммиграция/колонизация) требования к индивидуальным качествам, как и издержки, которые платят особи, разные, хотя и взаимосвязаны (Bonte et al., 2012; Cote et al., 2017). Иными словами, фенотип эмигранта (склонность уйти, а не остаться) не обязательно соответствует фенотипу иммигранта/колониста (способности преодолеть расстояние и в конечном итоге закрепиться на новом месте), тогда как многие модели ошибочно ставят знак равенства между эмигрантом и иммигрантом (Cote et al., 2017). Т.е., иммигрант — это, конечно, эмигрант, но не всякий эмигрант становится иммигрантом/колонистом, и свойства выборки колонистов не равны свойствам выборки эмигрантов. Например, низкая агрессивность (низкая конкурентоспособность) способствует выселению (эмиграции), но мешает вселению (иммиграции) и освоению новой среды. Поэтому сравнивать фенотип состоявшихся колонистов с фенотипом резидентов материнской популяции на предмет их склонности к расселению — один из подходов в практических исследованиях колонизации, строго говоря, нельзя: колонисты — это те эмигранты, что дошли, а исходно эмигранты могли быть случайной выборкой из резидентов.

Кроме того, индивидуальные свойства, необходимые на разных стадиях расселения, могут быть сложно связаны между собой. Например, эволюция, направленная на снижение затрат на перемещение (т.е. лучшей способности преодолевать расстояние), способствует выработке большей склонности к эмиграции и наоборот. Однако эта взаимосвязь нелинейна (Travis et al., 2012). Разная природа затрат и рисков на разных этапах расселения может приводить к эволюции разных стратегий; например, расселения на короткие или длинные дистанции в зависимости от степени фрагментации ландшафта. При этом в одном и том же сильно фрагментированном ландшафте могут быть эффективны и могут стабильно сосуществовать обе стратегии (Cote et al., 2017). Оценивая свойства колонистов по отношению к “контрольной” группе оседлых резидентов материнской популяции, мы получаем итоговый фенотип успешного переселенца с неизвестной стратегией, не имея возможности выделить в нем черты, которые важны на каждом из трех этапов процесса расселения и которые могут входить в противоречие друг с другом. Иначе говоря, зная только свойства колонистов, мы не можем предсказать, кто ими станет, а кто нет, заранее, до эмиграции или во время перемещения.

Другая проблема — собственно различие условий в материнской популяции и на новом месте. Фенотип — это результат взаимодействия генотипа со средой, поэтому мы не можем сказать, отличаются ли колонисты от резидентов (если отличаются), потому что они разные, или потому что условия разные. Например, любопытство коло-

нистов может быть вызвано незнакомой средой, а не присущей им исходно склонностью к исследованию, которая и подвигла их на эмиграцию, могла переселиться и освоиться на новом месте.

Третья проблема связана с пониманием персональности как устойчивых в разных контекстах и воспроизводимых во времени индивидуальных поведенческих характеристик. Тестирование на персональные качества обязательно требует повторных измерений, чтобы можно было установить, что межиндивидуальная изменчивость какого-либо поведения превышает внутрииндивидуальную (Dingemanse, Dochtermann, 2013) — тогда и только тогда это поведение можно считать индивидуально устойчивым и отражающим персональность (Dingemanse, Wright, 2020). Иными словами, более любопытная и/или смелая или более стресс-реактивная особь в материнской популяции должна сохранить это качество и в колонии, и эта воспроизводимость должна быть продемонстрирована. В ином случае мы не сможем отнести различия фенотипов резидентов и колонистов к индивидуальным свойствам.

Для того чтобы решить все три проблемы, необходимо и, вероятно, достаточно сравнивать выборки фенотипов на всех стадиях переселения, но как минимум на начальной, т.е. до эмиграции, и на конечной — в колонии. Для того чтобы этого достичь, надо, во-первых, наблюдать колонизацию в реальном времени, а во-вторых, проводить массовое индивидуальное мечение, что необычайно трудно, хотя и выполнимо. Примером может быть работа по расселению больших синиц, в которой за 7 лет наблюдений удалось получить 227 возвратов расселившихся птиц — 5% от всех помеченных птенцов (Dingemanse et al., 2003). Неудивительно, что таких работ почти нет.

Наблюдения в реальном времени

Наблюдение за колонизацией в реальном времени решает и другие проблемы, хотя такие наблюдения, как мы видели, очень редкое событие и чаще используют реконструкции, сравнивая прошлое и настоящее состояние популяции или ядро популяции и ее периферию уже после колонизации на временном срезе. Если мы хотим понять, чем отличаются колонисты от резидентов, то, сравнивая ядро популяции с зоной экспансии, которая уже состоялась, мы сталкиваемся с двумя проблемами. Первая заключается в том, что в этом случае мы не можем отделить колонистов-первопроходцев, т.е. тех, кто готов и способен освоить свободные от сородичей области, от иммигрантов — последователей колонистов (см. Словарь). Вторая проблема заключается в том, что после состоявшейся колонизации невозможно отличить первое поколение колонистов от их потомков. Смешение колонистов и иммигрантов, а также поколений колонистов спутывает оцен-

ки. Для того чтобы решить эти проблемы, нужно оказаться на самом переднем крае волны колонизации, в идеале заранее предусмотрев возможные ее пути. Это позволит не реконструировать события (что не всегда получается), а наблюдать и фиксировать их, параллельно собирая нужный набор параметров. Понятно, что для этого нужно определенное везение или тонкий расчет, а также долговременный мониторинг: примеров продолжающихся экспансий, колонизаций, инвазий много — просто надо выбрать нужное место и нужное время. Нам удалось это сделать, наблюдая в течение почти 30 лет за динамикой популяции полуденной песчанки в Калмыкии, что открыло перспективу для исследования синдрома колониста (Суркова и др., 2022; Чабовский и др., 2023).

Долговременные наблюдения за колонизацией в реальном времени от ее начала и до формирования устойчивой укоренившейся популяции дают дополнительные преимущества, позволяя разделить эффекты процессов, происходящих в разных временных масштабах — от индивидуального жизненного цикла до формирования адаптаций. Опираясь на временный срез, т.е. сравнивая обитателей колоний с резидентами и найдя между ними какие-то различия, как отделить фенотипическую пластичность от генетически обусловленной изменчивости? Как узнать, высокая фертильность колониста — это исходное его свойство, следствие низкой плотности в колонии или изменения в параметрах жизненной стратегии, вызванные быстрой эволюцией в условиях низкой конкуренции? Помочь могут геномные исследования, однако возможности ретроспективного анализа достаточно ограничены (Welles, Dlugosch, 2019). Возможность наблюдать за появлением, формированием, движением и развитием колоний в череде поколений позволяет отслеживать изменения индивидуальных и популяционных показателей, динамику демографической и генетической структуры, микроэволюционные процессы и адаптации, как например, в многолетних исследованиях колонизации у жаб-аг (Phillips et al., 2007; Phillips, 2009), сиалий (Duckworth et al., 2018) или кумжи (Aulus-Giacosa et al., 2021) и некоторых других рассмотренных нами видов. Тогда можно будет отделить индивидуальные свойства от влияния среды и оценить, насколько эти свойства устойчивы или зависимы от условий. Например, если уровень глюкокортикоидов у колонистов будет падать с увеличением возраста колонии, значит высокий уровень стресса у первопоселенцев определялся новизной обстановки, а не исходно присущей им высокой стресс-реактивностью.

Прослеживая историю колоний в череде поколений, можно будет ответить на вопросы о наследуемости признаков, свойственных колонистам. С увеличением возраста колонии (и, соответственно, плотности) частота фенотипов колонистов

должна снижаться, как, например, у кумжи (Aulus-Giacosa et al., 2021). Другой пример — западные сиалии, у которых агрессивные птицы более склонны к расселению, и именно они заселяют новые области. При расселении внутри старых, давно сформировавшихся популяций репродуктивный успех агрессивных птиц ниже, чем у менее агрессивных филопатричных особей, тогда как в новых популяциях этот успех выше. Однако с увеличением возраста колонии репродуктивный успех агрессивных птиц — фенотипа, основавшего колонию, снижается. Соответственно, падает частота агрессивного фенотипа колониста, и общая агрессивность внутри популяции снижается, благоприятствуя миролюбивым филопатричным птицам (Duckworth, 2012). Для того чтобы получить такие поразительные результаты, нужны долговременные исследования либо широкий набор популяций с известным возрастом.

Исследование колонизации — захватывающая тема, интересная и важная как для науки, так и для прикладных целей. До сих пор в основном ее разрабатывают в теоретических моделях или в экспериментальных условиях, но есть удивительные примеры наблюдений за природными популяциями, открывающие новые перспективы в понимании механизмов и последствий расселения, экспансии видов, колонизаций и инвазий. Методологические трудности чрезвычайно востребованных исследований природных популяций велики, но преодолимы. Преимущество дают наблюдения за колонизацией в реальном времени, однако они требуют многолетнего мониторинга. Кроме того, часто невозможно проследить прошлое колонистов, и это серьезная методологическая проблема. Вместе с тем наблюдения за развитием уже сформировавшихся колоний в сравнении с материнскими популяциями очень продуктивно для понимания синдрома колониста, а также демографических, генетических и эволюционных процессов на волне распространения популяции.

СЛОВАРЬ

Колонизация — освоение новых, свободных от конспецификов областей и формирование в них новых поселений (колоний). Возникновение колоний может происходить как внутри, так и за пределами ареала вида или границами популяции. В последнем случае колонизация приводит к *расширению ареала* вида или, соответственно, к *экспансии популяции* в пределах ареала. Процесс колонизации протекает на индивидуальном и популяционном уровнях и на разных временных масштабах. **Расселение** особей (см. Словарь) обеспечивает колонизацию, а популяционные процессы на **волне экспансии** (см. Словарь) и в сформировавшихся колониях влияют на демографическую и генетическую структуру и могут

приводить к фенотипической изменчивости и/или специфическим адаптациям.

Расселение — перемещение, приводящее к потоку генов в пространстве, часто из места рождения к месту размножения (натальное расселение, natal dispersal) или из места размножения к месту следующего размножения (breeding dispersal). Процесс расселения подразумевает смену “места жительства” и включает три стадии: *выселение* (departure), или *эмиграция*, *перемещение* (transience, transfer) и *вселение* (оседание — settlement) (Ronce, 2007; Clobert et al., 2009). Новое место жительства может располагаться в пределах той же популяции (поселения) и тогда особь остается ее **резидентом**, в другой популяции (**иммигрант**) или в свободном от конспецификов местообитании (**колонист**).

Расселение на длинные дистанции (long-distance dispersal) предполагает выселение особи за пределы *географической области* распространения популяции (geographic range) и/или *генетического окружения* (genetic neighbourhood) — области, пропорциональной дистанции расселения потомства, в пределах которой скрещивание может быть случайным внутри одного поколения (Jordano, 2017). Размер области генетического окружения может быть больше размера географической области распространения и наоборот. Расселение на длинные дистанции — относительно редкое явление и часто предполагает пересечение матрикса — непригодных местообитаний (Baguette et al., 2013). **Расселение на короткие дистанции** происходит в пределах генетического окружения (Jordano, 2017). Расселение на длинные дистанции, как правило, необходимое условие колонизации (Ronce et al., 2001).

Материнская (или родительская) популяция — популяция-источник эмиграции (source population) в терминах теории метапопуляций (Hanski, Gaggiotti, 2004).

Колонисты в узком смысле это первооселенцы или первопроходцы, эмигранты из ядра или периферии популяции, осевшие в свободных от конспецификов местообитаниях, первооснователи колоний. **Иммигранты** в контексте колонизации — эмигранты, переселившиеся в уже освоенные сородичами местообитания, т.е. присоединившиеся к колонистам-первооснователям поселений (Clobert et al., 2009). **Колонисты** в широком смысле — это все обитатели колоний, объединяющие первопроходцов (колонистов в узком смысле) и иммигрантов, а также потомков тех и других. На практике выделить колонистов в узком смысле среди населения колонии очень трудно (см. текст). **Резиденты** — обитатели материнской (родительской) популяции (поселения).

Волна экспансии (распространения) (wave of expansion) — поток особей, движущийся из ядра или периферии популяции за ее границу на новые

территории. Волна экспансии включает: *передний край*, или *фронт* (leading edge, front), *край* (edge) — фронт и примыкающие к нему сзади демы, а также *срединную область* (intermediate region) — область за краем волны до ядра популяции) (Chuang, Peterson, 2016). Форма волны (высокая и крутая или мелкая и пологая), влияя на баланс дрейфа и отбора, определяет характер и скорость генетических процессов в зоне колонизации (Williams et al., 2019). Если **расселение на длинные дистанции** происходит достаточно часто, то популяция будет распространяться не сплошной волной, а “прыжками”, формируя отдельные более или менее изолированные поселения — очаги дальнейшего распространения (Nichols, Hewitt, 1994; Markov, Ivanko, 2022).

Персональность (личность, персоналия, темперамент) (personality) — совокупность индивидуальных черт поведения *устойчивых во времени и в разных контекстах*, внутриндивидуальная изменчивость которых меньше, чем межиндивидуальная. К основным признакам персональности относят смелость (решительность), любопытство (исследование), агрессивность, активность и социабельность (Réale et al., 2007).

Поведенческий синдром (behavioural syndrome) — совокупность *скоррелированных* между собой индивидуальных персональных поведенческих признаков. Например, смелость часто коррелирует с любопытством и агрессивностью.

Синдром расселения (dispersal syndrome) — совокупность скоррелированных между собой фенотипических черт (морфологических, поведенческих, физиологических и др.), свойственных расселяющимся особям и отличающих их от резидентов (Ronce, Clobert, 2012). Развитие исследований **персональности** (см. Словарь) позволило предположить, а в некоторых случаях и доказать индивидуальную устойчивость и генетическую обусловленность совокупности поведенческих признаков, связанных со склонностью и способностью к расселению (Chuang, Peterson, 2016) (см. текст).

Синдром колониста объединяет, с одной стороны, признаки **синдрома расселения** (см. Словарь), а с другой — особенности жизненного цикла, возникшие в результате фенотипической пластичности или адаптаций в условиях ненасыщенных местообитаний: раннее развитие и созревание, а также высокая плодовитость и другие признаки *r*-стратегии (Ronce, Clobert, 2012).

Серфинг аллелей (allele surfing) — при экспансии популяции частота исходно редких аллелей или мутаций, оказавшихся на переднем крае, может увеличиться в результате дрейфа. Тогда редкие аллели будут распространяться дальше с волной и могут зафиксироваться, чего не произошло бы в ядре популяции, где их частота крайне низка. На разных участках волны могут быть подхва-

чены разные аллели и, таким образом, будет усилена генетическая дифференциация популяции колонистов и всей популяции в целом.

Пространственная сортировка (spatial sorting) — упорядоченное распределение в пространстве фенотипов колонистов вдоль оси распространения популяции с преобладанием таких фенотипов на краю волны экспансии, что приводит к преимущественному скрещиванию колонистов между собой, способствуя дальнейшей эволюции связанных с расселением признаков и распространению популяции с возрастающей скоростью.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны М.Е. Гольцману за обсуждение темы и ценные замечания к рукописи и А.В. Тиуну за идею эпиграфа из Х. Борхеса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И., Зайцев В.Ф., Резник С.Я. и др., 2004. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий. КМК. 436 с.
- Дебугадзе Ю.Ю., 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. Т. 7. № 1. С. 2–8.
- Васильева Н.А., 2021. Синдром темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS): эволюция концепции // Зоологический журнал. Т. 100. № 9. С. 969–983.
- Динесман Л.Г., Савинецкий А.Б., 2000. Влияние пастбищной дигрессии степей на млекопитающих Русской равнины // Зоологический журнал. Т. 79. № 4. С. 388–396.
- Наумов Н.П., 1955. Экология животных. М.: Советская наука. 533 с.
- Суркова Е.Н., Кулик А.А., Кузнецова Е.В., Базыкина С.Г., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2022. Черные Земли Калмыкии: пустыня возвращается? // Природа. № 8 (1284). С. 13–20.
- Формозов А.Н., 1959. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР. С. 172–194.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., 2010. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. Т. 3. № 3. С. 73–91.
- Чабовский А.В., Суркова Е.Н., Савинецкая Л.Е., Кулик А.А., 2023. Расширение ареала и особенности популяции на волне расселения: пример полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas 1773, Muridae, Rodentia) в Калмыкии // Зоологический журнал. Т. 103. № 4. С. 443–452.
- Шилов И.А., 1998. Экология: Учебник для биологических и медицинских специальностей вузов. М.: Высшая Школа. 512 с.
- Щипанов Н.А., 2003. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоологический журнал. Т. 82. № 4. С. 450–469.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P., 1949. Principles of animal ecology. WB Saundere Co. Ltd. 837 p.
- Amundsen P.A., Salonen E., Niva T., Gjelland K.Ø., Præbel K., Sandlund O.T. et al., 2012. Invader population speeds up life history during colonization // Biological Invasions. V. 14. P. 1501–1513.
- Andersson M., 1994. Sexual selection. Princeton, NJ: Princeton University Press. 599 p.
- Aulus-Giacosa L., Guéraud F., Gaudin P., Buoro M., Aymes J.C., Labonne J., Vignon M., 2021. Human influence on brown trout juvenile body size during metapopulation expansion // Biology Letters. V. 17. № 10. P. 20210366.
- Baguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V.M., Turlure C., 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks // Biological Reviews. V. 88. № 2. P. 310–326.
- Baker H.G., Stebbins G.L. (Eds), 1965. The Genetics of Colonizing Species. New York: Academic Press. 588 p.
- Barrett S.C., 2015. Foundations of invasion genetics: the Baker and Stebbins legacy // Molecular Ecology. V. 24. P. 1927–1941.
- Batova O.N., Vasilieva N.A., Titov S.V., Savinetskaya L.E., Tchabovsky A.V., 2021. Female polyandry dilutes inbreeding in a solitary fast-living hibernator // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 75. P. 1–13.
- Bekoff M., 1977. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes // The American Naturalist. V. 111. № 980. P. 715–732.
- Bell A.M., Hankison S.J., Laskowski K.L., 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis // Animal Behaviour. V. 77. № 4. P. 771–783.
- Birzu G., Matin S., Hallatschek O., Korolev K.S., 2019. Genetic drift in range expansions is very sensitive to density dependence in dispersal and growth // Ecology Letters. V. 22. № 11. P. 1817–1827.
- Blackburn T.M., Lockwood J.L., Cassey P., 2015. The influence of numbers on invasion success // Molecular Ecology. V. 24. № 9. P. 1942–1953.
- Blumstein D.T., Wey T.W., Tang K., 2009. A test of the social cohesion hypothesis: interactive female marmosets remain at home // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 276. № 1669. P. 3007–3012.
- Bonte D., Van Dyck H., Bullock J.M., Coulon A., Delgado M., et al., 2012. Costs of dispersal // Biological Reviews. V. 87. № 2. P. 290–312.
- Bowler D.E., Benton T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // Biological Reviews. V. 80. № 2. P. 205–225.
- Bowler D.E., Benton T.G., 2009. Variation in dispersal mortality and dispersal propensity among individuals: the

- effects of age, sex and resource availability // *Journal of Animal Ecology*. V. 78. № 6. P. 1234–1241.
- Burton O.J., Phillips B.L., Travis J.M., 2010. Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion // *Ecology Letters*. V. 13. № 10. P. 1210–1220.
- Carere C., Gherardi F., 2013. Animal personalities matter for biological invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 28. № 1. P. 5–6.
- Carere C., Groothuis T.G.G., Möstl E., Daan S., Koolhaas J.M., 2003. Fecal corticosteroids in a territorial bird selected for different personalities: daily rhythm and the response to social stress // *Hormones and Behavior*. V. 43. № 5. P. 540–548.
- Chuang A., Peterson C.R., 2016. Expanding population edges: theories, traits, and trade-offs // *Global Change Biology*. V. 22. № 2. P. 494–512.
- Clark C.W., 1994. Antipredator behavior and the asset protection principle // *Behavioral Ecology*. V. 5. № 2. P. 159–170.
- Clary D., Skyner L.J., Ryan C.P., Gardiner L.E., Anderson W.G., Hare J.F., 2014. Shyness–Boldness, but not Exploration, Predicts Glucocorticoid Stress Response in Richardson's Ground Squirrels (*Urocitellus richardsonii*) // *Ethology*. V. 120. № 11. P. 1101–1109.
- Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds), 2012. *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford: Oxford University Press. 462 p.
- Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A., Nichols J.D. (Eds), 2001. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press. 452 p.
- Clobert J., Le Galliard J.F., Cote J., Meylan S., Massot M., 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations // *Ecology Letters*. V. 12. № 3. P. 197–209.
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S., Sih A., 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 365. № 1560. P. 4065–4076.
- Cote J., Fogarty S., Weinersmith K., Brodin T., Sih A., 2010a. Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*) // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 277. № 1687. P. 1571–1579.
- Cote J., Bestion E., Jacob S., Travis J., Legrand D., Baguette M., 2017. Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes // *Ecography*. V. 40. № 1. P. 56–73.
- Courchamp F., Clutton-Brock T., Grenfell B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 14. № 10. P. 405–410.
- Courchamp F., Berec L., Gascoigne J., 2008. *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford: Oxford University Press. 255 p.
- Debeffe L., Morellet N., Bonnot N., Gaillard J.M., Cargnelutti B., et al., 2014. The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 281. № 1790. P. 20140873.
- Deshpande O., Batzoglou S., Feldman M.W., Luca Cavalli-Sforza L., 2009. A serial founder effect model for human settlement out of Africa // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 276. № 1655. P. 291–300.
- Dingemanse N.J., Both C., van Noordwijk A.J., Rutten A.L., Drent P.J., 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*) // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. V. 270. № 1516. P. 741–747.
- Dingemanse N.J., Kazem A.J., Réale D., Wright J., 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 25. № 2. P. 81–89.
- Dingemanse N.J., Dochtermann N.A., 2013. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches // *Journal of Animal Ecology*. V. 82. № 1. P. 39–54.
- Dingemanse N.J., Wright J., 2020. Criteria for acceptable studies of animal personality and behavioural syndromes // *Ethology*. V. 126. № 9. P. 865–869.
- Dobson F.S., 2013. The enduring question of sex-biased dispersal: Paul J. Greenwood's (1980) seminal contribution // *Animal Behaviour*. V. 85. № 2. P. 299–304.
- Dosmann A.J., Brooks K.C., Mateo J.M., 2015. Within-individual correlations reveal link between a behavioral syndrome, condition, and cortisol in free-ranging Belding's ground squirrels // *Ethology*. V. 121. № 2. P. 125–134.
- Duckworth R.A., 2009. Maternal effects and range expansion: a key factor in a dynamic process? // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 364. № 1520. P. 1075–1086.
- Duckworth R.A., 2012. Evolution of genetically integrated dispersal strategies // *Dispersal Ecology and Evolution* Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 83–94.
- Duckworth R.A., Badyaev A.V., 2007. Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 104. № 38. P. 15017–15022.
- Duckworth R.A., Belloni V., Anderson S.R., 2015. Cycles of species replacement emerge from locally induced maternal effects on offspring behavior in a passerine bird // *Science*. V. 347. № 6224. P. 875–877.
- Duckworth R.A., Kruuk L.E., 2009. Evolution of genetic integration between dispersal and colonization ability in a bird // *Evolution*. V. 63. № 4. P. 968–977.
- Duckworth R.A., Potticary A.L., Badyaev A.V., 2018. On the origins of adaptive behavioral complexity: developmental channeling of structural trade-offs // *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press. V. 50. P. 1–36.
- Ebenhard T., 1987. High activity in bank voles in relation to colonization ability // *Oikos*. P. 297–302.
- Edelaar P., Jovani R., Gomez-Mestre I., 2017. Should I change or should I go? Phenotypic plasticity and matching habitat choice in the adaptation to environmental heterogeneity // *The American Naturalist*. V. 190. № 4. P. 506–520.
- Excoffier L., Foll M., Petit R.J., 2009. Genetic consequences of range expansions // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 40. P. 481–501.
- Excoffier L., Ray N., 2008. Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 23. № 7. C. 347–351.
- Fidler A.E., van Oers K., Drent P.J., Kuhn S., Mueller J.C., Kempenaers B., 2007. Drd4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 274. № 1619. P. 1685–1691.
- Fontanillas P., Petit E., Perrin N., 2004. Estimating sex-specific dispersal rates with autosomal markers in hierar-

- chically structured populations // *Evolution*. V. 58. № 4. P. 886–894.
- Forsman A., Merilä J., Ebenhard T., 2011. Phenotypic evolution of dispersal-enhancing traits in insular voles // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 278. № 1703. P. 225–232.
- Frankham R., 1995. Conservation genetics // *Annual review of genetics*. V. 29. № 1. P. 305–327.
- Frankham R., Lees K., Montgomery M.E., England P.R., Lowe E.H., Briscoe D.A., 1999. Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential? // *Animal Conservation Forum*. Cambridge University Press. V. 2. № 4. P. 255–260.
- Gauffre B., Petit E., Brodier S., Bretagnolle V., Cosson J.F., 2009. Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 276. № 1672. P. 3487–3494.
- Garamszegi L.Z., Markó G., Herczeg G., 2012. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: Mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables // *Evolutionary Ecology*. V. 26. № 5. P. 1213–1235.
- Garamszegi L.Z., Rosivall B., Rettenbacher S., Markó G., Zsebők S. et al., 2012a. Corticosterone, avoidance of novelty, risk-taking and aggression in a wild bird: No evidence for pleiotropic effects // *Ethology*. V. 118. № 7. P. 621–635.
- Gascoigne J., Berec L., Gregory S., Courchamp F., 2009. Dangerously few liaisons: A review of mate-finding Allee effects // *Population Ecology*. V. 51. P. 355–372.
- Graciá E., Botella F., Anadón J.D., Edelaar P., Harris D.J., Giménez A., 2013. Surfing in tortoises? Empirical signs of genetic structuring owing to range expansion // *Biology Letters*. V. 9. № 3. P. 20121091.
- Greenwood P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // *Animal Behaviour*. V. 28. № 4. P. 1140–1162.
- Hallatschek O., Nelson D.R., 2008. Gene surfing in expanding populations // *Theoretical Population Biology*. V. 73. № 1. P. 158–170.
- Hale K.A., Briskie J.V., 2007. Decreased immunocompetence in a severely bottlenecked population of an endemic New Zealand bird // *Animal Conservation*. V. 10. № 1. P. 2–10.
- Hamilton W.D., May R.M., 1977. Dispersal in stable habitats // *Nature*. V. 269. № 5629. P. 578–581.
- Hanski I., 1994. A practical model of metapopulation dynamics // *Journal of Animal Ecology*. V. 63. № 1. P. 151–162.
- Hanski I.A., Gaggiotti O.E., 2004. Metapopulation biology: past, present, and future // *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Hanski I.A., Gaggiotti O.E. (Eds). San Diego: Academic Press. P. 3–22.
- Holekamp K.E., Sherman P.W., 1989. Why male ground squirrels disperse: a multilevel analysis explains why only males leave home // *American Scientist*. V. 77. № 3. P. 232–239.
- Holt R.D., 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges // *Evolutionary Ecology Research*. V. 5. № 2. P. 159–178.
- Hudson C.M., Brown G.P., Shine R., 2016. It is lonely at the front: contrasting evolutionary trajectories in male and female invaders // *Royal Society Open Science*. V. 3. № 12. P. 160687.
- Ims R.A., 1990. Determinants of natal dispersal and space use in gray-sided voles, *Clethrionomys rufocanus* — a combined field and laboratory experiment // *Oikos*. V. 75. P. 106–113.
- Ims R.A., Yoccoz N.G., 1997. Studying transfer processes in metapopulations: emigration, migration, and colonization // *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Hanski I.A., Gilpin M. (Eds). San Diego: Academic Press. P. 247–265.
- Ji W., Sarre S.D., Aitken N., Hankin R.K.S., Clout M.N., 2001. Sex-biased dispersal and a density-independent mating system in the Australian brushtail possum, as revealed by minisatellite DNA profiling // *Molecular Ecology*. V. 10. № 6. P. 1527–1537.
- Jordano P., 2017. What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events // *Journal of Ecology*. V. 105. № 1. P. 75–84.
- Kameneva P., Melnikova V.I., Kastriti M.E., Kurtova A., Kryukov E. et al., 2022. Serotonin limits generation of chromaffin cells during adrenal organ development // *Nature Communications*. V. 13. № 1. P. 2901.
- Kerth G., Petit E., 2005. Colonization and dispersal in a social species, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*) // *Molecular Ecology*. V. 14. № 13. P. 3943–3950.
- Kokko H., López-Sepulcre A., 2006. From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world // *Science*. V. 313. № 5788. P. 789–791.
- Kolbe J.J., Glor R.E., Rodríguez Schettino L., Lara A.C., Larson A., Losos J.B., 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard // *Nature*. V. 431. № 7005. P. 177–181.
- Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Veegt B.J., Van Reenen C.G. et al., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. V. 23. № 7. P. 925–935.
- Korsten P., Mueller J.C., Hermannstädter C., Bouwman K.M., Dingemanse N.J. et al., 2010. Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in great tits: a test across four wild populations // *Molecular Ecology*. V. 19. № 4. P. 832–843.
- Krackow S., 2003. Motivational and heritable determinants of dispersal latency in wild male house mice (*Mus musculus musculus*) // *Ethology*. V. 109. P. 671–689.
- Krackow S., König B., 2008. Microsatellite length polymorphisms associated with dispersal-related agonistic onset in wild house mice (*Mus musculus domesticus*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 62. P. 813–820.
- Krebs R., Linnenbrink M., Guenther A., 2019. Validating standardised personality tests under semi-natural conditions in wild house mice (*Mus musculus domesticus*) // *Ethology*. V. 125. № 11. P. 761–773.
- Laskowski K.L., Chang C.-C., Sheehy K., Aguiñaga J., 2022. Consistent individual behavioral variation: What do we know and where are we going? // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 53. № 1. P. 161–182.
- Lavergne S., Molofsky J., 2007. Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 104. № 10. P. 3883–3888.
- Lawson Handley L.J., Perrin N., 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal // *Molecular Ecology*. V. 16. № 8. P. 1559–1578.
- Le Galliard J.F., Massot M., Clobert J., 2012. Dispersal and range dynamics in changing climates: a review // *Dis-*

- persal Ecology and Evolution. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 317–336.
- Le Galliard J.F., Remy A., Ims R.A., Lambin X., 2012a. Patterns and processes of dispersal behaviour in arvicoline rodents // *Molecular Ecology*. V. 21. № 3. P. 505–523.
- Levins R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bulletin of the ESA*. V. 15. № 3. P. 237–240.
- Lewontin R.C., 1965. Selection for colonizing ability // *The Genetics of Colonizing Species*. Baker H.G., Stebbins G.L. (Eds). New York: Academic Press. P. 77–94.
- Liebl A.L., Martin L.B., 2012. Exploratory behaviour and stressor hyper-responsiveness facilitate range expansion of an introduced songbird // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 279. № 1746. P. 4375–4381.
- Li X.Y., Kokko H., 2019. Sex-biased dispersal: a review of the theory // *Biological Reviews*. V. 94. № 2. P. 721–736.
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J.: Princeton University Press. 203 p.
- Markov N.I., Ivanko E.E., 2022. “Perchance to dream?”: Assessing the effects of dispersal strategies on the fitness of expanding populations // *Ecological Complexity*. V. 50. P. 100987.
- Markov N., Pankova N., Morelle K., 2019. Where winter rules: Modeling wild boar distribution in its north-eastern range // *Science of the Total Environment*. V. 687. P. 1055–1064.
- Matthews L.J., Butler P.M., 2011. Novelty-seeking DRD4 polymorphisms are associated with human migration distance out-of-Africa after controlling for neutral population gene structure // *American Journal of Physical Anthropology*. V. 45. № 3. P. 382–389.
- Matthysen E., 2012. Multicausality of dispersal: a review // *Dispersal Ecology and Evolution*. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 3–18.
- McEachern M.B., Van Vuren D.H., Floyd C.H., May B., Eadie J.M., 2011. Bottlenecks and rescue effects in a fluctuating population of golden-mantled ground squirrels (*Spermophilus lateralis*) // *Conservation Genetics*. V. 12. № 1. P. 285–296.
- Meylan S., Belliure J., Clobert J., de Fraipont M., 2002. Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*) // *Hormones and Behavior*. V. 42. № 3. P. 319–326.
- Meylan S., Clobert J., 2005. Is corticosterone-mediated phenotype development adaptive? Maternal corticosterone treatment enhances survival in male lizards // *Hormones and Behavior*. V. 48. № 1. P. 44–52.
- Miller T.E., Inouye B.D., 2013. Sex and stochasticity affect range expansion of experimental invasions // *Ecology Letters*. V. 16. № 3. P. 354–361.
- Miller T.E., Shaw A.K., Inouye B.D., Neubert M.G., 2011. Sex-biased dispersal and the speed of two-sex invasions // *The American Naturalist*. V. 177. № 5. P. 549–561.
- Myers J.H., Krebs C.J., 1971. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster* // *Ecological Monographs*. V. 41. № 1. P. 53–78.
- Nei M., Maruyama T., Chakraborty R., 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations // *Evolution*. P. 1–10.
- Nichols R.A., Hewitt G.M., 1994. The genetic consequences of long distance dispersal during colonization // *Heredity*. V. 72. № 3. P. 312–317.
- O’Dea R.E., Noble D.W., Nakagawa S., 2022. Unifying individual differences in personality, predictability and plasticity: a practical guide // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 13. № 2. P. 278–293.
- Orsini L., Vanoverbeke J., Swillen I., Mergeay J., De Meester L., 2013. Drivers of population genetic differentiation in the wild: isolation by dispersal limitation, isolation by adaptation and isolation by colonization // *Molecular Ecology*. V. 22. № 24. P. 5983–5999.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N., Dgebuadze Y.Y., 2006. Behavioral aspects of biological invasions of alien fish species // *Journal of Ichthyology*. V. 46. P. S117–S124.
- Peischl S., Kirkpatrick M., Excoffier L., 2015. Expansion load and the evolutionary dynamics of a species range // *The American Naturalist*. V. 185. № 4. P. E81–E93.
- Phillips B.L., Brown G.P., Webb J.K., Shine R., 2006. Invasion and the evolution of speed in toads // *Nature*. V. 439. P. 803.
- Phillips B.L., Brown G.P., Greenlees M., Webb J.K., Shine R., 2007. Rapid expansion of the cane toad (*Bufo marinus*) invasion front in tropical Australia // *Austral Ecology*. V. 2. P. 169–176.
- Phillips B.L., 2009. The evolution of growth rates on an expanding range edge // *Biology Letters*. V. 5. P. 802–804.
- Rajora O.P. (Ed.), 2019. *Population Genomics: Concepts, Approaches and Applications*. Cham: Springer. 839 p.
- Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T., Dingemanse N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution // *Biological Reviews*. V. 82. № 2. P. 291–318.
- Reznick D., Bryant M.J., Bashey F., 2002. r- and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution // *Ecology*. V. 83. № 6. P. 1509–1520.
- Ronce O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. P. 231–253.
- Ronce O., Clobert J., 2012. Dispersal syndromes // *Dispersal Ecology and Evolution*. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 119–138.
- Ronce O., Olivieri I., Clobert J., Danchin E., 2001. Perspectives on the study of dispersal evolution // *Dispersal*. Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A., Nichols J.D. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 314–357.
- Rousset F., Gandon S., 2002. Evolution of the distribution of dispersal distance under distance-dependent cost of dispersal // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 15. № 4. P. 515–523.
- Sage R.F., 2020. Global change biology: A primer // *Global Change Biology*. V. 26. № 1. P. 3–30.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J. et al., 2001. The population biology of invasive species // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 32. № 1. P. 305–332.
- Searcy C.A., Gilbert B., Krkošek M., Rowe L., McCauley S.J., 2018. Positive correlation between dispersal and body size in green frogs (*Rana clamitans*) naturally colonizing

- an experimental landscape // *Canadian Journal of Zoology*. V. 96. № 12. P. 1378–1384.
- Shaw A.K., Kokko H., Neubert, M.G., 2018. Sex difference and Allee effects shape the dynamics of sex-structured invasions // *Journal of Animal Ecology*. V. 87. № 1. P. 36–46.
- Shine R., Brown G.P., Phillips B.L., 2011. An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 108. № 14. P. 5708–5711.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C., 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 19. № 7. P. 372–378.
- Simmons A.D., Thomas C.D., 2004. Changes in dispersal during species' range expansions // *The American Naturalist*. V. 164. № 3. P. 378–395.
- Taborsky B., 2021. A positive feedback loop between sociality and social competence // *Ethology*. V. 127. № 10. P. 774–789.
- Tovo-Rodrigues L., Callegari-Jacques S.M., Petzl-Erler M.L., Tsuneto L., Salzano F.M., Hutz M.H., 2010. Dopamine receptor D4 allele distribution in Amerindians: A reflection of past behavior differences? // *American Journal of Physical Anthropology*. V. 143. № 3. P. 458–464.
- Travis J.M., Mustin K., Barton K.A., Benton T.G., Clobert J., et al., 2012. Modelling dispersal: an eco-evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement behaviour and the multiple costs involved // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 3. № 4. P. 628–641.
- Trefilov A., Berard J., Krawczak M., Schmidtke J., 2000. Natal dispersal in rhesus macaques is related to serotonin transporter gene promoter variation // *Behavior Genetics*. V. 30. P. 295–301.
- Van Oers K., Drent P.J., De Goede P., van Noordwijk A.J., 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. V. 271. № 1534. P. 65–73.
- Verbeek M.E.M., Drent P.J., Wiepkema P.R., 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits // *Animal Behaviour*. V. 48. № 5. P. 1113–1121.
- Welles S.R., Dlugosch K.M., 2019. Population genomics of colonization and invasion // Rajora O.P. (Ed.). *Population genomics: Concepts, approaches and applications*. Cham: Springer. P. 655–683.
- White T.A., Perkins S.E., Heckel G., Searle J.B., 2013. Adaptive evolution during an ongoing range expansion: the invasive bank vole (*Myodes glareolus*) in Ireland // *Molecular Ecology*. V. 22. № 11. P. 2971–2985.
- Williams J.L., Hufbauer R.A., Miller T.E., 2019. How evolution modifies the variability of range expansion // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 34. № 10. P. 903–913.
- Wolff J.O., 1994. More on juvenile dispersal in mammals // *Oikos*. P. 349–352.
- Yannic G., Basset P., Büchi L., Hausser J., Broquet T., 2012. Scale-specific sex-biased dispersal in the Valais shrew unveiled by genetic variation on the Y chromosome, autosomes, and mitochondrial DNA // *Evolution*. V. 66. № 6. P. 1737–1750.
- Zera A.J., Brisson J.A., 2012. Quantitative, physiological, and molecular genetics of dispersal/migration // *Dispersal Ecology and Evolution*. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 63–82.

COLONIZATION: INDIVIDUAL TRAITS OF COLONISTS AND POPULATION PROCESSES

A. V. Tchabovsky¹*, E. N. Surkova¹, O. N. Batova¹

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

*e-mail: tiusha2@mail.ru

Human activity generates new global processes, including range expansions caused by landscape transformations, climate change, and biological invasions. The study of the causes and processes that accompany the colonization of new areas, as well as its ecological and evolutionary consequences, has been rapidly developing in the last 20 years at the junction between such areas of biology as spatial ecology, ecology of movement, ecology of invasions, metapopulation theory, behavioural ecology, evolutionary ecology, population genetics, and personality research. In our review, we summarize theoretical ideas and empirical studies to answer two main questions: what makes colonists distinguished from the residents of source populations and what specific demographic and genetic processes drive and accompany the wave of population expansion?

This research was supported by the Russian Science Foundation (project number 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

Keywords: range expansion, dispersal, genetic structure, demographics, personality

УДК 599.742.17-147.14(470.5)

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ И ПРИЧИНЕ ХРОНОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ОТРЯДЫ RODENTIA И CARNIVORA

© 2023 г. В. А. Лобков*

Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова,
Одесса, 65058 Украина

*e-mail: zoomuz2017@gmail.com

Поступила в редакцию 02.02.2022 г.

После доработки 07.07.2023 г.

Принята к публикации 27.07.2023 г.

Установлены хронографические изменения некоторых краниологических промеров у крапчатого суслика, лисицы и волка в середине XX—начале XXI столетий. Эти изменения представляют собой их временные отклонения от средних размеров в сторону увеличения. Через несколько поколений происходит возврат к исходным значениям. Размеры черепа крапчатого суслика и лисицы увеличиваются “скачкообразно” у особей одного поколения, а их возврат к исходным значениям происходит постепенно у особей нескольких следующих поколений. Хронографические изменения размеров черепа крапчатого суслика и лисицы коррелируют с изменениями показателей размножения и численности. Размеры черепа соответствуют определенным фазам численности. Увеличенные размеры черепа лисицы и волка наблюдаются на фазах выхода численности из депрессии и начала ее роста. Вероятной причиной хронографических изменений является соматический гетерозис, обусловленный в естественных условиях обитания чередованием преобладающих типов спаривания (аутбридинг и инбридинг). Они являются результатом массовых перегруппировок особей при глубоких сокращениях численности от природных или антропогенных воздействий.

Ключевые слова: хронографические изменения краниометрических признаков, *Spermophilus suslicus* Guld., *Vulpes vulpes* L., *Canis lupus* L., соматический гетерозис

DOI: 10.31857/S0044513423100069, EDN: QWVPOE

Под хронографической изменчивостью понимают изменения морфофизиологических особенностей популяции во времени. Различия морфологических признаков у особей, принадлежащих к разным последовательно появляющимся поколениям, были установлены у насекомоядных (Шарова, 1983; Сергеев и др., 1990), грызунов (Лобков, 1978; Раменский и др., 1988; Раменский и др., 1993), хищных (Раменский, 1983; Раменский и др., 1985; Госьков, Кoryтин, 2016; Кoryтин, 2018; Yom-Tov, 2003; Yom-Tov et al., 2003, 2007) и человека (Волкова, 1988). Такая изменчивость в ряду поколений может быть обусловлена колебаниями условий онтогенеза молодых особей, неодинаковой обеспеченностью их ресурсами в разные годы, влиянием климатических изменений и др. Однако большинство исследований выполнены только на музейных коллекциях без учета экологических условий существования популяций в разные временные периоды, что не всегда достаточно для обоснованных выводов. Некоторые авторы (Госьков, Кoryтин, 2016; Кoryтин, 2018; Yom-Tov et al., 2003) считают, что необходимы

дополнительные исследования, которыми могут быть продолжительные полевые наблюдения за изменениями среды обитания, структуры пространственных группировок и их влиянием на постнатальное развитие особей.

Цель настоящего исследования — сравнительное изучение хронографических изменений размеров черепа трех видов млекопитающих в последние десятилетия XX и в начале XXI столетий в Северо-Западном Причерноморье, выявление закономерностей этого явления и обоснование его вероятной причины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами изучения являются: крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Guld.), лисица (*Vulpes vulpes* L.) и волк (*Canis lupus* L.). Использовали сборы и материалы полевых исследований экологии крапчатого суслика, собранные автором в 1970–2010 гг. в Северо-Западном Причерноморье (Овидиопольский и Коминтерновский районы

Одесской обл., Украина), и краниологические коллекции Зоологического музея Одесского национального университета имени И.И. Мечникова. Черепа лисиц и волков добыты охотниками на территориях Одесской обл. (33314 км²), смежного с ней с востока Вознесенского района Николаевской обл. (6181 км²) Украины и примыкающей с запада Приднестровской Молдавской Республики (4163 км²) в 1950–2019 гг.

Исследованные поселения сусликов находились, в основном, в фазе формирования и последующего развития, заканчивавшегося пиком численности. Они располагались на посевах многолетней кормовой культуры люцерны (*Medicago sativa* L.). Период ее культивации на одном месте обычно составлял 3–5 лет, после чего поле распахивалось под другие культуры, а неподалеку закладывался новый посев. Размеры полей, заселенных сусликами, колебались от 20 до 100 га. Современное земледелие не создает условия для длительного существования сусликов на других посевных культурах, в т.ч. на полях зерновых и пропашных культур. Лишь посевы многолетних бобовых трав обеспечивают многолетнее обитание сусликов на одном месте и образование колониальных поселений путем размножения небольшого количества иммигрантов. В результате размножения их и их потомков за несколько лет плотность населения достигала двух–трех сотен особей, зимующих на 1 гектаре в наиболее заселенных участках поля.

Изученные виды размножаются один раз в течение года весной в сжатые сроки. Период рождения молодых занимает 1–1.5 месяца. Поэтому возрастные различия между поколениями хорошо выражены, что позволяет различать возрастные группы молодых (0+) и взрослых (1+ и более) особей с большой достоверностью. Возраст крапчатого суслика определяли по степени стертости предкоренных и коренных зубов верхней челюсти (Петровский, 1961; Лобков, 1999). Молодых лисиц (0+) от лисиц старшего возраста (1+ и более) отличали по отсутствию обнажений дентина на М¹ и по дополнительным критериям: стиранию резцов и зарастанию швов на черепе (Клевезаль, 2007). Возраст волков определяли по методу Гурского (1973).

Чтобы исключить влияние возрастной структуры населения на средние показатели, измеряли черепа только молодых особей (0+). Ранее установлено, что до 9-месячного возраста различия в индивидуальных скоростях роста волков еще преобладают над эффектом года рождения и поэтому черепа прибывших до этого времени мало пригодны для сравнений (Раменский и др., 1985). У всех исследованных видов период размножения в регионе приходится на март–начало апреля. Молодые суслики пробуждаются от зимней спяч-

ки в возрасте 10–11 месяцев, а прибывшие лисицы и волки, добываемые в декабре–марте, оказываются старше 9 месяцев. К этому времени завершается интенсивный рост, индивидуальные различия, связанные со сроками рождения нивелируются, и размеры черепа уже отражают морфологические особенности поколения. Поэтому для исследования измеряли черепа молодых особей в возрасте 9–12 месяцев. В связи с тем, что для сусликов, лисиц и волков характерен половой диморфизм в размерах, все измерения проводили для самцов и самок отдельно.

Использовали общепринятые краниологические промеры: кондилобазальную длину, скуловую ширину, межглазничную ширину и заглазничную ширину (Бобринский и др., 1965). Измерения всех черепов проводены лично автором с точностью до 0.1 мм с использованием одного и того же штангенциркуля, что исключает возможные технические ошибки и неточности, связанные с индивидуальными особенностями измерений разными исследователями. Измерены черепа 645 самцов и 450 самок крапчатого суслика в возрасте 11–12 месяцев, 1084 самцов и 937 самок лисиц (0+), 31 самца и 20 самок волка (0+). Для того, чтобы иметь возможность сравнивать изменения краниологических показателей в ряду поколений у разных видов млекопитающих разность между максимальными и минимальными средними значениями кондилобазальной длины черепа, выражали в процентах от максимального значения.

Различия в скорости роста молодых сусликов изучали по изменениям длины тела, измеренной от кончика носа до основания хвоста (см) в разные промежутки времени в течение июня–июля в разных поселениях. Плотность населения сусликов устанавливали подсчетом зимовочных нор “веснянок”, открывающихся на учетных площадках, площадью 0.5–1 га, расположенных в наиболее заселенных местах поселений, в течение всего периода весеннего пробуждения от зимней спячки. Данные о численности лисицы и волка в Одесской области взяты из отчетов Государственного комитета статистики Украины. Плодовитость самок крапчатого суслика оценивали по количеству эмбрионов у одной самки, для чего осмотрели 237 беременных самок. Коэффициент упитанности сусликов выражали отношением веса тела в граммах к его длине в сантиметрах (г/см). Названия поселений сусликов даны по названиям населенных пунктов, расположенных поблизости.

Статистическая обработка материалов включала процедуру проверки результатов измерений на соответствие закону нормального распределения с помощью критерия Шапиро-Уилка, и использование методов одномерной статистики (Лакин, 1990). Для проведения статистических

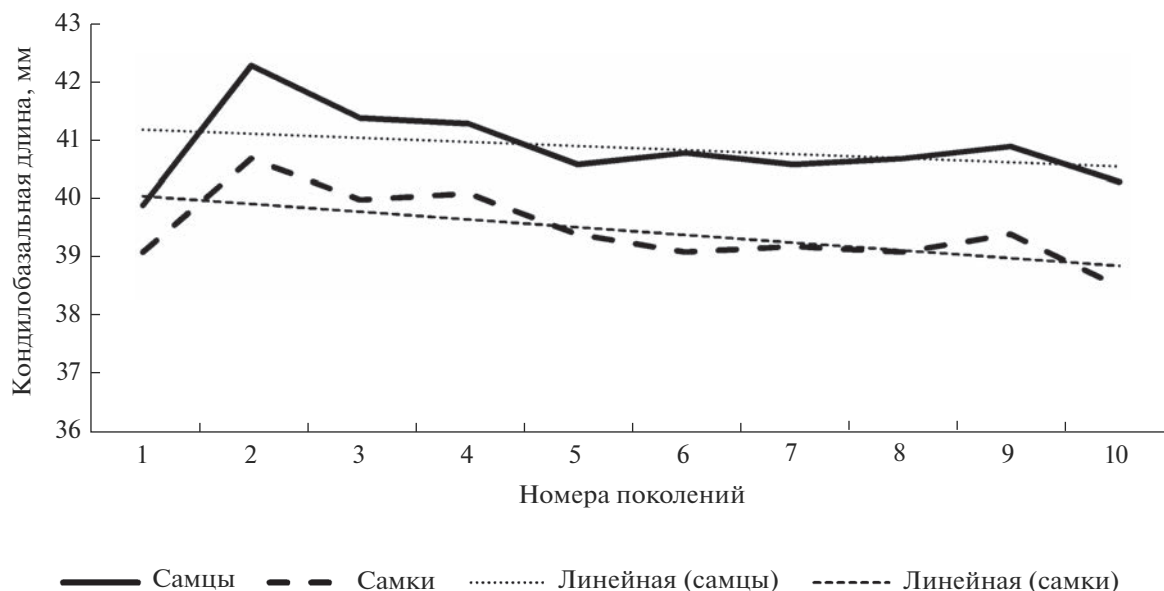


Рис. 1. Изменения средней кондильобазальной длины черепа самцов и самок крапчатого суслика в череде последовательно рождающихся поколений годовалых особей и тренды изменений в ходе формирования поселения на посевах люцерны.

расчетов использован пакет прикладных программ Stadia 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Крапчатый суслик

Наиболее показательным промером, отражающим хронографические изменения черепа крапчатого суслика, является его кондильобазальная длина (Лобков, 1978). Так как размеры черепа, как правило, отражают размеры тела, то по кондильобазальной длине и другим промерам черепа можно судить и о величине особей. Первые родившиеся на новом месте суслики отличаются от своих родителей особенно крупными размерами. Особи последующих поколений постепенно мельчают. Это явление отмечалось нами на протяжении 40 лет исследований в более чем 30 поселениях на посевах люцерны, где мы собирали материал (Лобков, 1978, 1999). Многолетние непрерывные наблюдения в каждом из них не всегда удавались в результате преждевременной распахки посевов и по др. причинам. Поэтому для иллюстрации хронографических изменений размеров черепа в ходе развития поселения крапчатого суслика мы выбрали те поселения, которые ежегодно облавливались нами в течение 5 лет их существования, из которых имелись большие выборки, достаточные для достоверных оценок морфологической специфики поколений, и сформировали из них некое сводное поселение. Для этого объединили промеры кондильобазальной длины, скуловой, межглазничной и заглазничной ширины черепа

особей первых, а также всех последующих, рожденных в этих поселениях поколений, и вычислили средние значения для самцов и самок каждого поколения. Первое поколение представляли вселившиеся мелкие особи-основатели поселения. Второе поколение самых крупных особей составляли их прямые потомки. Следующие поколения (3, 4 и 5) появлялись с интервалом в один год до распахки посева и выселения сусликов. Два поля после 5 лет культивации люцерны были отведены для коттеджного строительства и выведены из севооборота. Люцерну прекратили скашивать, но застройка поля не проводилась. Это дало возможность наблюдать за размерами особей следующих 6–10 поколений дополнительно еще 5 лет. Изменения средних показателей кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа в череде поколений в ходе развития поселения крапчатого суслика представлены на рис. 1, 2.

На графиках видно, что суслики-основатели поселения (1 поколение) представлены мелкими особями. Их потомки отличаются наибольшим значениями кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа. Особи последующих поколений постепенно мельчают, приближаясь по величине к сусликам-основателям поселения. Такой характер временных изменений размеров черепа сходен для самцов и самок, что свидетельствует о закономерности этих изменений для всего населения. Различия между максимальными и минимальными значениями наиболее крупных родителей 2-го поколения и их потомков 5-го поколения достоверны у самцов и самок для кондильобазаль-

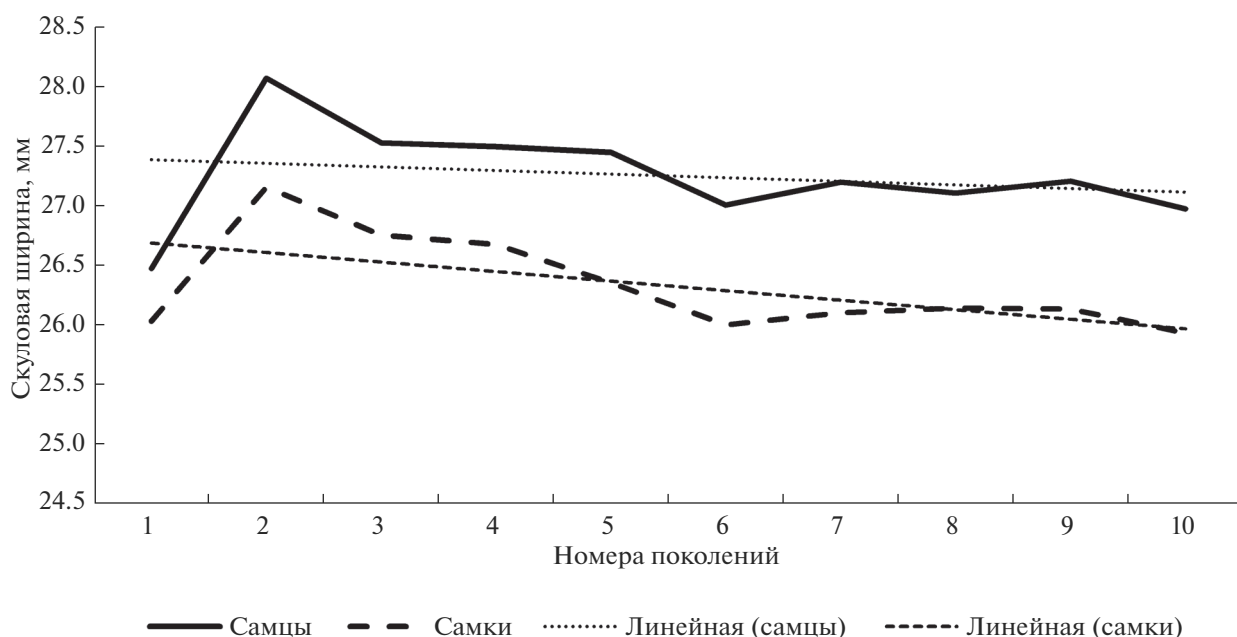


Рис. 2. Изменения средней скуловой ширины черепа самцов и самок крапчатого суслика в череде последовательно рождающихся поколений годовалых особей и тренды изменений в ходе формирования поселения на посеве люцерны.

ной длины черепа ($p \leq 0.001$) и для скуловой ширины, но при меньшем уровне значимости ($p \leq 0.01$). Аналогично, но недостоверно изменяется величина других промеров — межглазничной и заглазничной ширины (Лобков, 1978).

Лисица

На территории Одесской и сопредельной Николаевской областей, представленных преимущественно полевыми угодьями, лисица обитает повсеместно. Северная часть указанной территории располагается в лесостепной зоне, а остальная часть — в степной. Поскольку условия обитания лисиц могут различаться и по-разному влиять на процессы роста черепа в разных зонах, сравнили изменения краниологических промеров отдельно у лисиц Бессарабии (междуречье р. Дунай и р. Днестр), южной части междуречья р. Днестр и р. Южный Буг и его северной части и обнаружили сходные изменения кондильобазальной длины черепа в ряду последовательно появляющихся поколений с наибольшим пиком во всех случаях у лисиц, рожденных в 1989 г. Поэтому для увеличения выборки объединили все три группы лисиц в одну.

Хронографические изменения кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа лисиц 9–12-месячного возраста за 36-летний период представлены на рис. 3 и 4. Наибольшая величина этих промеров отмечена у самцов и у самок, рожденных в 1989 г. У последующих трех поколений этот показатель снижался. Различия между мак-

симальным в 1989 г. и минимальным в 1993 г. значениями кондильобазальной длины черепа достоверны для самцов ($p \leq 0.001$) и самок ($p \leq 0.05$). Менее значимо изменились средние значения скуловой ширины у самцов ($p \leq 0.01$) и у самок ($p \leq 0.05$). Межглазничная ширина и заглазничная ширина изменялись недостоверно (табл. 1, 2). У всех остальных поколений средние значения кондильобазальной длины и скуловой ширины колебались менее значительно, и различия между ними не были достоверными.

Волк

Ввиду небольшого количества черепов средние значения промеров черепа для каждого поколения будут малодостоверными. Поэтому использовали сравнение групповых показателей промеров черепа особей, рожденных во второй половине XX столетия с промерами особей, рожденных в начале XXI столетия (табл. 3, 4).

Различия средних значений кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа самцов между первой и второй группами существенны ($p \leq 0.001$).

Различия средних значений кондильобазальной длины и скуловой ширины черепа самок между первой и второй группами тоже существенны ($p \leq 0.002$).

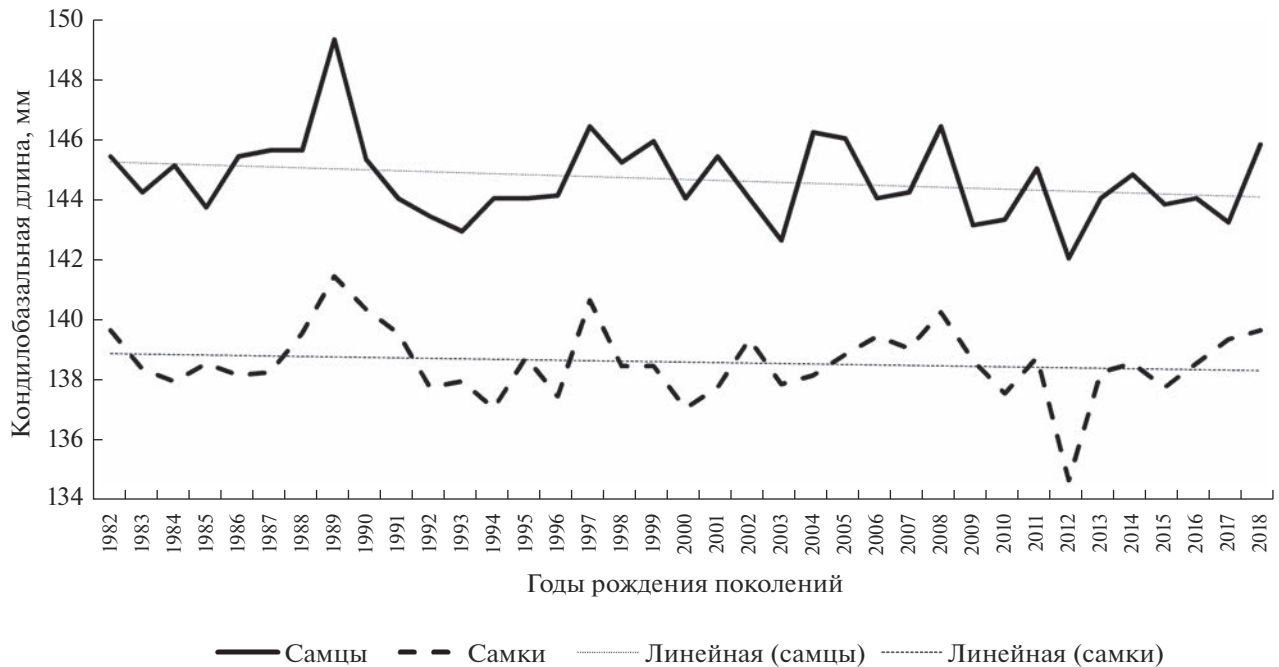


Рис. 3. Изменения средней кондильобазальной длины черепа одновозрастных (0+) молодых самцов и самок лисы в череде последовательно рождающихся поколений и тренды изменений на территории Одесской и Николаевской областей.

Влияние некоторых факторов на изменения величины особей

Крупные размеры взрослых особей могут формироваться в ходе их постнатального развития воздействием разных факторов. Ранее рассмотрены влияние качества, доступности и обилия кормов на рост молодых животных, прямое и опосредованное воздействие глобального потепления, плотности населения и др. (Мина, Клевезаль, 1976; Meiri et al., 2009; McNab, 2010; Yom Tov, Gefen, 2011). Для выявления возможных причин, которые могли обуславливать изменения размеров особей изученных видов, мы проанализировали основные факторы, оказывающие влияние на рост организма и способные вызывать соответствующие увеличения или уменьшения размеров взрослых животных.

Трофический фактор

Влияние трофического фактора на изменения величины особей у крапчатого суслика, вероятно, следует исключить. На протяжении всего срока культивации люцерны обеспеченность сусликов одинаковым по качеству зеленым кормом избыточна. С полей в летний сезон 2–3 раза скашивается несколько тонн зеленой массы с гектара.

Увеличения размеров хищников некоторые авторы связывают с улучшением питания в последние десятилетия, обусловленного появлением свалок пищевых отходов и развитием растениеводства в Израиле (Yom-Tov, 2003; Yom-Tov Y., Yom-Tov S., 2012), с увеличением количества трупов животных, погибших на автомагистралях и повышением численности дичи в Европе (Yom-Tov, 2003). У лисиц влияние обеспеченности кор-

Таблица 1. Промеры черепа прибылых самцов лисы Северо-Западного Причерноморья

Группы самцов по годам рождения, показатель	Кондильобазальная длина		Скуловая ширина		Межглазничная ширина		Заглазничная ширина	
	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм
1989	28	149.3 ± 0.6	23	80.3 ± 0.36	35	29.4 ± 0.24	36	22.4 ± 0.22
1993	12	142.9 ± 1.2	12	78.6 ± 0.35	12	28.7 ± 0.45	12	21.6 ± 0.28
<i>t</i>		4.75		3.50		1.36		2.05

n — количество промеренных черепов.

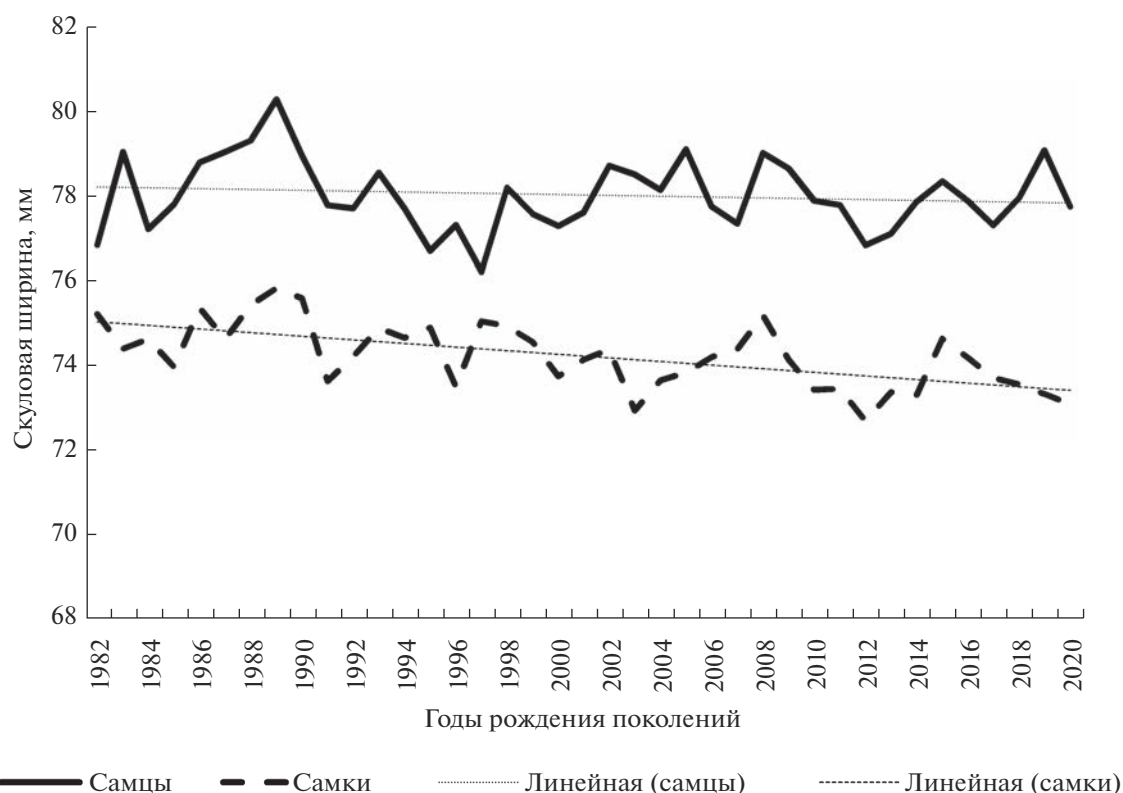


Рис. 4. Изменения средней скуловой ширины черепа одновозрастных (0+) молодых самцов и самок лисицы в череде последовательно рождающихся поколений и тренды изменений на территории Одесской и Николаевской областей.

мом в период роста лисят, вероятно, может оказывать некоторое влияние на размеры взрослых особей. В 1989, 1999 и в 2004 гг. в Одесской обл. отмечены случаи массового размножения мышевидных грызунов (Русев, 2013; наши данные). Однако, если в 1989 г. кондилобазальная длина черепа рожденных в этот год лисиц оказалась наибольшей у обоих полов, то у самцов, рожденных в 1999 и 2004 гг., она была тоже повышенной, но ее величина у самок, в отличие от самцов, оказалась относительно небольшой. В Северо-Западном Причерноморье лисята в период интенсивного роста не имеют ограничений в корме, т.к. в их рацион, кроме мелких млекопитающих входят многочисленные ящерицы, насекомые и раститель-

ные корма. Экскременты лисиц иногда полностью состоят из хитина жуков, остатков плодов шелковицы (*Morus nigra* L.), вишни магалебки (*Prunus mahaleb* L.), а позднее из косточек алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh.) и терна (*Prunus spinosa* L.). У двух, добытых в сентябре молодых лисиц, желудки были наполнены исключительно сверчками (*Gryllus campestris* L.). Поэтому различия в размерах лисиц колебаниями обеспеченности кормами в регионе однозначно объяснить нельзя.

Кормовая база волков в Северо-Западном Причерноморье в 1950–1960-х гг. была хуже, чем в последующий период. В те годы сельское хозяйство еще восстанавливалось после войны, недо-

Таблица 2. Промеры черепа прибылых самок лисицы Северо-Западного Причерноморья

Группы самок по годам рождения, показатель	Кондилобазальная длина		Скуловая ширина		Межглазничная ширина		Заглазничная ширина	
	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм
1989	17	141.4 ± 1.13	17	75.9 ± 0.48	16	28.0 ± 0.43	17	22.7 ± 0.30
1993	11	137.9 ± 0.89	11	73.7 ± 0.67	11	27.4 ± 0.50	11	22.4 ± 0.40
<i>t</i>		2.55		2.59		0.91		0.67

n — количество промеренных черепов.

Таблица 3. Промеры черепа прибылых самцов волка Северо-Западного Причерноморья

Группы самцов по годам рождения, показатель	Кондилобазальная длина		Скуловая ширина		Межглазничная ширина		Заглазничная ширина	
	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм
1950–1984	16	236.5 ± 0.99	18	135.1 ± 1.59	17	43.3 ± 0.85	18	41.6 ± 0.51
2002–2014	12	222.1 ± 2.0	13	124.9 ± 1.62	13	41.9 ± 0.74	13	41.2 ± 0.44
<i>t</i>	6.43		5.22		1.31		1.0	

n — количество промеренных черепов.

Таблица 4. Промеры черепа прибылых самок волка Северо-Западного Причерноморья

Группы самок по годам рождения, показатель	Кондилобазальная длина		Скуловая ширина		Межглазничная ширина		Заглазничная ширина	
	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм	<i>n</i>	мм
1955–1969	11	224.6 ± 2.12	10	127.5 ± 1.65	11	41.2 ± 0.77	12	41.2 ± 0.53
2003–2018	9	209.7 ± 2.22	9	117.9 ± 1.74	9	40.4 ± 0.97	9	39.6 ± 0.88
<i>t</i>	4.85		3.99		0.61		1.60	

n — количество промеренных черепов.

статочно было развито животноводство, а дикие копытные (кабан и косуля) начали заселять регион только в 1960-е гг. С 1990-х гг. промышленное животноводство пришло в упадок, но появились частные предприниматели, скупавшие скот у населения для продажи на мясо. Отходы выбрасывали за пределами населенных пунктов, и они служили доступным кормом для лисиц и волков. Поэтому в XXI столетии обеспеченность волков кормами в рассматриваемом регионе была достаточной и не могла ухудшать развитие прибылых особей. Однако средние значения некоторых промеров их черепа оказались меньшими, по сравнению со значениями тех же промеров одновозрастных волков рождения 1950–1960-х гг., обитавших не в лучших условиях. Поэтому влияние трофического фактора нельзя считать решающим в определении размеров и прибылых волков.

Влияние климатических факторов на постнатальное развитие особей

Установлено, что размеры черепа и тела в середине и во второй половине XX столетия увеличивались на фоне глобального потепления климата у американской куницы (*Martes americana* Turtor) на Аляске (Yom-Tov et al., 2008) лисицы и барсука (*Meles meles* L.) в Дании (Yom-Tov et al., 2003), лисицы на северо-востоке Европы (Корытин, 2018), выдры (*Lutra lutra* L.) в Норвегии (Yom-Tov et al., 2006), японской мыши (*Apodemus speciosus* Temm.) и полевки Пратта (*Eothenomys smithii* = *E. kageus*) в Японии (Yom-Tov, Yom-Tov, 2004). Но у рыси

(*Lynx lynx* L.) на Аляске (Yom-Tov et al., 2006) и оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus* Wagner) в Северной Америке (Guralnick et al., 2020) эти показатели в этот же период снижались. Поэтому однозначно оценивать влияние глобального потепления на изменения размеров особей нельзя. Считают, что это влияние может проявляться косвенно, улучшая доступность и качество кормов для растущих индивидов. Повышенные минимальные температуры окружающей среды увеличили доступность пищи и экономии энергии для мышей, а также потребовали изменения рациона у полевок (Yom-Tov, Yom-Tov, 2004). Глобальное потепление климата может увеличивать продуктивность биоценозов или, снижая глубину и сроки залегания снежного покрова, делать более успешной охоту хищных зверей (Yom-Tov et al., 2007).

У крапчатого суслика непосредственное влияние погодных факторов на рост молодых в постнатальном онтогенезе исключается, о чем свидетельствуют результаты наблюдений за соседними поселениями на посевах люцерны, расположенными поблизости и испытывающими одинаковое воздействие погодных условий. Поселения на полях люцерны у с. Таирово располагались на расстоянии 200 м друг от друга на ровной горизонтальной поверхности, однако средние показатели кондилобазальной длины особей в этих поселениях различались при $p \leq 0.001$ (табл. 5). Различия размеров сусликов в одни и те же годы, испытывающих одинаковое воздействие метеоусловий, свидетельствуют о других, более значимых фак-

Таблица 5. Различия кондилобазальной длины черепа у годовалых самцов и самок крапчатого суслика, обитающих в соседних поселениях, в 2007 г.

Пол	Поселения	Кондилобазальная длина, мм	Количество особей	<i>t</i>
Самцы	Таирово	42.4 ± 0.17	28	4.9
	Таирово 1	40.5 ± 0.34	9	
Самки	Таирово	40.9 ± 0.13	29	4.6
	Таирово 1	40.0 ± 0.14	28	

торах влияния на постнатальное развитие особей крапчатого суслика, чем температурные и другие погодные факторы. Поэтому потепление климата не может вызывать однонаправленное изменение морфологических признаков во всех поселениях сусликов.

Влияние паразитов и заболеваний на онтогенез особей

У крапчатого суслика соседней Молдавии зараженность гельминтами весной более чем в 3 раза выше, по сравнению с летом, когда происходит интенсивный рост молодых. Наибольшая интенсивность инвазирования диких животных гельминтами отмечена на не возделываемых неудобьях (Андрейко, 1973). Высокая зараженность скребнями *Moniliformis moniliformis* отмечалась и нами у сусликов, обитающих в естественных биотопах. Но сельскохозяйственные угодья имеют обедненную фауну паразитов, т.к. ежегодная вспашка постоянно нарушает циклы развития гельминтов и членистоногих. На новых посевах люцерны, которые заселяют суслики, отсутствуют старые норы, где обычно сохраняются гнездовая фауна паразитов и связанные с ней возбудители трансмиссивных заболеваний. Они могут формироваться со временем из тех немногих экземпляров, которые переносятся мигрирующими особями. 4–5 лет существования поселения на поле люцерны недостаточно для образования значительных очагов трансмиссивных инфекций, которые могут вызывать массовые заражения особей. Поэтому суслики, обитающие в полевых угодьях, отличаются от особей, постоянно живущих в естественных биотопах, низкой зараженностью экто- и эндопаразитами и переносимыми ими инфекционными заболеваниями. Причиной замедления роста молодых особей третьего и последующих поколений, рожденных на посевах люцерны, инвазии и инфекции быть не могут.

Для лисиц региона в 1990–2015 гг. не отмечено массовых заболеваний зудневой чесоткой, незначительные вспышки которой наблюдались в середине 1980-х гг. (Греков и др., 2005), и в конце второго десятилетия текущего столетия (наши данные). У туш волков, поступавших в зоологический музей, признаков кожных заболеваний, а

также истощения не отмечали. Зараженность паразитами в период исследований не могла приводить к замедлению развития молодых особей указанных видов.

Влияние изменений плотности населения и численности в ходе популяционных циклов и заселения новых территорий

Плотность населения играет важную роль в процессах популяционной динамики, регулируя кормовые и другие ресурсы, вызывая стрессовые состояния, которые могут влиять на рост и развитие молодых. У крапчатого суслика в первые годы после заселения поля, засеянного люцерной, плотность населения низкая (2–5 особей/га), а размеры особей первых поколений наиболее велики. Увеличенные размеры кондилобазальной длины черепа самцов и самок отмечены у особей первых (2–3) поколений, рожденных в начале формирования поселения, при еще низкой плотности населения. Но при вторичном ее снижении, обусловленном уменьшением рождаемости, значения кондилобазальной длины черепа у последующих поколений сусликов не увеличиваются (рис. 5).

Плотности населения лисиц и волков в период постнатального онтогенеза молодых не достигают таких величин, при которых особи вынуждены тесно контактировать друг с другом или конкурировать между собой за ресурсы. Выводковые норы лисиц даже в период высокой плотности 1990-х гг. располагались на удалении 2–3 км одна от другой (наши данные), а логова волков были разделены значительными расстояниями (Гурский, 1978). Отсутствие контактов между молодыми особями в период раннего онтогенеза не создает таких стрессовых ситуаций или конкурентных отношений, которые могли бы угнетающе влиять на физиологические процессы роста и развития щенков. Однако колебания численности у них тоже сопровождаются соответствующими изменениями кондилобазальной длины черепа (рис. 6, 7).

Увеличения размеров наблюдаются у первых поколений мелких млекопитающих, рождающихся на фазе подъема численности. На фазе ее пика и снижения особи последующих поколений мельчают, в результате т.н. эффекта Читти (Boonstra,

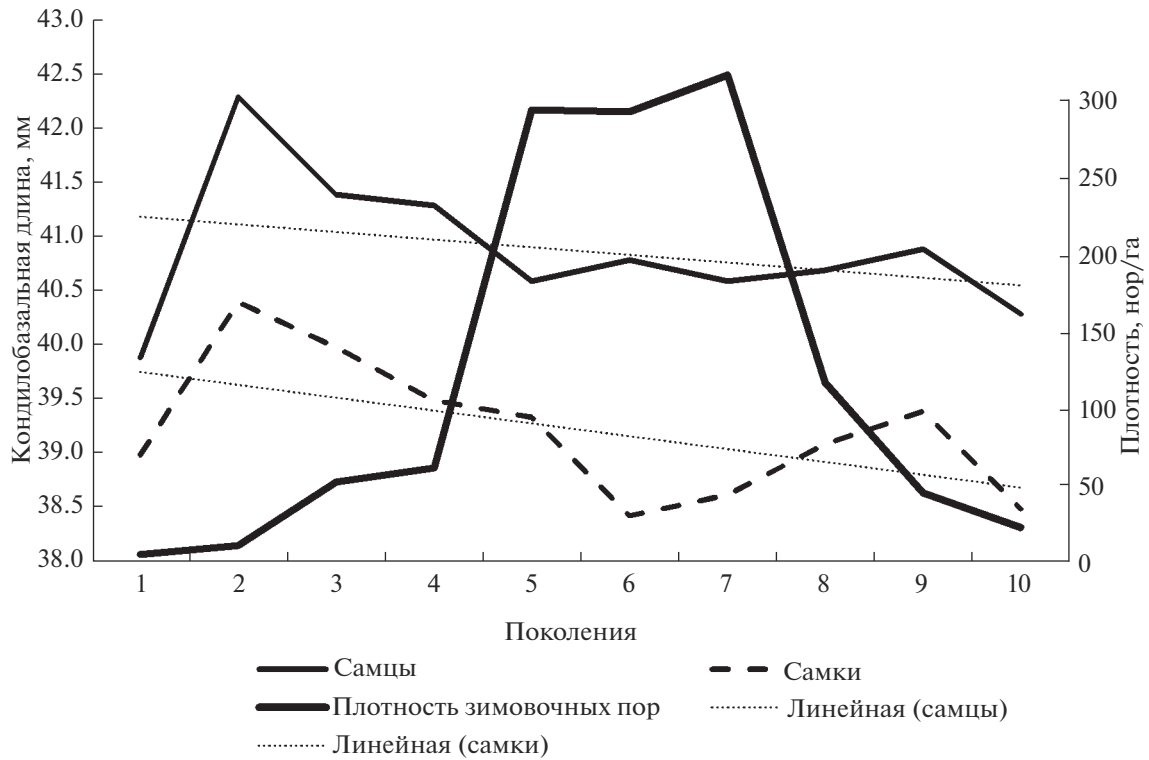


Рис. 5. Изменения кондилобазальной длины черепа самцов и самок крапчатого суслика, тренды изменений и динамика плотности зимовочных нор в ходе формирования поселения.

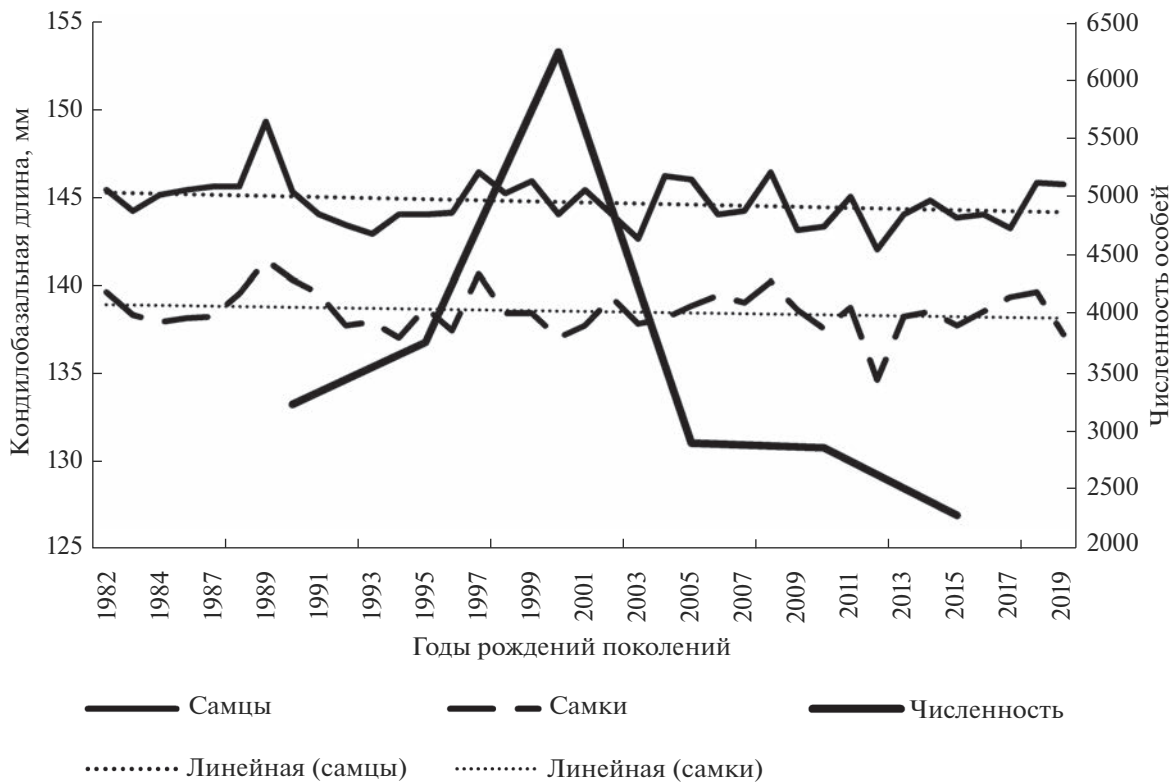


Рис. 6. Изменения кондилобазальной длины черепа самцов и самок лисицы в череде последовательно рождающихся поколений на фоне колебаний ее численности (по данным ГКС Украины "2ТП-Охота") в Одесской обл., Украина.

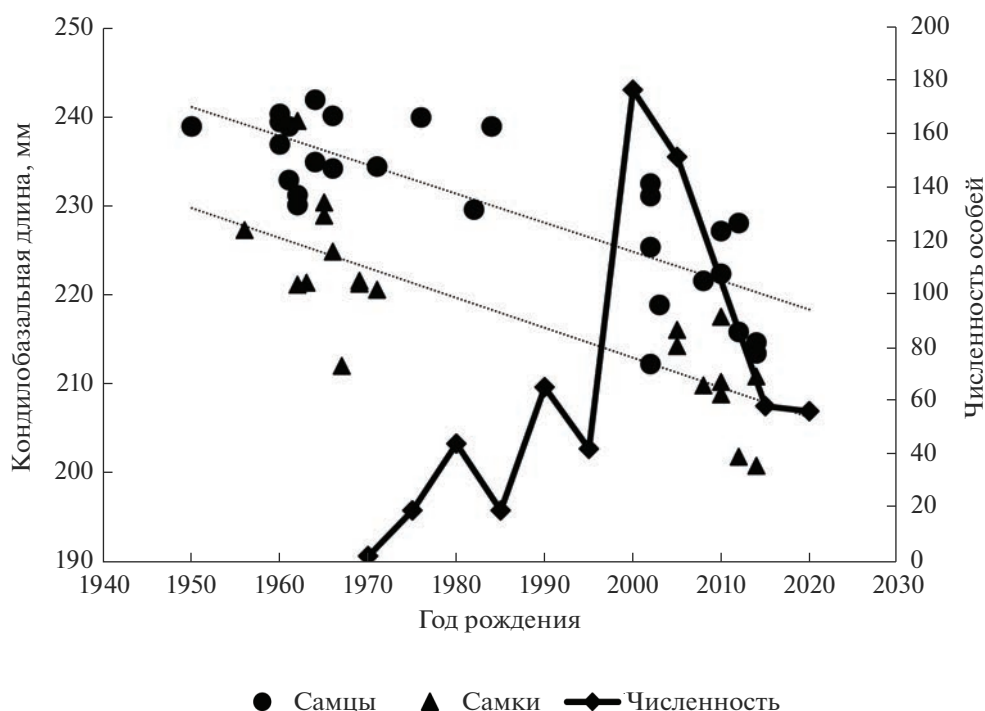


Рис. 7. Изменения кондилобазальной длины черепа самцов и самок волка и тренды этих изменений на фоне колебаний его численности (по данным ГКС Украины “2ТП-Охота”) в Одесской обл., Украина.

Krebs, 1979). На синхронизацию хронографических изменений морфологических признаков с фазами цикла численности у песца (*Alopex lagopus* L.), белки (*Sciurus vulgaris* L.), рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) и канадской рыси указывают Шиляева (1974), Раменский (1983), Михеева (1985), Чепраков (2019), Yom-Tov с соавторами (2007). Численность волка в СССР увеличивалась в 1930-е–1940-е гг., а потом перешла в глубокую депрессию, продолжавшуюся в Северо-Западном Причерноморье до начала 1970-х гг. (Смирнов, 1983; Волох, 2016). Наиболее крупные особи в указанном регионе рождались на фазе глубокой депрессии и в начале выхода из нее во второй половине прошлого столетия. На следующих фазах пика и спада численности в первые десятилетия XXI столетия рождались более мелкие особи (см. рис. 7).

С начальной фазой популяционного цикла многих млекопитающих, который всегда начинается с небольшого количества особей, заселение животными новых территорий происходит сходно. Увеличения размеров особей в новых местообитаниях известны у ондатры (*Ondatra zibeticus* L.), бобра (*Castor fiber* L.), соболя (*Martes zibbelina* L.) (Раменский и др., 1988; Монахов, 1984) в начале акклиматизационного “взрыва”. Причиной этого на фазе нарастания численности может являться не сформированность биоценотических отношений с местной паразитофауной, болезнями, вра-

гами, конкурентами за ресурсы и др. (Чесноков, 1989), которые впоследствии ограничивают не только дальнейшее увеличение численности, но и оказывают угнетающее влияние на постнатальный рост молодых особей. Поэтому формирование биоценотических связей может приводить и к уменьшению размеров тела взрослых особей. Но у крапчатого суслика достоверное уменьшение промеров черепа происходит уже спустя несколько лет после заселения посева люцерны, где биоценотические отношения изначально отсутствуют в связи с предшествующими ежегодными вспашками почвы и сменой полевых культур. Эти отношения вряд ли успевают сложиться за первые годы существования поселения и вряд ли оказывать влияние на постнатальное развитие сусликов.

Влияние гетерозиса на изменения размеров особей

Временное увеличение размеров особей и плодовитости свойственно такому явлению, как гетерозис (соматический и репродуктивный). Он проявляется у потомков первого поколения от родителей, происходящих из разных т.н. инбредных линий или групп особей, которые образуются в результате родственных скрещиваний в нескольких поколениях (Иванова, Кравченко, 1967). У сусликов и других видов млекопитающих образованию инбредных групп особей в разных частях

Таблица 6. Различия в длине тела между молодыми крапчатыми сусликами, отловленными в расположенных неподалеку поселенных “Дальник” и “Новая Долина” в период выхода из выводковых нор и после окончания расселения в 1973 г.

Пол	“Дальник”			“Новая Долина”			<i>t</i>
	Сроки отлова	Всего, особей	Длина тела, мм	Сроки отлова	Всего, особей	Длина тела, мм	
Самцы	29–31.05	28	142.5 ± 2.01	2–3.06	38	181.3 ± 2.54	11.9
Самки		24	144.0 ± 2.46		27	175.6 ± 2.9	7.9
Самцы	8–9.07	39	187.1 ± 1.72	11–12.07	18	210.6 ± 1.56	9.92
Самки		27	179.8 ± 1.23		19	200.8 ± 2.47	7.61

пространственных группировок способствует оседлое обитание. Скрещивание особей из разных инбредных групп происходит при увеличении подвижности и перегруппировках населения, вызванных разрушением местообитаний или после глубокого снижения численности в результате природных или антропогенных воздействий. Такие перегруппировки установлены у серых сурков (*Marmota baibacina*) (Бибики, 1967), многих видов мелких грызунов (Шилова, 1993) и одичавших лошадей (*Equus ferus caballus* L.) (Спаская и др., 2016). Родительские пары образуются из особей, ранее проживавших далеко друг от друга и относящихся к разным инбредным группам. В результате размножения таких неродственных родителей появляется аутбредное потомство с проявлениями соматического и репродуктивного гетерозиса. Известно, что гетерозис проявляется только в первом поколении, причем только в благоприятных условиях обитания, а в последующих поколениях затухает (Иванова, Кравченко, 1967).

В пользу гипотезы о влиянии на рост молодых гетерозиса, которое начинается уже на ранних стадиях развития (Иванова, Кравченко, 1967), свидетельствуют различия в величине молодых особей крапчатого суслика уже в период выхода из выводковой норы. В формирующихся поселенных на посевах люцерны молодые крапчатые суслики в месячном возрасте крупнее своих сверстников, обитающих неподалеку в давно сформированных поселенных на пастбище. Питательность растений люцерны и степных пастбищных трав в кормовых единицах почти не различается, поэтому кормовая база не могла влиять на рост и развитие сеголеток. Но различия в длине тела сохраняются и в середине лета после завершения интенсивного роста (табл. 6). Они обуславливают различия в промерах черепа годовалых сусликов следующей весной.

В первой половине июля 1973 г. коэффициенты упитанности сеголеток в этих поселенных тоже различались. У самцов в поселении “Дальник” этот показатель составил 9.2 ± 0.6 г/см, $n = 39$, в поселении “Новая Долина” — 12.8 ± 0.4 г/см, $n = 18$, а у самок соответственно — 8.8 ± 0.01 г/см,

$n = 27$ и 12.6 ± 0.03 г/см, $n = 19$. Скорость жиронакопления у половозрелых особей первых поколений, рожденных в формирующихся поселенных на посевах люцерны выше, чем у последующих поколений (Лобков, 1999), что может свидетельствовать о физиологической специфике этих поколений, обусловленной гетерозисом.

В пользу гипотезы о влиянии гетерозиса свидетельствует и то, что изменения размеров происходят одновременно и однонаправленно с изменениями воспроизводства в череде поколений. Плодовитость самок крапчатого суслика наибольшая у наиболее крупных особей, рожденных в фазу увеличения численности, а у особей последующих поколений этот показатель снижается (рис. 8). Так же в ряду поколений снижается выживаемость молодых особей и увеличивается эмбриональная смертность (Лобков, 1999), а показатели плодовитости положительно коррелируют с показателями кондильобазальной длины черепа самцов и самок (коэффициенты корреляции соответственно 0.82 и 0.69).

Установлено, что подъем численности лисиц начинается при увеличении среднего числа эмбрионов, повышении доли участвующих в размножении самок, увеличении выживаемости во всех возрастных группах, в том числе и у сеголеток (Корытин, 2019). Увеличение численности лисиц в Одесской области происходило с середины 1980-х гг. до конца XX столетия. Можно предположить, что и в Одесской обл. наибольшее увеличение кондильобазальной длины черепа у самцов и самок, рожденных в 1989 г. на фазе подъема численности, сопровождалось повышением рождаемости и выживаемости приплода. У суслика положительная связь плодовитости с кондильобазальной длиной черепа более очевидна, но и у лисиц она, вероятно, тоже существует. Это дополнительно свидетельствует в пользу генетической обусловленности хронографической изменчивости, при которой соматический гетерозис обычно сочетается с репродуктивным. Практика селекции домашних животных убедительно доказала роль гетерозиса в увеличении некоторых полезных признаков аутбредных особей. Поэтому есть

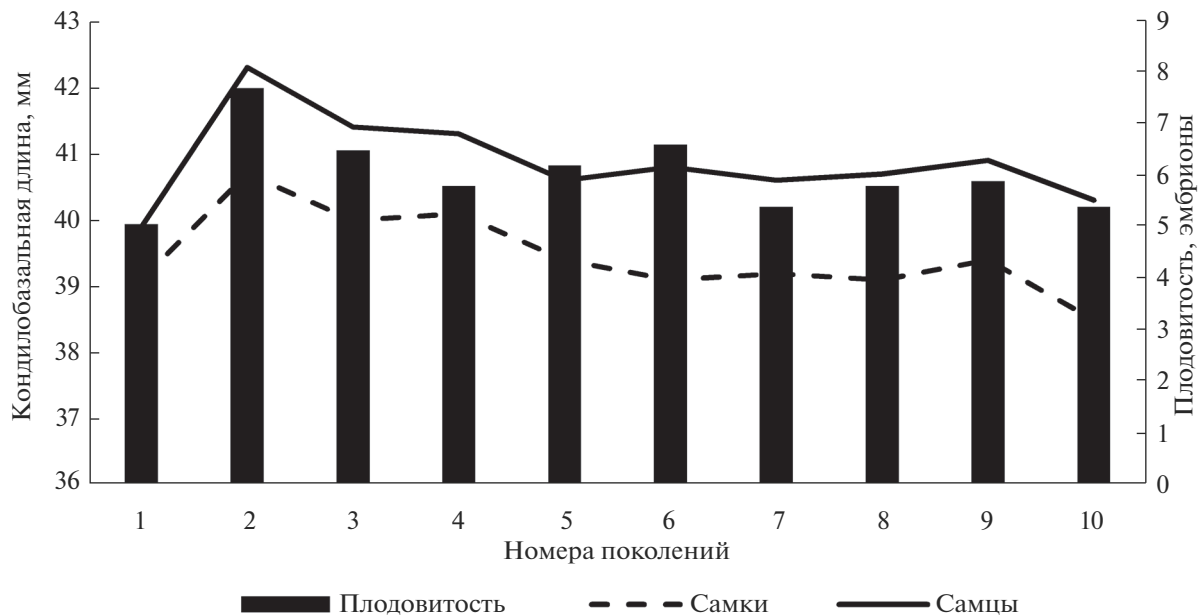


Рис. 8. Изменения средней плодовитости годовалых самок и кондилобазальной длины черепа в череде последовательно рождающихся поколений крапчатого суслика в ходе формирования поселения на люцерне.

все основания предполагать, согласно принципу аналогии, что и среди диких млекопитающих изменения краниологических промеров могут быть обусловлены этим явлением.

На рис. 9 сравнили относительные показатели изменений кондилобазальной длины черепа у годовалых самцов и самок крапчатого суслика и лисицы у нескольких последовательно рождающихся поколений. Кривые на графике очень сходные, что может свидетельствовать о сходных закономерностях и причинах этого явления. И у сусликов, и у лисиц наибольшее увеличение размеров происходит у самцов и самок только одного поколения, рожденных от мелких родителей исходного поколения. Особи каждого из трех последующих поколений уменьшаются в размерах, и со временем приближаются к размерам прародителей.

Хронографические изменения размеров черепа и тела наблюдаются у особей, принадлежащих к разным систематическим группам млекопитающих (насекомоядным, грызунам, хищным). Об общности процессов, происходящих в их популяциях, косвенно свидетельствуют сходные величины изменения кондилобазальной длины черепа от минимальных до максимальных значений в ходе временных изменений. Для сравнения использовали относительные показатели различий, выраженные в процентах от максимальных значений (табл. 7).

О влиянии внутрипопуляционных факторов на хронографическую изменчивость особей свидетельствуют результаты наблюдения за различиями кондилобазальной длины черепа у годовалых

сусликов, одновременно обитающих в разных поселениях на посевах люцерны. Расстояния между поселениями по прямой составляли от 0.2 до 40 км. А в широтном направлении все они располагались в 20 км полосе с юга на север. Кормовые и погодные условия были примерно одинаковые. Различались только стадии развития поселений, зависящие от сроков посева люцерны. Наиболее крупные особи обитали в молодых, только начинающих формироваться поселениях Сухой лиман, Мизикевича и Таирово (табл. 8).

Различия между значениями кондилобазальной длины черепа самцов одного года рождения достоверны при $p \leq 0.001$. Соответственно различались и размеры черепов самок из рассмотренных поселений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Новое поселение сусликов на посевах люцерны образуется немногими иммигрантами из разных частей материнского поселения, где смена нескольких поколений сформировала многочисленные инбредные группы особей. Родительские пары на вновь заселяемой территории образуются преимущественно самцами и самками, происходящими из разных инбредных групп. Поэтому проявление гетерозиса у их потомков ожидаемо. Увеличение размеров лисиц, рожденных в 1989 г., произошло после глубокой депрессии численности в середине 1980-х гг. и в начале ее подъема. То же относится и к волку. Наиболее крупные размеры особей отмечены в период выхода из глу-

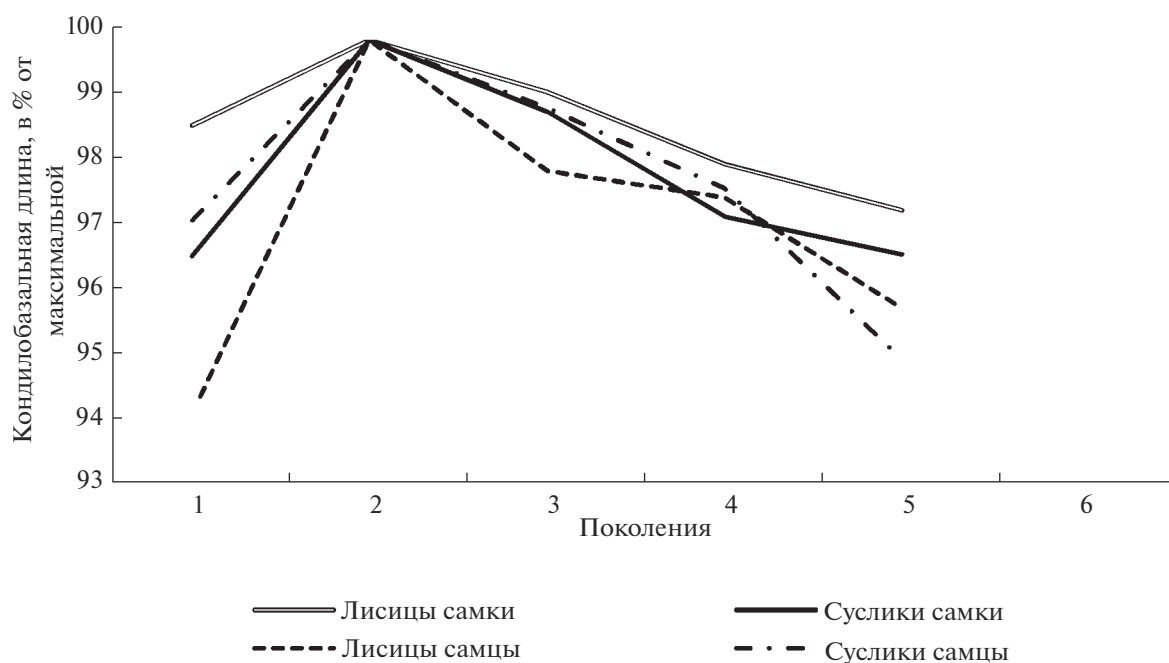


Рис. 9. Изменения кондилобазальной длины черепа (в % от максимальных значений) в череде последовательно рождающихся поколений лисицы и крапчатого суслика.

бокой депрессии численности, для которой характерны перегруппировки населения и рождение аутбредных потомков. Изменения системы спариваний отражаются на росте и размерах взрослых особей. Возможно, наблюдаемая связь хронографических изменений морфологических признаков с изменениями воспроизводства и скорости роста молодых сусликов при отсутствии влияния на этот процесс иных факторов обусловлена гетерозисом.

Несомненно, существуют и другие причины временного увеличения размеров особей, предложенные разными исследователями (см. выше). Но у рассмотренных видов в Северо-Западном Причерноморье в XX и XXI столетиях они очевидно связаны со сменами преобладающих типов спаривания, при которых повышение частоты аутбредных спариваний, приводит к появлению многочисленных потомков с проявлениями соматического гетерозиса. Влияние глобального потепления, изменений кормовой базы и другие факторы могут действовать опосредованно, вызывая или, наоборот снижая миграционную активность, что влияет на структуру спариваний и влечет проявления гетерозиса, в той или иной степени. Масштабные лесные пожары и летние засухи вынуждают животных к массовым перемещениям в поисках корма и пригодных мест обитания. В результате увеличиваются гетерозиготность потомков и вероятность проявления гетерозиса у некоторых из них. А улучшение условий

обитания, наоборот, ведет к повышению оседлости. Вероятность аутбредных спариваний уменьшается, а с ней и вероятность проявлений гетерозиса.

Количество потомков с проявлениями гетерозиса зависит от частоты аутбредных спариваний в популяции. Особенно многочисленными в составе населения они становятся после глубоких депрессий численности (как у лисицы и волка) или массовых вынужденных перемещений особей (как у сусликов), когда большинство родительских пар производят крупных аутбредных потомков с проявлениями гетерозиса. Соответственно их доле в годовом приросте увеличиваются и средние показатели размеров особей одного поколения. При небольшом количестве крупных особей увеличение средних значений признаков малозаметно, а различия между поколениями могут быть недостоверными.

Исследования хронографической изменчивости нередко основываются на коллекционных материалах, собранных в разные фазы популяционных циклов. Поэтому тренды морфологических изменений иногда оказываются разнонаправленными. Раменский и соавторы (1985), изучавшие изменения кондилобазальной длины черепа одновозрастных волков Украины и Молдавии, сравнивали выборки волков, добытых на фазе пика и спада численности в 1930–1950 гг. (мелкие особи), с выборками волков, добытых, в основном, в 1960-е гг. на фазе депрессии численности и выхода из нее (крупные особи). Есте-

Таблица 7. Различия между минимальными и максимальными средними значениями кондилобазальной длины черепа (в % от максимального значения) у некоторых видов млекопитающих

Пол	Различия средних значений, %	Источник данных
Суслик крапчатый		
Самцы	5.7	Наши данные
Самки	5.9	
Ондатра		
Самцы	6.3	Раменский и др., 1993*
Самки	5.3	
Бобр		
Пол не указан	4.6	Язан, 64*
Лисица		
Самцы	5.0	Наши данные
Самки	4.8	
Самцы	3.7	Yom-Tov et al., 2013
Самки	3.9	
Песец		
Самцы	4.2	Раменский, 1983*
Самки	2.0	
Волк		
Самцы	5.8	Наши данные
Самки	6.7	
Пол не указан	6.7	Раменский, 1982*

* Наши расчетные данные по материалам статей указанных авторов.

Таблица 8. Различия между средними значениями кондилобазальной длины черепа годовалых самцов крапчатого суслика одного года рождения в поселениях на посевах люцерны, находящихся на разных стадиях формирования

Годы рождения поколений	Поселение	Кондилобазальная длина, мм	Количество особей
1982	Сухой лиман	42.4 ± 0.29	12
	Сычавка 1	40.9 ± 0.12	47
	Сычавка 2	40.0 ± 0.14	32
1986	Мизикевича	42.05 ± 0.13	43
	Дальник	40.8 ± 0.12	59
	Григорьевка	40.6 ± 0.11	87
2007	Таирово	42.4 ± 0.17	28
	Таирово 1	40.5 ± 0.34	9

ственно, что тренд изменений промеров черепа на этом промежутке времени оказался положительным, что дало им основание говорить об увеличении размеров одновозрастных волков в XX столетии. Но следующий цикл численности, начавшийся в Одесской обл. в 1970-е гг. и заканчивающийся в настоящее время, обусловил умень-

шение размеров волков, рожденных на фазе пика и последующего снижения численности, сравнительно с волками, рожденными в период депрессии и начала нового цикла численности. Поэтому тренд изменений кондилобазальной длины черепа у самцов и самок на данном отрезке времени оказался отрицательным (см. рис. 7).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хронографические изменения морфологических признаков у изученных видов млекопитающих, обычно представляют временное отклонение от их средних размеров в сторону увеличения, которое через несколько поколений сменяется возвратом к исходным значениям. К общим закономерностям хронографических изменений размеров черепа следует отнести синхронность проявления у самцов и самок. Изменения наиболее выражены в значениях кондилобазальной длины и скуловой ширины черепа, которые могут выступать индикаторами этих изменений. Увеличения размеров черепа происходят “скачкообразно” у особей преимущественно одного поколения, а их возврат к исходным значениям происходит постепенно у особей нескольких следующих поколений. Увеличение размеров тела начинается уже на ранних стадиях постнатального онтогенеза и сказывается на величине взрослых особей. Хронографические изменения не постоянны и обратимы, увеличения значений морфологических признаков у особей одних поколений сменяются их уменьшением у особей следующих поколений. Они синхронизированы с фазами популяционных циклов.

Причиной хронографических изменений морфологических признаков у млекопитающих может выступать соматический гетерозис. В естественных условиях обитания гетерозис обусловлен сменой преобладающих типов спаривания, вызванной массовыми перегруппировками особей в результате глубоких сокращений численности от природных и антропогенных воздействий. Гетерозис, как эффект аутбредных спариваний, относится к проявлениям генетических процессов, происходящих в популяциях разных видов млекопитающих. У многих из них глубокое снижение численности проявляется сходно, приводя к разрушению сложившейся пространственно-экологической структуры, обуславливающей формирование инбредных групп особей, и вынуждая сохранившихся одиночных самцов и самок перемещаться далеко за пределы мест постоянного обитания в поисках партнеров для размножения. Если впоследствии численность восстанавливается, то это происходит в результате размножения, как правило, неродственных родителей. Их потомки первого поколения развиваются в специфических условиях избыточного обеспечения ресурсами и отсутствия внутривидовых взаимоотношений, что необходимо для проявления гетерозиса. Поэтому и у других, не рассмотренных выше видов млекопитающих, сходные хронографические изменения морфологических признаков могут быть обусловлены этим явлением.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Ю.Н. Олейника за помощь в математической обработке результатов и обсуждение отдельных положений статьи, а также всех сотрудников Зоологического музея Одесского национального университета, принимавших участие в сборе и коллекционной обработке черепов рассмотренных видов млекопитающих.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При проведении исследований не использованы живые животные. Обработывался только музейный краниологический материал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрейко О.Ф., 1983. Паразиты млекопитающих Молдавии. Кишинев: Издательство “Штиинца”. 187 с.
- Бибииков Д.И., 1967. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука. 199 с.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П., 1965. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. 382 с.
- Волкова Т., 1988. Акцелерация населения СССР. М.: Изд-во МГУ. 72 с.
- Волох А.М., 2016. Охотничьи звери степной Украины. Херсон: Гринь Д.С. 571 с.
- Госьков А.М., Корытин Н.С., 2016. Изменение размеров черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) во второй половине XX в. на Среднем Урале и прилегающей территории // Экология. № 6. С. 468–471. <https://doi.org/10.7868/S367059716060068>
- Греков В.С., Нехороших З.Н., Бощенко Ю.А., Рынга В.Д., Лобков В.А., Варишева Т.Н., Маликова М.А., 2005. Красная лисица в экосистемах Северо-Западного Причерноморья. Современные проблемы зоологии и экологии. Материалы конф. Одесса: Феникс. С. 59–62.
- Гурский И.Г., 1973. Определение возраста волка (*Canis lupus* L.) по черепу // Вестник зоологии. № 3. С. 55–59.
- Гурский И.Г., 1978. Волк в северо-западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение) // Бюллетень МОИП, отд. биол. Т. 83 (3). С. 29–37.
- Иванова О.А., Кравченко Н.А., 1967. Генетика. М.: Колос. 415 с.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.
- Корытин Н.С., 2018. Увеличение размеров черепа обыкновенной лисицы во второй половине XX века на северо-востоке Европы // Экология. № 1. С. 60–65. <https://doi.org/10.7868/50367059718010070>
- Корытин Н.С., 2019. Динамика численности обыкновенной лисицы: внешнее влияние или внутривидовые факторы? // Экология и эволюция: новые горизонты. Материалы Международного

- симпозиума, посвященного 100-летию академика С.С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). Екатеринбург: Гуманитарный университет. С. 56–59.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа. 352 с.
- Лобков В.А., 1978. О хронографической изменчивости крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоологический журнал. Т. 57. № 12. С. 1897–1899.
- Лобков В.А., 1999. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Астропринт. 272 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1976. Рост животных. 291 с.
- Михеева К.В., 1985. Особенности краниометрических признаков белки отдельных районов Среднего Урала // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск. С. 37–48.
- Монахов В.Г., 1984. Морфологические изменения соболей Средней Сибири и Приобья под влиянием интродуцентов из Прибайкалья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 22 с.
- Петровский Ю.Т., 1961. Особенности экологии крапчатого суслика в Белоруссии // Зоологический журнал. Т. 40. № 5. С. 136–148.
- Раменский (Рыбцов) С.Е., 1982. Экологические закономерности хронографической изменчивости Canidae. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 22 с.
- Раменский С.Е., 1983. Связь общей численности, фазы цикла и размеров прибылых на примере песца // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 112–126.
- Раменский С.Е., Смирнов В.С., Гурский И.Г., Павлов М.П., 1985. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX столетии // Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука. С. 261–266.
- Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В., 1988. Скорости однонаправленных изменений размеров ондатры и бобра при их акклиматизации на Севере // Грызуны: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Свердловск. 1. С. 43–44.
- Раменский С.Е., Кузьминых Ю.А., Малафеев Ю.М., Ширяев В.В., 1993. Хронографическая изменчивость размеров тела и черепа ондатры // Ондатра: Морфология, систематика, экология. М.: Наука. С. 47–56.
- Русев И.Т., 2013. Екосистеми Північно-Західного Причорномор'я як основа формування небезпечних фауністичних комплексів та їх структурно-функціональна організація. Автореф. дис. ... докт. біол. наук. Дніпропетровськ. 46 с.
- Сергеев В.Е., Онищенко С.С., Пермитин Д.В., 1990. Взаимосвязь популяционной динамики и хронографической изменчивости конкурирующих видов в зоне симпатрии. V съезд Всесоюз. териолог. общества АН СССР. М. Т. 2. С. 65–66.
- Смирнов В.С., 1983. Принципы анализа возрастной структуры популяций по выборочным данным // Экология. 1. С. 69–76.
- Спасская Н.Н., Шербакова Н.В., Ермилина Ю.А., 2016. Состояние популяции свободноживущих (одичавших) лошадей в государственном природном заповеднике “Ростовский” // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещание (X съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 40.
- Чепраков М.И., 2019. Эффекты популяционной плотности в циклической популяции рыжей полевки // Экология и эволюция: новые горизонты. Материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). Екатеринбург: Гуманитарный университет. С. 124–126.
- Чесноков Н.И., 1989. Дикie животные меняют адреса. М.: Мысль. 219 с.
- Шарова Л.П., 1983. Хронографическая изменчивость краниологических признаков обыкновенной бурозубки // Млекопитающие СССР. III Съезд всесоюз. териологического общества АН СССР. М. Т. 2. С. 9.
- Шилова С.А., 1993. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука. 201 с.
- Шилева Л.М., 1974. Изменчивость некоторых морфологических признаков у разных генераций *Alopex lagopus* L. (Carnivora) // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6–12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ. Т. 2. 342 с.
- Язан Ю.П., 1964. О некоторых морфологических и экологических сдвигах у бобров в связи с их реакклиматизацией в Печоро-Илычском заповеднике // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Вып. 11. С. 75–82.
- Boonstra R., Krebs C.J., 1979. Variability of large- and small-sized adults in fluctuating vole populations // Ecology. V. 60. № 3. P. 567–573.
- Guralnick R., Hantak M.M., Daijiang Li, Bryan S. McLean., 2020. Body size trends in response to climate and urbanization in the widespread North American deer mouse, *Peromyscus maniculatus* // Scientific Reports. 10:8882. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65755-x>
- McNab B.K., 2010. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: A resource rule. Oecologia. 164. P. 13–23. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1621-5>
- Meiri S., Guy D., Dayan T., Simberloff D., 2009. Global change and carnivore body size: data are stasis // Global Ecology and Biogeography. 18. P. 240–247.
- Yom-Tov Y., 2003. Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years // Functional Ecology. 17. P. 323–327.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Baagoe H., 2003. Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the 20th century: an effect of improved diet? // Evol. Ecol. Res. 5. P. 1037–1048.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., 2004. Climatic change and body size in two species of Japanese rodents // Biological Journal of the Linnean Society. 82. P. 263–267. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00357.x>
- Yom-Tov Y., Heggberget T.M., Wiig O., Yom-Tov S., 2006. Body size changes among otters, *Lutra lutra*, in Norway: The possible effects of food availability and global warming // Oecologia. 150(1). P. 155–160. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0499-8>
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., MacDonald D., Yom-Tov E., 2007. Population cycles and changes in body size of the lynx in

- Alaska // *Oecologia*. 152. P. 239–244.
<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0653-3>
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Jarrell G., 2008. Recent increase in body size of the american marten *Martes americana* in Alaska // *Biological Journal of the Linnean Society*. 93. 701–707.
- Yom-Tov Y., Geffen E., 2011. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biol. Rev.* 86. P. 531–541.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00168.x>
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., 2012. Observations on variation in skull size of three mammals in Israel during the 20th century // *Zoologischer Anzeiger*. 251. P. 331–334.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Zachos F.E., 2013. Temporal and geographical variation in skull size of the red fox (*Vulpes vulpes*) and the Eurasian badger (*Meles meles*) in Austria // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 108. № 3. P. 579–585.

ON THE PATTERNS AND CAUSES OF CHRONOGRAPHIC VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN SOME MAMMALS: THE ORDERS RODENTIA AND CARNIVORA

V. A. Lobkov*

Mechnikov Odessa National University, Odessa, 65058 Ukraine

**e-mail: zoomuz2017@gmail.com*

Chronographic variations in some craniological features in the Spotted ground squirrel, the Red fox and the Wolf in the middle of the 20th to early 21st centuries have been established. They represent their temporary deviations from the average size towards an increase which, after several generations, is replaced by a return to the original values. The influence of trophic and climatic factors, parasites, diseases and population densities during the development of young individuals is considered. Chronographic changes in the condylobasal length and zygomatic width of the skull are established as temporary and reversible, increases in their values being replaced by their decreases. Increases in the size of the skull of the Spotted ground squirrel and the Red fox occur “suddenly” in individuals of one generation, and their return to the initial values occurs gradually in individuals of several subsequent generations. Chronographic variations in the size of the skull of the Spotted ground squirrel and the Red fox correlate with changes in reproduction rates and some other varying factors. They correspond to certain phases of population abundance. Increased sizes of the Red fox and Wolf skulls are observed in the phases of quitting a depression to the beginning of a population growth. The probable causes of chronographic changes lie in somatic heterosis, caused in natural habitats by the alternation of the prevailing mating types (inbreeding or outbreeding), these being due to massive rearrangements of individuals as a result of deep population reductions from natural or anthropogenic impacts.

Keywords: skull, variation, *Spermophilus suslicus* Guld., *Vulpes vulpes* L., *Canis lupus* L., somatic heterosis

УДК 599.723.2-152.2(574)"627

ИСТОРИЯ ГОЛОЦЕНОВОГО АРЕАЛА КУЛАНА (*EQUUS HEMIONUS*, *EQUIDAE*, *PERISSODACTYLA*) В КАЗАХСТАНЕ

© 2023 г. Н. А. Пластеева^а, *, П. А. Косинцев^а, **, М. С. Шагирбаев^б, ***,
М. М. Девяшин^а, ****, В. В. Гасилин^а, *****

^а Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург, 620144 Россия

^б Институт археологии имени А.Х. Маргулана,
Алматы, 050010 Республика Казахстан

*e-mail: natalya-plasteeva@yandex.ru

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

***e-mail: mambet_87@mail.ru

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

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

Поступила в редакцию 12.04.2023 г.

После доработки 06.06.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Некогда широко распространенный в аридных сообществах, кулан в настоящее время находится под угрозой исчезновения. В статье рассматривается географическое распространение кулана в голоцене на основе фаунистических данных из 70 местонахождений. На имеющемся материале сделана попытка проследить изменения северной границы ареала вида. Показано, что с неолита—энеолита кулан широко представлен на всей территории региона и его распространение оставалось практически неизменным до конца эпохи бронзы. Северная граница ареала достигала северного предела степной зоны. Начиная с 1 тыс. до н. э. находки кулана в степных районах исчезают, что указывает на снижение численности вида и, вероятно, на сокращение ареала кулана в южном направлении. Изменение северной границы обитания совпало с климатическими изменениями в пустынно-степной зоне и трансформацией хозяйственного уклада населения региона. Становление кочевого скотоводства повлекло за собой увеличение конкуренции между куланом и домашним скотом за кормовые ресурсы и доступ к источникам воды. Резкий рост антропогенного воздействия во второй половине 19—начале 20 вв. привел к дальнейшему сокращению поголовья кулана и его окончательному исчезновению в дикой природе Казахстана.

Ключевые слова: кулан, ареал, аридные сообщества, голоцен, Казахстан

DOI: 10.31857/S0044513423090106, **EDN:** RZJRXB

Кулан (*Equus hemionus* Pallas 1775) — один из последних, наряду с киангом (*Equus kiang* Moorcroft 1841), видов лошадей (*Equus*), сохранившихся в аридных ландшафтах Евразии в диком состоянии. В недавнем прошлом географическое распространение кулана охватывало обширные открытые пространства Передней, Средней, Южной и Центральной Азии, а также юго-востока Европы, но впоследствии численность вида резко сократилась, и ареал распался на изолированные фрагменты. К середине 20 в. кулан уже считался исчезнувшим на всей территории Средней Азии и Казахстана. Лишь небольшая дикоживущая популяция уцелела на юго-востоке Туркменистана, где в 1941 г. с целью ее сохранения создан Бадхызский заповедник. Автохтонные популяции сохранились также в Монголии и северном Китае,

Иране и Индии; в Казахстане, Узбекистане и ряде других государств куланы впоследствии были реинтродуцированы (Kaczensky, Rustamov, 2015). В Казахстане реинтродуцирован туркменский подвид кулана (*E. h. kulan* Groves et Mazák 1967). В 1953 г. на о-в Барсакельмес в Аральском море были завезены первые особи из Бадхыза, а с 1980-х гг. начались работы по акклиматизации животных в других частях Казахстана (Pereladova et al., 2002). К настоящему моменту кулан внесен в Красные Книги государств, в фауне которых он представлен, а также в Красный список Международного Союза Охраны Природы как вид, численность и ареал которого сильно ограничены.

Выявление и соблюдение достаточных условий для сохранения кулана и оценка перспектив

увеличения численности его населения входят в круг приоритетных задач природоохранной деятельности в Казахстане. Несмотря на необходимость новых и пересмотра известных знаний о вымирающем виде, в изучении истории кулана еще существуют значительные пробелы, в частности, слабо изучены особенности географического распространения вида в недалеком геологическом прошлом — плейстоцене и голоцене. На данный момент подробно описана северная граница ареала, реконструированная только для последних столетий (Афанасьев, 1960; Гептнер и др., 1961; Банников, 1981). Попытки систематизации ископаемого материала и изучения естественного ареала кулана предпринимались ранее (Кожамкулова, 1978, 1981). География имевшихся на тот момент остеологических находок показала, что ареал вида в плейстоцене и голоцене был значительно шире, нежели в современности, а его контуры испытывали постоянную динамику. Недостаточность фактического материала не позволила детально исследовать эти изменения в разные эпохи. Археологические раскопки, проведенные за последние годы в Казахстане, позволили собрать значительный фаунистический материал, происходящий из хорошо стратифицированных и датированных местонахождений. В связи с получением новых данных мы выполнили обзор и анализ всей известной на данный момент информации о находках кулана в голоцене этой аридной области Азии, что позволит создать теоретическую основу для проведения мероприятий по сохранению кулана. Этот вид имеет ограниченные численность и ареал, а также нуждается в дополнительной защите, которая должна строиться на знании экологии вида и, в частности, исторической экологии.

Территория Казахстана занимает северо-западную часть восстановленного для последних столетий ареала кулана и является, на наш взгляд, ключевой в вопросах распределения популяций и динамики границ географического распространения вида в прошлом. Край ареала характеризуется менее благоприятными для вида условиями существования, поэтому оценив изменения в распространении копытного, происходившие в этой части ареала, мы сможем приблизиться к выяснению основных причин его исчезновения в дикой природе.

Целью настоящего исследования является изучение региональных особенностей географического распространения кулана в Казахстане за несколько последних тысячелетий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал. Регион исследования включает аридные зоны Казахстана. Преобладающая часть остеологического материала по изучаемому виду

копытных происходит из культурных слоев археологических памятников разного типа — поселений, городищ, стоянок и святилищ. Находки кулана в них — это погребенные в культурном слое кухонные остатки, т.е. скопления фрагментированных костей добытых и утилизированных человеком животных. Такой материал не только дает представление о присутствии промысловых животных в регионе, но и позволяет косвенно оценить колебания их численности через интенсивность добычи древним населением. В работе использованы оригинальные и опубликованные данные (табл. 1) по 70 археологическим памятникам с находками кулана.

В работе учтены изображения кулана на петроглифах урочища Тамгалы, относящиеся к эпохе средней бронзы (Рогожинский, 2011). Наскальные росписи этого объекта содержат сцены охоты человека на диких животных, в том числе на лошадей. Изображения последних предстают в двух вариантах. В первом изображении можно распознать лошадь, вероятно, дикую, с очерченной гривой, оволосенным не менее чем наполовину, хвостом и короткими или вовсе не прорисованными ушами. Второй тип изображения, в котором четко распознается кулан, демонстрирует животное с длинными ушами и хвостом, покрытым длинными волосами только в нижней трети. В данном случае детали рисунка отражают морфологические признаки, по которым определяется вид.

Все исследованные местонахождения являются археологическими памятниками, поэтому в работе используется археологическая схема периодизации современной геологической эпохи — голоцена: мезолит (10 300–8000 л. н.), неолит (8000–5000 л. н.) и энеолит (5000–4000 л. н.), эпоха бронзы и переходный период (4000–2800 л. н.), ранний железный век и эпоха Великого переселения народов (2800–1600 л. н.), средневековье (1600–300 л. н.), новое время (300–100 л. н.). Нескольким костям с Западного, Центрального, Южного и Юго-восточного Казахстана представляют собой случайные находки, собранные с поверхности грунта, и их точный возраст неизвестен (р. Каргалы, р. Карабутах, р. Урал, Уш-Кудук, п-ов Кентубек, Тасты). Такие находки учитывались в анализе лишь для оценки общих границ обитания вида. Полученные с помощью субфоссильного материала результаты были дополнены известными в литературе сведениями о встречах куланов в регионе исследования в течение 18–20 вв.

Методы. Ввиду того, что в течение голоцена в Казахстане, кроме кулана, обитала еще дикая лошадь (*Equus ferus* Boddaert 1785), исследование оригинального материала предварено дифференциацией этих видов. Таксономическая принадлежность костных остатков лошадей устанавли-

Таблица 1. Точки находок костных остатков кулана на территории Казахстана

№	Местонахождение	с.ш.°	в.д.°	Хроноинтервал	Источник
Неолит и энеолит					
1	Токтаул	48.5	66.4	6–5 тыс. до н. э.	Артюхова, Мамиров, 2016
2	Кара-Мурза 6	52.3	65.5	6–5 тыс. до н. э.	Гайдученко и др., 2007
3	Екидин 24	49.3	66.9	5 тыс. до н. э.	Гайдученко и др., 2007
4	Караунгур	42.2	69.4	5 тыс. до н. э.	Макарова, 1973
5	Железинка	53.3	75.2	5 тыс. до н. э.	Ахинжанов и др., 1992
6	Шидерты 3	51.4	74.4	3 тыс. до н. э.	Мерц, 2002
7	Каинды 3	50.1	66.5	3 тыс. до н. э.	Калиева, Логвин, 1997
8	Кожай 1	49.2	67.5	3 тыс. до н. э.	Калиева, Логвин, 1997
9	Кумкешу 1	50.7	64.5	3 тыс. до н. э.	Калиева, Логвин, 1997
10	Деркул I	51.1	51.2	3 тыс. до н. э.	Косинцев, Варов, 1996
11	Караганда XV	49.5	73.5	3 тыс. до н. э.	Ахинжанов и др., 1992
12	Малые Барсуки, пески	47.0	61.1	3 тыс. до н. э.	Ахинжанов и др., 1992
13	Белкарагай I	52.1	63.4	3 тыс. до н. э.	Косинцев, 2015
14	Бестамак	52.1	64.4	3 тыс. до н. э.	Оригинальные данные*
15	Токтаул	48.5	66.4	3–2 тыс. до н. э.	Артюхова, Мамиров, 2016
Бронзовый век					
16	Мыржык	48.2	71.0	20–8 вв. до н. э.	Ахинжанов и др., 1992
17	Улугауское	48.4	66.5	20–8 вв. до н. э.	Макарова, 1976
18	Тургень	43.2	77.3	20–8 вв. до н. э.	Naruda, 2018
19	Серектас	47.5	82.3	20–8 вв. до н. э.	Naruda, 2018
20	Темиркаш	50.1	72.7	20–8 вв. до н. э.	Naruda, 2018
21	Тасбас	45.8	79.1	20–8 вв. до н. э.	Naruda, 2018
22	Конезавод I	53.2	63.5	20–8 вв. до н. э.	Гайдученко, 2015
23	Чаглинка	54.1	69.3	20–8 вв. до н. э.	Ахинжанов и др., 1992
24	Каркаралинское	49.4	75.4	20–8 вв. до н. э.	Макарова, 1977
25	Тарангул	50.5	57.5	20–8 вв. до н. э.	Байтлеу, Шагирбаев, 2021
26	Айтман	45.3	55.2	18–15 вв. до н. э.	Косинцев и др., 2020
27	Семиозерное II	52.2	64.8	18–16 вв. до н. э.	Гайдученко, 2005
28	Токсанбай	45.5	56.3	18–13 вв. до н. э.	Макарова, Нурумов, 1999
29	Бауржан-Аяк	51.4	49.5	15–14 вв. до н. э.	Оригинальные данные*
30	Новоникольское I	54.3	68.4	15–11 вв. до н. э.	Макарова, 1980
31	Акимбек	49.2	75.3	15–11 вв. до н. э.	Оригинальные данные**
32	Атасу	47.5	72.0	15–11 вв. до н. э.	Макарова, 1977
33	Тамгалы	44.3	76.6	14–12 вв. до н. э.	Рогожинский, 2011
34	Шуудак V	48.3	58.5	13–10 вв. до н. э.	Оригинальные данные***
35	Сарлыбай III	48.3	59.9	13–10 вв. до н. э.	Оригинальные данные***
36	Кент	49.1	75.5	13–9 вв. до н. э.	Оутрам, Каспаров, 2007
37	Талдысай	48.1	67.1	13–9 вв. до н. э.	Гайдученко, 2013
38	Бакыбулак	48.3	74.3	10–8 в. до н. э.	Бейсенов, Ломан, 2009
39	Бугулинское	49.1	73.2	10–8 в. до н. э.	Макарова, 1977
40	Донгал	49.1	75.5	10–8 в. до н. э.	Гайдученко, Ломан, 2015
41	Суык-Булак	49.5	75.3	10–8 в. до н. э.	Макарова, 1977

Таблица 1. Окончание

№	Местонахождение	с.ш.°	в.д.°	Хроноинтервал	Источник
Ранний железный век					
42	Талды-Булак 2	43.2	77.1	8 в. до н. э.—4 в. н. э.	Haruda, 2018
43	Тузусай 1	43.2	77.1	8 в. до н. э.—4 в. н. э.	Haruda, 2018
44	Цыганка 8	43.2	77.1	8 в. до н. э.—4 в. н. э.	Haruda, 2018
45	Акпан	46.2	56.3	5—4 вв. до н. э.	Косинцев, Бачура, 2014
46	Бабиш мола	44.3	63.1	5—2 вв. до н. э.	Утубаев, Шагирбаев, 2022
47	Кызылуйик	46.2	56.3	4—2 вв. до н. э.	Косинцев, 2017
48	Байте 3	44.3	54.2	4—1 вв. до н. э.	Антипина, Ольховский, 2000
49	Кулан	42.6	72.4	1—5 вв. н. э.	Карачаровский, 1949
Средневековье и новое время					
50	Каракабак	44.3	51.2	3—6 вв. н. э.	Оригинальные данные****
51	Жезды	45.4	56.4	9—11 вв. н. э.	Косинцев и др., 2020
52	Джанкент	45.4	61.6	10 в. н. э.	Гайдученко, 2014
53	Талапты	43.3	71.2	10—11 вв. н. э.	Акымбек, Шағырбаев, 2022
54	Кастек	43.0	75.6	10—13 вв. н. э.	Оригинальные данные*, ****
55	Шенгельды	43.6	77.3	10—13 вв. н. э.	Савельева, Шагирбаев, 2020
56	Рахат	43.2	77.2	10—12 вв. н. э.	Оригинальные данные****
57	Актобе	43.1	74.0	11—12 вв. н. э.	Акымбек, Шағырбаев, 2021
58	Койлык	45.4	80.2	12—13 вв. н. э.	Оригинальные данные****
59	Хан-Ордасы	48.4	66.4	12—15 вв. н. э.	Оригинальные данные*
60	Аспара	42.5	73.3	13—14 вв. н. э.	Оригинальные данные****
61	Шаруашылык	43.4	71.1	13—14 вв. н. э.	Оригинальные данные****
62	Кышкала	44.4	65.1	14 в. н. э.	Оригинальные данные****
63	Культобе	43.2	68.2	18 в. н. э.	Шагирбаев и др., 2021
64	Шымкент	42.2	69.4	18-19 вв. н. э.	Шагирбаев и др., 2021
Сборы с поверхности					
65	Тасты	44.5	69.1	Голоцен	Кожамкулова, 1969
66	п-ов Кентубек	46.4	78.5	Голоцен	Кожамкулова, 1978
67	р. Карабутак	50.4	57.6	Голоцен	Кожамкулова, Назымбетова, 2017
68	Уш-Кудук	50.3	50.2	Голоцен	Кожамкулова, 1969
69	р. Каргалы	50.5	72.5	Голоцен	Кожамкулова, 1969
70	р. Урал	51.3	52.2	Голоцен	Верещагин, Громов, 1952

Примечания. Автор определений: * Пластеева Н.А., ** Гайдученко Л.Л., *** Косинцев П.А., **** Шагирбаев М.С.

валась сравнительно-морфологическими методами. В основе видовой диагностики лошадей лежат не столько качественные признаки, сколько количественные соотношения, отражающие определенные пропорции в строении элементов скелета, прежде всего костей конечностей (Громова, 1949, 1963; Eisenmann, Beckouche, 1986). Надежность видовой идентификации костных фрагментов определяется принадлежностью кости к элементам скелета, по признакам которых принципиально возможна дифференциация видов, степенью ее сохранности и фрагментации. Так, для анализа

отбираются целые кости конечностей или их фрагменты с неповрежденными суставными концами. Кулан и дикая лошадь принадлежат к разным под родам рода *Equus*, что позволяет достаточно надежно диагностировать эти виды. Домашняя форма лошади, находки которой также встречаются в археозоологическом материале, по диагностическим признакам не отличается от дикой формы. Видовая идентификация находок кулана из 25 памятников, рассматриваемых в настоящей работе, выполнена авторами; в отношении еще 7 памятников проведена ревизия результатов

определений предшественников и получены новые данные, дополнившие уже известные (номера памятников в табл. 1 – 7, 8, 9, 14, 28, 37, 52).

Визуализация данных выполнена в программе QGIS 3.16.14.

Физико-географическая характеристика региона исследования. Природа Казахстана, за исключением высокогорных районов, характеризуется континентальным и засушливым климатом. Количество атмосферных осадков, типы почв и преобладающих растительных сообществ меняются в градиенте с севера на юг. В рельефе преобладают равнинно-низкогорные области, крупные горные массивы – Тянь-Шань, Джунгарский Ала-тау, Тарбагатай и Алтай – расположены на юге и юго-востоке. Через равнинную часть страны проходят лесостепная, степная, полупустынная и пустынная зоны. Границы между зонами степей и полупустынь, полупустынь и пустынь достаточно расплывчаты и проявляются в уменьшении числа мезофильных видов (Афанасьев, 1960). Полупустынная зона является переходной и иногда рассматривается как пустынная, или аридная, степь.

Лесостепная зона занимает небольшой участок на севере Республики и входит в пределы Западно-Сибирской низменности. Степи составляют значительную часть Казахстана, простираясь от нижнего течения р. Урала на западе до Алтая на востоке и охватывая Подуральское плато, Тургайское плато и Казахский мелкосопочник (Вилесов и др., 2009). Количество атмосферных осадков в степной зоне в среднем за год составляет 250–350 мм (Chibilyov, 2000). Зима с устойчивым снежным покровом длится с ноября по март; максимум осадков, как и в лесостепной зоне, приходится на июнь–июль (Вилесов и др., 2009). Основная растительность представлена ксерофильными злаками, преимущественно видами *Stipa* spp., *Festuca* spp., *Helictotrichon* spp., полынью *Artemisia* spp. (Вилесов и др., 2009; Rachkovskaya, Bragina, 2012). Более половины всей площади равнин приходится на пустынные ландшафты. Ежегодное количество атмосферных осадков не превышает 270 мм в полупустынной зоне (Lioubimtseva, Cole, 2006) и 200 мм в пустынной зоне. Зима продолжается, в среднем, 3–4 месяца, атмосферные осадки распределены более или менее равномерно в течение года (Вилесов и др., 2009). Для этих ландшафтов характерна полукустарничковая растительность, наиболее развиты полынно-саксаульные сообщества видов *Artemisia* spp. и *Haloxylon* spp., а также различные виды солянок *Salsola* spp. (Вилесов и др., 2009).

Вероятно, границы между природными зонами не были постоянны в голоцене, однако отсутствие необходимых палеогеографических реконструкций исключает возможность учета их смещений. Предполагая, что этими изменениями

можно пренебречь, мы принимаем в работе природные зоны в нынешних пределах. Информация о границах современных природных зон взята с сайта The nature conservancy (<http://maps.tnc.org>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кулан известен в исследуемом регионе с плейстоцена (Кожамкулова, 1978, 1981). Однако малочисленность его местонахождений как плейстоценового, так и раннеголоценового возраста не дает возможности провести реконструкцию ареала вида и его обилия в фауне Казахстана в течение вышеуказанных периодов. Для эпохи неолита и энеолита (8000–4000 л. н.) известны 15 археологических памятников с костными остатками кулана (рис. 1) из северных, центральных, южных и западных районов Казахстана. Можно предположить, что кулан в неолите–энеолите был достаточно широко распространен в регионе, а северная граница его ареала достигала, как минимум, 52°–53° с.ш.

Общее число точек с находками кулана для последующей эпохи бронзы (4000–2800 л. н.) – 26, и расположены они в разных районах Казахстана. Согласно анализу полученных данных, в эпоху бронзы ареал кулана в Казахстане не демонстрировал масштабных изменений, и его северная граница совпадала, вероятно, с северным пределом степей, приблизительно на 54° с.ш. Наиболее поздние находки датируются отрезком 3000–2800 л. н. (табл. 1) и получены из культурных слоев поселений, расположенных в Казахском мелкосопочнике.

Все 8 местонахождений раннего железного века (2800–1600 л. н.), в материалах которых определены кости кулана, находятся в пустынной зоне. Из степной зоны находки вида нам неизвестны; к северу, в лесостепи кулан также не обитал (Косинцев, 1988). Следует отметить, что большинство археологических памятников раннего железного века в степной зоне Казахстана представляет собой погребальные объекты – могильники, кости кулана в которых никогда не встречались, а число поселенческих комплексов невелико. Остеологический материал из этих поселений представлен, в основном, костями домашних животных (Бейсенов и др., 2017, 2018). Маленький объем выборки не позволяет установить точное расположение северной границы ареала кулана в этот период. В южных районах – от плато Устюрт и Приаралья на западе и до восточной оконечности оз. Балхаш и хребта Тарбагатай на востоке – кулан обитал и, по-видимому, был здесь обычен. Например, в коллекциях из археологических стоянок, расположенных на плато Устюрт, доминируют кости диких животных, в основном кулана и сайгака (Косинцев и др., 2020). Это позволяет предположить наличие специализированной охоты

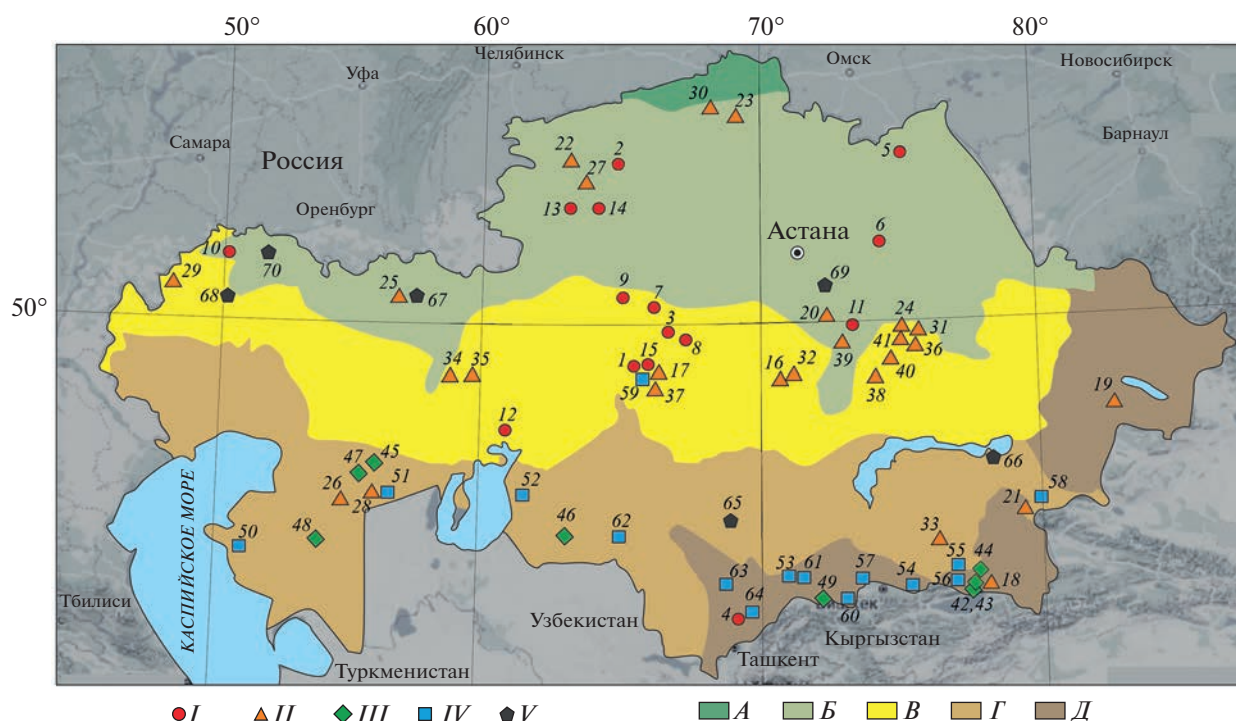


Рис. 1. Голоценовые находки (1–70) кулана на территории Казахстана: I – неолит и энеолит, II – бронзовый век, III – ранний железный век, IV – средневековые и новое время, V – голоцен; А – лесостепная зона, Б – степная зона, В – полупустынная зона, Г – пустынная зона, Д – зона предгорий. Номера находок соответствуют номерам в табл. 1.

на диких копытных, в т.ч. на кулана, у древнего населения Устюрта.

Костные остатки кулана отмечаются в 15 археологических памятниках, относящихся к периоду от средневековья до нового времени (1600–100 л. н.). Все памятники находятся в пустынной и полупустынной зонах. В средневековье ареал кулана достигал на севере, как минимум, 48° с.ш., т.е. центральных районов Казахстана. Очевидно, что в пустынных сообществах вид обитал непрерывно в течение голоцена вплоть до своего исчезновения в дикой природе.

ОБСУЖДЕНИЕ

В течение неолита и энеолита кулан был широко распространен в регионе, являясь одним из фоновых видов копытных. Его костные остатки фиксируются в археологических памятниках, расположенных в разных частях Казахстана. В степную зону вид проникал до 52°–53° с.ш., а точки находок, расположенные севернее, на территории России, единичны (Гасилин и др., 2021). Отсюда следует, что северная граница ареала в Казахстане являлась естественной границей распространения кулана к востоку от р. Урала. В это время кулан был обилен к югу от исследуемого региона – в Средней Азии. Так, в археологических памятниках Туркменистана второй полови-

ны 6 тыс. до н. э. массовость костных остатков кулана указывает на то, что он был одним из наиболее добываемых видов диких копытных (Каспаров, 2006), хотя в отложениях более раннего времени его находок еще нет. В голоценовых местонахождениях Узбекистана находки кулана достаточно многочисленны, по меньшей мере, с 6 тыс. до н. э. (Холматов, 2014). Вероятно, на всей этой территории сложились благоприятные условия для расселения вида, которые позволили ему занять обширные аридные пространства и продвинуться на север до лесостепи. В эпоху бронзы расположение северной границы ареала в Казахстане было достаточно стабильным и, как и в предыдущие периоды, она достигала примерно 54° с.ш., т.е. севера степной зоны. Можно заключить, что в лесостепи кулан не обитал, населяя лишь пустынную, полупустынную и степную зоны.

Начиная с раннего железного века находки кулана в степной зоне не отмечаются. Небольшой фактический материал этого периода не позволяет с уверенностью судить о действительных границах обитания копытного в этот период, однако на основании косвенных свидетельств можно предположить значительные изменения на северном пределе ареала. Исчезновению кулана в степи предшествовало сокращение его добычи: еще в конце эпохи бронзы, 3300–2800 л. н., немногочисленные кости кулана встречаются лишь в по-

ловине археологических памятников Казахского мелкосопочника с находками диких копытных, таких как сайгак, благородный олень, косуля, архар (Косинцев и др., 2020а). На наш взгляд, этот факт отражает уменьшение численности куланов в центральных районах Казахстана.

Тенденция сокращения числа находок кулана наблюдалась и в сопредельных с Казахстаном регионах. Массовость костных остатков кулана в памятниках Нижнего Поволжья (Vybornov et al., 2018) позволяет считать его обычным видом пустынно-степной зоны в течение неолита и энеолита (8000–4000 л. н.), но уже в последующую эпоху бронзы распространение вида в Поволжье сокращается, и этот тренд продолжается до исторического нового времени. В памятниках раннего железного века костные остатки кулана редки и отмечаются лишь в ряде местонахождений пустынной зоны Прикаспия (Shishlina et al., 2008; Очир-Горяева, Кекеев, 2013), а для последующей эпохи средневековья нам известны лишь две точки его находок — из низовьев р. Волги (Цалкин, 1967) и р. Дона (Верещагин, 1971). Заходить сюда куланы могли из пустынных районов северного и восточного Прикаспия. В Восточной Европе позднее 3000 л. н. кулан стал редок (Бибикова, 1963; Динесман, 1982), а в Зауралье и далее на восток до Алтая кулан вовсе не встречался.

В Средней Азии динамика ареала имела разнонаправленный характер. В археологических памятниках Туркменистана, начиная с раннего железного века, кулан уже не встречается, несмотря на репрезентативный объем изученного материала (Ермолова, 1970; Lhuillier, Mashkour, 2017). В Узбекистане, напротив, кости кулана фиксируются в поселениях вплоть до средневековья (Цалкин, 1966; Батыров, 1983; Lhuillier, Mashkour, 2017).

На основании остеологических данных и косвенных свидетельств мы заключаем, что, начиная с 1 тыс. до н. э., произошло либо сокращение ареала кулана (северная граница ареала отступила к югу), либо заметное снижение численности вида на северном пределе его обитания. Этот процесс совпал с климатическими изменениями в Евразии и переходом населения евразийских степей к передвижному скотоводству как основной форме хозяйствования.

Палеоклиматические реконструкции указывают, что вслед за выраженной аридизацией, имевшей место в финале эпохи средней бронзы, с началом позднего бронзового века в пустынно-степной зоне происходят похолодание (Panyushkina, 2012) и увеличение влажности климата, а также связанный с этим рост количества осадков в зимний период (Борисов и др., 2018). Нарастание общей влажности климата в степной зоне Казахстана фиксируется и в раннем железном веке. К 7 в. до н. э. состояние увлажненности было

близко современному, а всю вторую половину 1 тыс. до н. э. увлажненность была выше современной (Таиров, 2003). Увеличение количества осадков, особенно в зимний период, и частые оттепели, в результате которых образуется ледяная корка на поверхности земли, приводят к тому, что в пустынно-степной зоне копытным становится труднее добывать себе корм (Банников, 1981). На наш взгляд, климатические изменения могли повлечь за собой кратковременное снижение численности куланов в степи, однако они не являются главной причиной изменения северной границы ареала. Осцилляции среднегодовой температуры и количества осадков имели место в течение неолита и энеолита (Таиров, 2003), однако не приводили к формированию долговременного тренда на сокращение ареала.

Другим фактором, способным оказать влияние на распространение кулана, могла стать хозяйственная деятельность человека в аридных зонах. Основным видом хозяйства местного населения Западного и Центрального Казахстана в раннем железном веке становится круглогодичное кочевание (Байпаков, Таймагамбетов, 2006). Имеющиеся фаунистические данные указывают на то, что среди домашних животных в Центральном Казахстане преобладали овцы, которые содержались на подножном корме круглый год (Бейсенов и др., 2017, 2018).

Ограниченность и неравномерное распределение пищевых ресурсов в аридных сообществах приводят к сезонной миграции диких животных. В поисках корма куланы преодолевают значительные расстояния (Joly et al., 2019). При этом многокилометровые миграции в степную зону были присущи только северным популяциям вида. Позднюю осень и зиму куланы проводили в пустынной зоне с ее невысоким снежным покровом, а весной откочевывали на север, к летним пастбищам (Афанасьев, 1960; Гептнер и др., 1961; Банников, 1981). С переходом к передвижному скотоводству рост поголовья скота и круглогодичное использование пастбищ могли увеличить конкуренцию за кормовые ресурсы и доступ к источникам воды, от которых зависит размещение куланов, и, таким образом, могли препятствовать возвращению последних в степную зону в весенне-летний период. Скотоводы размещали свои стада у открытых водоемов, важность которых возрастала в летнее время, тем самым вынуждая диких зверей занимать менее пригодные участки. В результате сокращались регулярность и дальность кочевков кулана в степную зону, которые впоследствии не выходили за пределы полосы полупустынь и пустынь. Конкуренция за места водопоев между куланом и домашним скотом отмечалась и в последнее столетие. Так, Банников (1953) во время наблюдений за копытными в Монголии пришел к выводу, что человек, лишая

кулана доступа к водоемам, оказывает косвенное влияние на состояние его популяции. Сокращение ареала кулана в Монголии произошло за счет восточных районов, в которых все доступные водоемы были заняты человеком. На западе этой страны, где число водоемов больше, и они оставались доступны, численность куланов не сокращалась. Известно также (Соломатин, 1973), что овцы составляют наиболее существенную конкуренцию куланам и последние никогда не подходят к водопою, занятому скотом.

Таким образом, оптимум ареала кулана в Казахстане приходился на полупустынную и пустынную зоны, где он непрерывно обитал в течение большей части голоцена и, как неоднократно отмечалось, имел здесь более высокую численность (Банников, 1953; Гептнер и др., 1961). Зона злаковых степей представляла собой периферию ареала, в которой куланы появлялись во время сезонных миграций, тогда как в пределах полупустынной и пустынной зон животные жили более или менее оседло. Зимой копытные держались преимущественно в полосе пустынь, а к лету откочевывали на север, в степи. При этом дальность летних заходов увеличивалась в засушливые годы. Такие заходы обычно не выходили за пределы 51° – 52° с.ш. (Гептнер и др., 1961). Численность животных в периферийной части ареала была неустойчивой: в энеолите и эпоху бронзы кулан был типичным, или фоновым, видом, но с началом раннего железного века, по-видимому, стал здесь спорадичен. Отдельные животные могли заходить в степную зону в более поздние эпохи, но их численность здесь, вероятно, оставалась достаточно низкой. Такая ситуация сохранялась вплоть до недавнего времени. В качестве примера можно отметить, что, описывая встречи куланов в северных районах Казахстана, исследователи 18–19 вв. не отмечали их многочисленности. Это, в свою очередь, позволяет предположить заходы отдельных животных или небольших семейных групп. Наличие больших табунов куланов фиксировалось лишь для Центрального Казахстана (Рычков, 1762).

В целом, восстановленная для последних веков граница ареала выглядела следующим образом. Во второй половине 18 в. куланы отмечались в основном на левобережье р. Урала, хотя есть сведения о встречах животных на его правом берегу, за р. Баксай (Кириков, 1966). Об эпизодических встречах куланов в Северном Прикаспии (по берегам р. Урала и р. Эмбы) также пишет Рычков (1762). Заходы куланов здесь продолжались вплоть до второй половины 19 в. Согласно данным Кирикова (1966), в 1870-е гг. появление куланов в последний раз фиксировали на левом берегу р. Урала напротив форпоста Редутского (ныне – Махамбетский р-н Атырауской обл. Казахстана). В более поздние годы животные здесь

уже не появлялись. В 1870–1890-е гг. куланы встречались не далее отрогов Мугуджар (Кириков, 1966). Далее на восток граница восстановленного ареала кулана проходила по северу Казахстана, вероятно, до 51° – 52° с.ш. (Гептнер и др., 1961). До середины 19 в. распространение куланов достигало северной границы Казахского мелкосопочника: животные отмечались у р. Нуры (Герн, 1891), заходили на возвышенность Кокшетау и горы Ерейментау (Рычков, 1762) и даже появлялись в районе современного г. Павлодара (Туров, 2007). Здесь граница, вероятно, поворачивала на юг до р. Аягоз и северного берега оз. Балхаш, где огромные стада куланов отмечались местным населением до середины 19 в. (Никольский, 1885). Куланы в Семиречье, или Жетысу, совершали сезонные миграции, кочуя либо вдоль оз. Балхаш, либо проникая летом на север до гор Чингиз-Тау (Никольский, 1885). Кроме того, есть сведения, что в первой половине 19 в. куланы могли встречаться и севернее, в районе оз. Зайсан. Так, “диких ослов-джигетаев” встретил И. Кириллов, двигавшийся “по северному и восточному берегам оз. Зайсан и по Иртышу вверх от этого озера” (Кириков, 1966). Далее на юг граница достигала отрогов Заилийского Алатау. Очевидно, куланов, обитавших в Илийской долине, имел в виду и Алфераки (1891), который указывает в своей работе, что “куланы ... водятся значительно западнее Хоргоса и, говорят, в большом числе”.

Во второй половине 19 в. кулан уже не появлялся на северных пределах своего прежнего распространения даже во время сезонных миграций. По сообщениям, к середине столетия кулан обитал в казахстанских степях приблизительно до 46° с.ш., по берегам Каспийского и Аральского морей (Эверсман, 1850), а к концу столетия куланы отмечались лишь на территории Центрального и Южного Казахстана, где совершали сезонные кочевки из пустыни Бетпак-Дала к р. Сарысу (Герн, 1891). В литературе имеются указания на заходы животных в Предалтайскую, Барабинскую и Кулундинскую степи во время сезонных миграций из северного Казахстана в 18–19 вв. (Гептнер и др., 1961), однако эта информация приводится без ссылок на первоисточник. Подобные забеги не подтверждаются известными зоогеографическими сведениями исторического нового времени. Так, Паллас (1786) в своих заметках о путешествии по юго-востоку Западной Сибири в 1771 г. кулана не упоминает. Не сообщает о куланах и Гмелин (2003), который совершал поездку по Алтаю в 1734 г.

К началу 20 в. куланы исчезли на большей части Казахстана и встречались лишь на плато Устюрт, п-ове Мангышлак и в Прибалхашье. Дольше всего они продержались в южном Прибалхашье, но и здесь к концу 1930-х гг. их больше не встречали (Афанасьев, 1960). Определяющей

причиной исчезновения кулана в диком состоянии послужила опосредованная деятельность человека, в частности, трансформация природной среды и вытеснение животных с привычных участков. Небольшие, географически изолированные популяции более уязвимы к антропогенному воздействию, эпизоотиям, массовому браконьерству, что в итоге привело к их вымиранию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Северная граница естественного ареала кулана в Казахстане не была стабильной в течение голоцена. В неолите—энеолите кулан был представлен на всей территории страны, и его распространение оставалось практически неизменным до конца эпохи бронзы. Граница его обитания достигала северной окраины степной зоны. Существенные изменения ареала начались в I тыс. до н. э. — куланы исчезли или стали редки в степной зоне. Эти изменения, на наш взгляд, стали опосредованным следствием развития в регионе кочевого скотоводства. Оптимум ареала кулана находился в пустынной и полупустынной зонах, где вид непрерывно обитал в течение голоцена.

Со второй половины 19 в. куланы перестали встречаться на большей части своего исторического ареала в Казахстане, а уже в первой трети 20 в. в диком состоянии вид окончательно исчез.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность О.А. Артюховой, А.З. Бейсенову, В.В. Варфоломееву, Д.О. Гимранову, Е.С. Казизову, В.Г. Ломану, В.Н. Логвину, А.В. Логвину, Т.Н. Лошаковой, Т.Б. Мамирову, А. Онгарулы, Т.В. Савельевой, З.С. Самашеву, В.В. Ткачеву за предоставленный материал, а также Н.А. Формозову и двум анонимным рецензентам за ценные замечания по структуре и содержанию рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ақымбек Е.Ш., Шағырбаев М.С., 2021. Ортағасырлық Ақтөбе каласындағы мұнара маңынан анықталған жануар сүйектеріне археозоологиялық талдау (2014 жылғы қазба жұмыстарының материалдары негізінде) // Орталық Азияның ежелгі және ортағасырлық археологиясы: мәдениеттер сабақтастығы және трансформациясы атты Халықаралық ғылыми конференция материалдары. Алматы: Қазақ университеті. С. 124—139.
- Ақымбек Е.Ш., Шағырбаев М.С., 2022. Ортағасырлық Талапты төрткүлінің археозоологиялық материалдарын талдау (2021 ж. қазба жұмыстары бойынша) // Археология Казахстана. № 2. С. 136—154.
- Алфераки С., 1891. Кульджа и Тянь-Шань: путевые заметки. Санкт-Петербург: Типография Императорской Академии наук. С. 42.
- Антипина Е.Е., Ольховский В.С., 2000. Археозоологические материалы из главной культовой конструкции святилища Байте III // Археология, палеоэкология и палеодемография Евразии: сборник статей. М.: ГЕОС. С. 79—88.
- Артюхова О.А., Мамиров Т.Б., 2016. Стоянка Токтаул как уникальный памятник каменного века Центрального Казахстана // Евразия в кайнозое. Стратиграфия, палеоэкология, культуры. № 5. С. 165—171.
- Афанасьев А.В., 1960. Зоогеография Казахстана (на основе распространения млекопитающих). Алма-Ата: АН КазССР. 261 с.
- Ахинжанов С.М., Макарова Л.А., Нурумов Т.Н., 1992. К истории скотоводства и охоты в Казахстане. Алма-Ата: Ғылым. 218 с.
- Байпаков К.М., Таймагамбетов Ж.К., 2006. Археология Казахстана. Алматы: Қазақ университеті. 355 с.
- Байтлеу Д.А., Шағирбаев М.С., 2021. Анализ археозоологического материала поселения Тарангул (предварительные данные) // Археология Казахстана. № 2. Вып. 12. С. 141—151.
- Банников А.Г., 1953. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР. С. 146—159.
- Банников А.Г., 1981. Кулан. М.: Лесная промышленность. 120 с.
- Батыров А.Р., 1983. Фауна диких и домашних животных из памятников эпохи бронзы и раннего железа на юге Узбекистана // История материальной культуры Узбекистана. № 18. С. 49—56.
- Бейсенов А.З., Ломан В.Г., 2009. Древние поселения Центрального Казахстана. Алматы: Институт археологии им. Маргулана. С. 42.
- Бейсенов А.З., Бедельбаева М.В., Хабдулина М.К., Самашев З., Ермолаева А.С., Джумабекова Г.С. и др., 2017. Казахстан в сакскую эпоху. Алматы: Институт археологии им. А.Х. Маргулана. 228 с.
- Бейсенов А.З., Гимранов Д.О., Ахияров И.К., Дүйсенбай Д.Б., 2018. Поселение сакского времени Абылай в Центральном Казахстане // Теория и практика археологических исследований. № 2. Вып. 22. С. 157—178.
- Бибикова В.И., 1963. Из истории голоценовой фауны позвоночных в Восточной Европе // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 1. Киев: Изд-во АН УССР. С. 119—146.
- Борисов А.В., Ельцов М.В., Удалцов С.Н., Бухонов А.В., 2018. Аридизация климата в пустынно-степной зоне: причины, формы проявления, и влияние на жизнь древнего населения // Вестник Волгоградского государственного университета. Серия История. Регионоведение. Международные отношения. Т. 23. С. 52—62.
- Вилесов В.Н., Науменко А.А., Веселова Л.К., Аубекеров Б.Ж., 2009. Физическая география Казахстана. Алматы: Қазақ университеті. 362 с.

- Верецагин Н.К., Громов И.М., 1952. К истории фауны позвоночных нижнего течения реки Урал // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 9. С. 1226–1269.
- Верецагин Н.К., 1971. Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 69. С. 200–232.
- Гайдученко Л.Л., 2005. Фауна типового поселения петровской культуры Семиозерное II в Зауралье // Зыряновские чтения: мат-лы III межрегион. науч.-практ. конф. Курган: Изд-во Курганского ун-та. С. 22–23.
- Гайдученко Л.Л., 2013. Археозоологическое исследование костей животных // Артюхова О.А., Курманкулов Ж., Ермолаева А.С., Ержанова А.Е. Комплексное изучение памятников в урочище Талдысай. Алматы: Институт археологии им. А.Х. Маргулана. С. 353–363.
- Гайдученко Л.Л., 2014. Остеологические материалы из раскопок городища Джанкент (2009–2012 гг.) // Комплексные исследования городища Джанкент (работы 2011–2014 гг.). Алматы: Арыс. С. 161–177.
- Гайдученко Л.Л., 2015. Археобиологические остатки из раскопок поселения эпохи бронзы Конезавод I в Среднем Притоболье // Древний Тургай и великая степь: часть и целое. Костанай–Алматы: Изд-во Костанайского государственного университета им. А. Байтурсынова–Институт археологии им. А.Х. Маргулана. С. 167–182.
- Гайдученко Л.Л., Калиева С.С., Логвин В.Н., Логвин А.В., 2007. Эволюция жизнедеятельности степного зауральского населения в неолите–бронзе // Экология древних и традиционных обществ: доклады конф. Тюмень: Институт проблем освоения Севера СО РАН. № 3. С. 88–91.
- Гайдученко Л.Л., Ломан В.Г., 2015. Фаунистический комплекс поселения Донгал в Центральном Казахстане // Археология Западной Сибири и Алтая: опыт междисциплинарных исследований: сб. статей. Барнаул: Изд-во Алтайского государственного университета. С. 200–204.
- Гасилин В.В., Девяшин М.М., Пластеева Н.А., Созонтов А.Н., 2021. Изменения состава и относительно обилия копытных евразийской лесостепной зоны в голоцене // Зоологический журнал. Т. 100. № 12. С. 1401–1421.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. С. 698–715.
- Герн В.К., 1891. Зоографические заметки по Акмолинскому уезду. Семипалатинск: Типография Семипал. обл. правления. С. 23–28.
- Гмелин И.Г., 2003. Поездка по Рудному Алтаю в августе–сентябре 1734 г. (из книги “Reise durch Sibirien von dem Jahre 1733–1734”) // Кузнецкая старина. Вып. 5. 2003. С. 86–107.
- Громова В.И., 1949. История лошадей (род *Equus*) в Старом Свете // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 17. Вып. 1. С. 1–375.
- Громова В.И., 1963. О скелете тарпана (*Equus caballus gmelini* Ant.) и других диких лошадей // Труды Московского общества испытателей природы. Т. 10. С. 10–61.
- Динесман Л.Г., 1982. Изменение численности копытных в степях Европейской части СССР в голоцене // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биологический. Т. 87. № 2. С. 3–14.
- Ермолова Н.М., 1970. Новые материалы по изучению остатков млекопитающих из древних поселений Туркмении // Каракумские древности. № 3. С. 205–232.
- Калиева С.С., Логвин В.Н., 1997. Скотоводы Тургай в третьем тысячелетии до нашей эры. Костанай: Институт археологии им. А.Х. Маргулана. С. 100–123.
- Карачаровский В.В., 1949. Результаты определения костных остатков животных // Труды Семиреченской археологической экспедиции (1936–1938 гг.). Таласская долина. Отв. ред. А.Н. Бернштам. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. С. 198–202.
- Каспаров А.К., 2006. Скотоводство и охота эпохи неолита – палеометалла в Южном Туркменистане (развитие стратегии использования животных ресурсов). СПб: Европейский дом. 176 с.
- Кириков С.В., 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука. 348 с.
- Кожамкулова Б.С., 1969. Антропогенная ископаемая териофауна Казахстана. Алма-Ата: Наука. С. 49–56.
- Кожамкулова Б.С., 1978. Прошлый ареал кулана // Вестник АН КазССР. С. 60–63.
- Кожамкулова Б.С., 1981. Позднекайнозойские копытные Казахстана. Алма-Ата: Наука. С. 39–42.
- Кожамкулова Б.С., Назымбетова Г.Ш., 2017. Плейстоцен // Местонахождения ископаемых позвоночных фауны Казахстана. Справочник для палеонтологов, геологов, биологов Отв. ред. П.А. Тлеубердина. Алматы. С. 136–243.
- Косинцев П.А., 1988. Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности: сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР. С. 32–51.
- Косинцев П.А., 2015. Костные остатки из поселения Белкарагай I // Древний Тургай и Великая степь: Часть и целое. Отв. ред. А.З. Бейсенов. Костанай–Алматы: Институт археологии им. А.Х. Маргулана. С. 142–144.
- Косинцев П.А., 2017. Фауна позвоночных из святилищ раннего железного века на плато Устюрт // Онгарулы А., Ольховский В., Астафьев А., Дарменов Р. Древние святилища Устюрта и Восточного Приаралья. Алматы: Институт археологии им. А.Х. Маргулана. С. 301–319.
- Косинцев П.А., Бачура О.П., 2014. Фауна млекопитающих из святилища Акпан на Устюрте // Труды филиала Института археологии Казахстана. Т. 4. С. 320–329.
- Косинцев П.А., Варов А.И., 1996. Ранние этапы животноводства в Волго-Уральском регионе // Взаимодействие человека и природы на границе Европы и Азии: тезисы докладов конф. Самара: Изд-во Самарского гос. пед. ун-та. С. 29–31.

- Косинцев П.А., Бачура О.П., Гасилин В.В., Гимранов Д.О., Самашев З., Лошакова Т.Н., Онгарулы А., Бисембаев А.А., Большаков В.Н., 2020. Новые данные о фауне млекопитающих плато Устюрт в голоцене // Доклады Российской Академии Наук. Науки о жизни. Т. 492. № 1. С. 276–279.
- Косинцев П.А., Варфоломеев В.В., Кисагулов А.Г., 2020а. Новые материалы по животноводству населения казахского мелкосопочника в конце эпохи бронзы // Маргулановские чтения: материалы международной научно-практической конференции “Великая Степь в свете археологических и междисциплинарных исследований”. Алматы: Институт археологии им. А.Х. Маргулана. Т. 1. С. 170–179.
- Макарова Л.А., 1973. Териофауна пещеры Караунгур // Археологические исследования в Казахстане. Алма-Ата. С. 146–165.
- Макарова Л.А., 1976. Дикие млекопитающие из археологических памятников эпохи неолита и бронзы Казахстана // История биогеноценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С. 268–270.
- Макарова Л.А., 1977. Животные Атасу и других поселений Центрального Казахстана // Археологические исследования в Отраре. Алма-Ата. С. 124–130.
- Макарова Л.А., 1980. Кости животных из двух поселений эпохи бронзы в Северном Казахстане // Археологические исследования древнего и средневекового Казахстана. Алма-Ата: Наука. С. 141–151.
- Макарова Л.А., Нурумов Т.Н., 1999. Ископаемые кости животных поселения Токсанбай // Известия МНИИВО РК. Серия обществ. наук. Алматы: Ғылым. № 1. С. 70–79.
- Мерц В.К., 2002. Погребение каменного века и энеолитический комплекс стоянки Шидерты 3 // Изучение памятников археологии Павлодарского Прииртышья: сб. науч. статей. Павлодар: НПФ ЭКО. С. 99.
- Никольский А.М., 1885. Путешествие на озеро Балхаш и в Семиреченскую область // Записки Западно-Сибирского отдела Императорского Русского географического общества. Книжка VII, вып. I. С. 35–36.
- Оутрам А.К., Каспаров А.К., 2007. Первые результаты изучения остатков млекопитающих поселения Кент // Историко-культурное наследие Сарыарки: сб. статей. Караганда: Сарыаркинский археологический институт при КарГУ им. Е.А. Букетова. С. 107–122.
- Очир-Горяева М.А., Кекеев Э.А., 2013. Археологические раскопки поселения эпохи бронзы Ергенинское // Oriental Studies. Т. 6. С. 18–26.
- Паллас П.-С., 1786. Путешествие по разным местам Российского государства. Т. 2. Ч. 2. С.-Пб.: Императорская Академия наук. 575 с.
- Рогожинский А.Е., 2011. Петроглифы археологического ландшафта Тамгалы. Алматы: Signet Print. 342 с.
- Рычков П.И., 1762. Топография Оренбургская, то есть обстоятельное описание Оренбургской губернии, сочиненное коллежским советником и Императорской академии наук корреспондентом Петром Рычковым. Переиздание. Отв. ред. С.В. Богданов. Оренбург: Димур, 2012. 432 с.
- Савельева Т.В., Шагирбаев М.С., 2020. Остеологические материалы из караван-сарая Шенгельды // Вестник КазНПУ им. Абая. Серия Исторические и социально-политические науки. № 1. Вып. 64. С. 390–400.
- Соломатин А.О., 1973. Кулан. М.: Наука. 146 с.
- Таиров А.Д., 2003. Изменения климата степей и лесостепей Центральной Евразии во II–I тыс. до н. э.: материалы к историческим реконструкциям. Челябинск: Рифей. 68 с.
- Туров С.В., 2007. Природопользование русских старожилов Западной Сибири (18–первая половина 19 века): очерки этнической экологии. Екатеринбург: Баско. 191 с.
- Утубаев Ж.Р., Шагирбаев М.С., 2022. Бәбіш мола 7 археологиялық кешенінен табылған жануар сүйектерін зерттеудің кейбір нәтижелері (2021 ж. қазба материалдары бойынша) // Марғұлан оқулары–2022: халықаралық ғылыми-тәжірибелік конференция материалдары. Бас ред.: А. Онғар. Алматы: Ә.Х. Марғұлан ат. Археология институты. Б. 170–180.
- Холматов Н.У., 2014. Неолит Средней Азии. Самарканд: Изд-во СамГУ. 160 с.
- Цалкин В.И., 1966. Фауна древнего Хорезма в свете данных археологии // Материалы и исследования по археологии СССР. № 135. С. 108–157.
- Цалкин В.И., 1967. Домашние животные Золотой Орды // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биологический. Т. 72. № 1. С. 114–130.
- Шагирбаев М.С., Ержигитова А.А., Казизов Е.С., Сорokin Д.В., 2021. К изучению особенностей ведения хозяйства населением городища Культобе: по данным археозоологического анализа (2020–2021 гг.) // Казахстан археологиясы. № 3 (13). С. 108–133.
- Эверсман Э., 1850. Естественная история Оренбургского края. Ч. 2. Естественная история млекопитающих животных Оренбургского края, их образ жизни, способы ловли и отношение к промышленности. Казань. 294 с.
- Chibilyov A.A., 2000. Ecology-geographical essay about steppes of Northern Eurasia // Вопросы степеведения. Т. 2. С. 12–29.
- Eisenmann V., Beckouche S., 1986. Identification and discrimination of metapodials from Pleistocene and modern *Equus*, wild and domestic / Equids in the ancient world. R.(H). Meadow, H.-P. Uerpmann (Eds). Wiesbaden: Dr. Ludwig Reichert Verlag. P. 117–163.
- Haruda A., 2018. Regional pastoral practice in central and southeastern Kazakhstan in the final Bronze Age (1300–900 BCE) // Archaeological Research in Asia. V. 15. P. 146–156.
- Joly K., Gurarie E., Sorum M.S., Kaczensky P., Cameron M.D., Jakes A.F. et al., 2019. Longest terrestrial migrations and movements around the world // Scientific reports. V. 9 (1):15333. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51884-5>
- Kaczensky P., Rustamov E.A., 2015. Most recent status and conservation of the Asiatic wild ass / Modern Problems of Zoology, Ecology and Conservancy. M.: Agrarian technology. P. 92–98.
- Lhuillier J., Mashkour M., 2017. Animal exploitation in the oases: an archaeozoological review of Iron Age sites in

- southern Central Asia // *Antiquity*. V. 91. № 357. P. 655–673.
- Lioubimtseva E., Cole R., 2006. Uncertainties of climate change in arid environments of Central Asia // *Reviews in Fisheries Science*. V. 14. P. 29–50.
- Panyushkina I., 2012. Impacts of cooling climate on prehistoric herding and farming strategies during the Bronze–Iron Age transition on the margins of the Eurasian steppe // *Quaternary International*. V. 279–280. P. 367.
- Pereladova O., Kuznetsov V., Baidavletov R., 2002. The kulan in Central Asia // *Russian Conservation News*. № 28. P. 22–24.
- Rachkovskaya I.E., Bragina T.M., 2012. Steppes of Kazakhstan: diversity and present state / Eurasian steppes. Ecological problems and livelihoods in a Changing World. Werger M. J.A. and van Staaldunin M.A. (Eds). New York–London: Springer. P. 103–148.
- Shishlina N.I., Gak E.I., Borisov A.V., 2008. Nomadic sites of the South Yergueni Hills on the Eurasian steppe / The archaeology of mobility: Old World and New World nomadism. Barnard H., Wendrich W. (Eds). Cotsen Institute of Archaeology Press at UCLA. P. 230–249.
- The nature conservancy [Электронный ресурс]. URL: <http://maps.tnc.org> (Дата обращения 1.02.2022).
- Vybornov A., Kulkova M., Kosintsev P., Platonov V., Platonova S., Philippsen B., Nesterova L., 2018. Diet and chronology of Neolithic–Eneolithic cultures (from 6500 to 4700 cal BC) in the Lower Volga basin // *Radiocarbon*. V. 60. № 5. P. 1597–1610.

HOLOCENE DISTRIBUTION OF THE ASIATIC WILD ASS (*EQUUS HEMIONUS*, EQUIDAE, PERISSODACTYLA) IN KAZAKHSTAN

N. A. Plasteeva^{1, *}, P. A. Kosintsev^{1, **}, M. S. Shagirbaev^{2, ***},
M. M. Devjashin^{1, ****}, V. V. Gasilin^{1, *****}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia*

²*Margulan Institute of Archaeology, Almaty, 050010 Republic of Kazakhstan*

*e-mail: natalya-plasteeva@yandex.ru

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

***e-mail: mambet__87@mail.ru

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

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

The Asiatic wild ass is one of the last wild, free-roaming equid species left in Northern Eurasia. Once widespread across Asia and Eastern Europe, the wild ass is presently listed as a near-threatened species on the IUCN Red List. The conservation of this species is one of important issues of wildlife ecology, while investigating its prehistoric range may provide some perspective into its current distribution and abundance. However, the data available on its past distribution are limited to the last few centuries. We review the available information using both published and unpublished sources to document the sub-fossil sites in Kazakhstan where bones of the species have been reported. Our analysis reveals 70 such sites of Holocene age ranging from Neolithic to modern years. The past range in the Neolithic–Eneolithic and Bronze Age extended from the steppe zone in the north to the desert zone in the south of Kazakhstan. In the Iron Age, remains of *Equus hemionus* became absent from the fossil record in the northern and central parts of Kazakhstan, thus suggesting a decreased range or abundance of the equid. This coincided with climate changes that occurred during the Bronze–Iron Age transition and the development of nomadic pastoralism. Since the Iron Age human societies in western and central Kazakhstan were predominantly nomadic herders, and livestock impacts on resources could have limited the wild ass distribution. An increased anthropogenic disturbance in 19–20 centuries could eventually have led to population decline in Asiatic wild ass and its extinction in the wild.

Keywords: equid, arid ecosystems, history, Central Asia