

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 11

Ноябрь 2023



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 102, номер 11, 2023

- Первые сведения о микротурбелляриях (Plathelminthes, Rhabditophora) Богучанского водохранилища. 2. Семейства Macrostromidae, Microstromidae, Provorticidae с описанием *Baicalellia nasonovi* sp. n.
Р. С. Кривороткин, Е. П. Зайцева, О. А. Тимошкин 1203
- Тканевая организация мужской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida)
Т. В. Давыденко, В. П. Никушин 1217
- Two new species of oribatid mites (Acari, Oribatida) from Mexico
S. G. Ermilov 1228
- Состояние популяций и биология размножения ипатки (*Fratercula corniculata*, Alcidae, Charadriiformes) в северной части Охотского моря
Е. Ю. Голубова 1236
- Американский лунь (*Circus hudsonius* (Linnaeus 1766), Accipitridae, Aves) – новый вид в авифауне России
Л. С. Зиневич, П. С. Томкович 1259
- Вокализация и поведение златогузого (*Pycnonotus aurigaster*), пестрощёкого (*Pycnonotus conradi*) и пестрогорлого (*Pycnonotus finlaysoni*) буюльбюлей (Pycnonotidae, Aves) на юге Вьетнама
Ю. А. Колесникова, Нгуен Ван Линь, А. С. Онаев 1266
- К вопросу о мелких континентальных мамонтах и карликовости
И. В. Кириллова, Е. А. Маркова, А. В. Панин, Й. ван дер Плихт, В. В. Титов 1280
- Оценка влияния антропогенной активности на пространственно-временные паттерны распределения крупных хищников с помощью фотоловушек в Центрально-Лесном заповеднике
С. С. Огурцов, А. С. Желтухин 1301
-

Краткое сообщение

- Сравнительный анализ массы оперения красавки (*Anthropoides virgo* L. 1758) и серого журавля (*Grus grus* L. 1758) (Aves, Gruiformes)
В. Ю. Ильяшенко, К. Д. Кондракова 1319
-

Рецензия

Энциклопедия кладоцер Палеарктики. Рецензия на книгу под редакцией Н.М. Коровчинского и А.А. Котова “Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии”, в двух томах. Т. 1. “Общая часть”, авторы Н.М. Коровчинский, А.А. Котов, А.Ю. Синев, О.С. Бойкова и Н.Н. Смирнов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021, 481 с. Т. 2. “Систематическая часть”, авторы Н. М. Коровчинский, А.А. Котов, А.Ю. Синев, А.Н. Неретина и П.Г. Гарибян. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021, 544 с.

В. Р. Алексеев 1325

Contents

Volume 102, No 11, 2023

- The First Data on Microturbellarians (Plathelminthes, Rhabditophora) of the Boguchansky Reservoir.
2. The Families Macrostromidae, Microstromidae and Provorticidae, with the Description
of *Baicalellia nasonovi* sp. n.
R. S. Krivorotkin, E. P. Zaytseva, O. A. Timoshkin 1203
- Tissue organization of the Male Reproductive System of the Acanthocephalan,
Acanthocephalus tenuirostris (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida)
T. V. Davydenko, V. P. Nikishin 1217
- Two New Species of Oribatid Mites (Acari, Oribatida) from Mexico
S. G. Ermilov 1228
- State of Populations and Breeding Biology of the Horned Puffin (*Fratercula corniculata*, Alcidae,
Charadriiformes) in the Northern Part of the Sea of Okhotsk
E. Yu. Golubova 1236
- The Northern Harrier (*Circus hudsonius* (Linnaeus 1766), Accipitridae, Aves),
a Species New to Russia's Avifauna
L. C. Zinevich, P. S. Tomkovich 1259
- Vocalization and Behavior of the Sooty-Headed Bulbul (*Pycnonotus aurigaster*), the Streak-Eared
Bulbul (*Pycnonotus conradi*) and the Stripe-Throated Bulbul (*Pycnonotus finlaysoni*)
(Pycnonotidae, Aves) in Southern Vietnam
Y. A. Kolesnikova, Nguyen Van Linh, Alexey Opaev 1266
- On Small Continental Mammoths and Dwarfism
I. V. Kirillova, E. A. Markova, A. V. Panin, J. van der Plicht, V. V. Titov 1280
- Evaluation of the Influence of Human Activity on the Spatio-Temporal Distribution Patterns
of Large Carnivores using Camera Traps in the Central Forest Nature Reserve
S. S. Ogurtsov, A. S. Zheltukhin 1301
-

Brief Communications

- A comparative Analysis of the Plumage Mass of the Demoiselle Crane (*Anthropoides virgo* L. 1758)
and the Eurasian Crane (*Grus grus* L. 1758) (Aves, Gruiformes)
V. Yu. Ilyashenko, K. D. Kondrakova 1319
-

Review

- Encyclopedia of Palearctic Cladocerans: a Review of the Two-Volume Monograph Edited
by N.M. Korovchinsky and A.A. Kotov "Cladocerans (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia".
V. 1. Introductory part (morphology, biology and ecology), authors N.M. Korovchinsky, A.A. Kotov,
A.Yu. Sinev, O.S. Boikova and N.N. Smirnov. Moscow: KMK Scientific Publishers, 2021, 481 p.
V. 2. Systematic part, authors N.M. Korovchinsky, A.A. Kotov, A.Yu. Sinev, A.N. Neretina
and P.G. Garibyan. Moscow: KMK Scientific Publishers, 2021, 544 p.
V. R. Alekseev 1325
-
-

УДК 595.123

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О МИКРОТУРБЕЛЛЯРИЯХ (PLATHELMINTHES, RHABDITORHORA) БОГУЧАНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА. 2. СЕМЕЙСТВА MACROSTOMIDAE, MICROSTOMIDAE, PROVORTICIDAE С ОПИСАНИЕМ *BAICALELLIA NASONOVII* SP. N.

© 2023 г. Р. С. Кривороткин^а, *, Е. П. Зайцева^{а, б}, О. А. Тимошкин^а

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

^бБайкальский музей СО РАН, ул. Академическая, 1, пос. Листвянка,
Иркутская область, 664000 Россия

*e-mail: roman_bio@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2023 г.

После доработки 12.05.2023 г.

Принята к публикации 18.05.2023 г.

Серия сообщений посвящена исследованию фауны микротурбеллярий (Plathelminthes, Rhabdiorhora) Богучанского водохранилища (нижний участок р. Ангара, Восточная Сибирь). В Сообщении 2 приведены сведения о трех видах из семейств Provorticidae Beklemischev 1927, Macrostomidae Benden 1870, Microstomidae Luther 1907. Видовое разнообразие червей этих семейств в р. Ангара и в озере Байкал практически не изучено. До начала нашего исследования из Ангары были известны единичные находки только трех видов с весьма неинформативными рисунками таксономически важных признаков, сделанные более 90 лет назад. При исследовании нижнего участка р. Ангара нами были обнаружены представители еще трех видов: *Macrostomum johni* Young 1972, *Microstomum rogozini* Timoshkin et Krivorotkin 2023, *Baicalellia nasonovi* Timoshkin et Krivorotkin sp. n. Стилеты особей вида *M. johni* из р. Ангара и озера Байкал практически одинаковы по строению и размерам со стилетами особей типовой серии из Великобритании. Вид *M. rogozini* является одним из наиболее распространенных видов микростомид, обитающих в прибрежной зоне озера Байкал, стилеты обнаруженных в Ангаре особей идентичны байкальским. Обнаруженный вид байкалеллий по строению стилета сходен с *Baicalellia baicali* Nasonov 1930 и *Baicalellia nigrofasciata* Nasonov 1930, однако описания данных видов не позволяют объективно сравнивать их с обнаруженным нами видом. Поэтому оба упомянутых названия следует рассматривать как попен nudum, а обнаруженных червей — отнести к новому для науки виду, *B. nasonovi*. Несмотря на значительное географическое разобщение, стилеты байкальских и богучанских особей *M. johni*, *M. rogozini* и *B. nasonovi* идентичны по строению и размерам. Аналогично случаю с калипторинхиями (которым посвящено первое сообщение), находки байкальских провортицид и микростомид на столь отдаленном участке реки расширяют представления об ареале найденных видов и демонстрируют возможность их расселения в водоемах, гидрографически связанных с Байкалом. Даны иллюстрированные описания богучанских и байкальских особей *M. johni*, *M. rogozini* и *B. nasonovi* sp. n.; проведено сравнение с байкальскими особями, обобщены сведения по распространению. Кроме того, приведен полный список микротурбеллярий р. Ангара. Список включает 35 видов разной степени изученности, принадлежащих к девяти семействам.

Ключевые слова: *Macrostomum johni*, *Microstomum rogozini*, *Baicalellia nasonovi*, Ангара, Байкал, список видов

DOI: 10.31857/S0044513423110090, EDN: XCHETG

В фауне р. Ангара и оз. Байкал имеется ряд групп микротурбеллярий (кроме неплохо исследованных калипторинхий; см. Timoshkin, 2004), разнообразие которых известно исключительно по публикациям первой половины прошлого столетия. К числу слабоизученных относятся и группы, найденные нами в нижнем течении Ангары:

Provorticidae Beklemischev 1927, Macrostomidae Benden 1870 и Microstomidae Luther 1907. Представители семейства Provorticidae впервые были обнаружены в Ангаре около века назад О.А. Сибиряковой, которая описала вид *Dalyellia opaca* Sibiriakova 1929, собранный в окрестностях г. Иркутска (Сибирякова, 1929). К сожалению, само

описание и схематичность рисунка не дают возможности сделать утверждение о принадлежности этих червей к роду *Dalyellia*. В дальнейшем Н.В. Насонов описал семь новых для науки видов, включенных в выделенный им род *Baicalellia* Nasonov 1930 (Nasonov, 1930). Из семи видов шесть эндемичны для Байкала, а один найден в названном озере близ пос. Посьет (Россия), которое посредством р. Гладкая связано с Японском морем. В той же публикации он включил ранее описанный из Финского залива вид *Provortex brevitubus* Luther 1918 в род *Baicalellia* (Luther, 1918). Позже, обнаруженный в р. Ангара вид также был перенесен в этот род и получил название *Baicalellia opaca* (Sibirjakova 1929) (Ruebush, Hayes, 1939). В дальнейшем новые виды байкалеллий были обнаружены в мелководной зоне морей и океанов различных регионов планеты: в Тихом океане близ штата Орегон (Karling, 1986), в заливе Аляска (Ax, Armonies, 1990), в т.ч. близ провинции Британская Колумбия (Stephenson et al., 2018); в Баренцевом (Июффе, Селиванова, 1988), Балтийском (Fenchel, Jansson, 1966; Luther, 1962, 1963), Северном (Armonies, 1986; Tulp, 1974) и Белом морях (Мамкаев и др., 2001), а также в других местах. Все перечисленные находки байкалеллий в морских и пресноводных экосистемах дают интересную картину географического ареала рода. Байкалеллии, наряду с представителями хоботковых червей и просериат, формируют группу байкальских микротурбеллярий, предположительно, морского генезиса (Тимошкин, 1994, 2010). На данный момент род *Baicalellia* включает 23 вида (Tyler et al., 2023); такое разнообразие частично достигнуто благодаря упразднению родов *Coronopharynx* Luther 1962 и *Canetellia* Ax 1956 и переносу их представителей в род *Baicalellia* (Stephenson et al., 2018). Соответственно, диагноз рода был изменен и, согласно Stephenson et al. (2018), к байкалеллиям относятся Provorticidae с глазами и бочонкообразной глоткой (край которой иногда снабжен отростками), расположенной в передней части тела, удлинёнными желточниками, соединёнными с каудально расположенными яичниками, парными семенниками, иногда соединёнными передней поперечной комиссурой, трубчатым стилетом; имеются копулятивная и семенная бурсы; половое отверстие расположено в задней трети тела. Род и его диагноз явно нуждаются в новой ревизии, но эти задачи выходят за рамки настоящего сообщения. Несмотря на разнообразие видов рода, из оз. Байкал и р. Ангара по-прежнему известно лишь семь видов. При обследовании Богучанского водохранилища и оз. Байкал нами был обнаружен вид байкалеллий, который по строению кутикулярного стилета отличается от известных видов рода. На данный момент времени не существует точных сведений о возможных гидрографических связях Байкала с морями или

океанами, за исключением рек Ангаро-Енисейского бассейна. Следовательно, зоогеография и происхождение рода *Baicalellia* являются интереснейшими загадками общей биологии, на которые пока нет ответа.

Представители семейств Macrostromidae и Microstromidae в Байкале и р. Ангара изучены весьма слабо. Имеются лишь краткие сведения, сопровождаемые очень схематичными рисунками, о находке в Ангаре двух видов: *Macrostromum tuba* Graff 1882 и *Microstromum* sp. (Сибирякова, 1929). При этом точность определения *M. tuba* ставится под сомнение самой О.А. Сибиряковой, по причине некоторых отличий, однако по строению кутикулярного простатического стилета она была «склонна отнести» червей к виду *M. tuba*. О.А. Сибирякова приводит схематичный рисунок стилета найденной особи *M. tuba*, однако форма стилета на рисунке скорее напоминает таковую у *Macrostromum johni* Young 1972, нежели форму стилета *M. tuba*. В той же статье приведены сведения об обитании в р. Ангара вида *Microstromum* sp., который по сообщению О.А. Сибиряковой «имеет некоторое сходство» с *Microstromum giganteum* Hallez 1878. При этом указано, что найденные особи имеют отличия во внутреннем строении, но малое количество материала не позволило автору описать вид как новый. Сведения о строении кутикулярного стилета отсутствуют. В связи с этим мы предполагаем, что обнаруженные нами микростромиды принадлежат к другому виду.

Цель данной статьи – привести новые сведения о редких и слабоизученных представителях микротурбеллярий из семейств Provorticidae, Macrostromidae и Microstromidae из Богучанского водохранилища и оз. Байкал, а также описать *Baicalellia nasonovi* Timoshkin et Krivorotkin sp. n.

Материалы и методы со схемой мест отборов проб в Богучанском водохранилище, с основными методами приготовления и исследования тотальных препаратов приведены в первом сообщении (Кривороткин и др., 2023). Схема измерений стилетов *Macrostromum johni* Young 1972, *Microstromum rogozini* Timoshkin et Krivorotkin (в печати) и *Baicalellia nasonovi* Timoshkin et Krivorotkin sp. n. представлена на рис. 1.

Надотряд *Macrostromorpha* Doe 1986

Семейство *Macrostromidae* Benden E. 1870

Род *Macrostromum* Schmidt 1848

Macrostromum johni Young 1972 (рис. 1–4)

Материал. Включает несколько десятков особей. Приведенное ниже описание основано на шести фиксированных экземплярах и одном исследованном прижизненно.

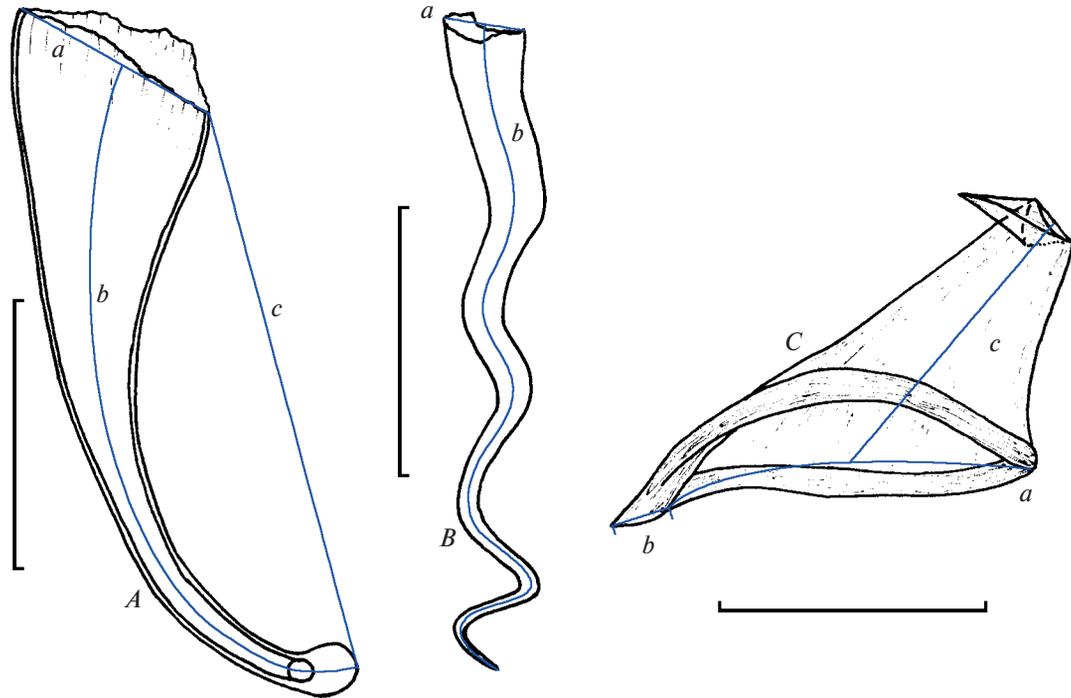


Рис. 1. Схемы измерений стилетов особей: *A* – *Macrostomum johni* Young 1972, *B* – *Microstomum rogozini* Timoshkin et Krivorotkin 2023, *C* – *Baicalellia nasonovi* Timoshkin et Krivorotkin sp. n. Масштаб 50 мкм.

Р. Ангара, Богучанское водохранилище (три особи). Особи № 1–3: ТПФБ № BR_12–080716: № 1: $x = 33$, $y = 85$; № 2: $x = 32$, $y = 87$; № 3: $x = 32$, $y = 89$, от 8 июля 2016 г., 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: 20 м от правого берега, $58^{\circ}00'45.4$ N, $102^{\circ}42'58.4$ E, гл. 9 м, песок с илом.

Озеро Байкал (четыре особи). Особь № 4: ТПФБ № M_1–100613: $x = 31$, $y = 92$, от 10 июня 2013 г., залив Лиственничный, мелководье напротив мыса Березовый, $51^{\circ}50'49.7$ N, $104^{\circ}54'29.2$ E, гл. 3.6 м, камень 4. Особи № 5–6: ТПФБ № M_2–100613: № 5: $x = 30$, $y = 96$; № 6: $x = 31$, $y = 96$, собраны там же, где и особь № 4, камень 5.

Особь № 7 исследована прижизненно (рис. 2), собрана 8 августа 2005 г., близ пос. Большие Коты, напротив стационара ЛИН СО РАН, $51^{\circ}53'59.1$ N, $105^{\circ}03'48.8$ E, гл. 4 м, камни.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Macrostomogpha*”: папка “*Macrostomidae*”: папка “BR_*Macrostomum johni*”: папки “BR_MJ № 1” – “BR_MJ № 3”; 15 фотографий; папка “*Macrostomidae*”: папка “*Macrostomum johni*”: папки “MJ № 1” – “MJ № 4”; 17 фотографий.

Описание. Длина тела 745–1085 мкм (в среднем 890 мкм, $n = 5$), ширина 395–705 мкм (в среднем 575 мкм, $n = 5$). Глаза имеются (рис. 2A). Глотка в передней четверти тела. Рабдиты палоч-

ковидные, длиной до 20 мкм, собраны в группы. Стиллет в виде трубки, диаметр которой плавно уменьшается к дистальному концу; сама трубка имеет плавный изгиб в центральной части (рис. 3A–3O), стиллет заканчивается мощным подковообразным утолщением (в объеме утолщение в виде шлема, частично покрывающего выводное отверстие), в основании которого расположено овальное выводное отверстие (рис. 4A–4F). Дистальный кончик стиллета с утолщением также плавно изогнут, вследствие чего выводное отверстие в некоторых ракурсах выглядит округлым (рис. 4D). Судя по серийным прижизненным микрофотографиям, стиллет этого вида имеет слабую спиралевидную изогнутость в дистальной трети (рис. 2B, 2C). Длина трубки стиллета (рис. 1A, b) достигает 110–140 мкм (в среднем 120, $n = 6$). Используемый в первоописании вида параметр – длина по прямой линии от латеральной части воронки (вблизи изгиба) до дистальной части стиллета (рис. 1A, c) – составляет 85–120 мкм (в среднем 100 мкм, $n = 5$). Воронка стиллета круглая, ее диаметр, в зависимости от степени сформированности стиллета, варьирует в пределах 25–50 мкм (в среднем 40 мкм, $n = 6$) (рис. 1A, a). Дистальную часть стиллета измеряли по схеме, изображенной на рис. 4A. Выводное отверстие (рис. 4A, a) овальное, с наибольшим диаметром 5–8 мкм (в среднем 6 мкм, $n = 6$). Максимальная продольная ширина утолщения от дистального края выводного отверстия до ди-

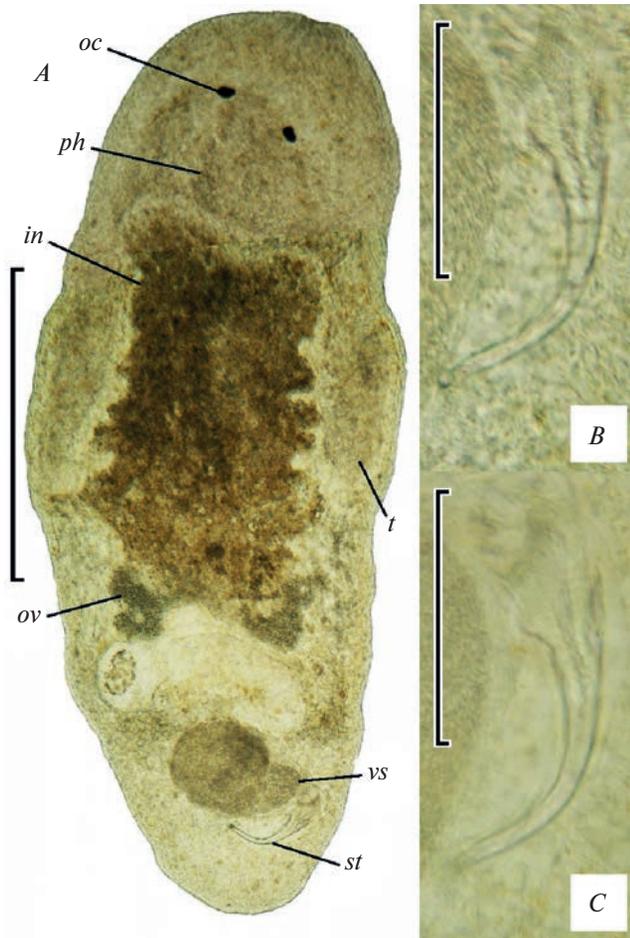


Рис. 2. *Macrostomum johni* Young 1972, микрофотографии живой особи, слегка придавленной покровным стеклом: *A* – внешний вид; *B*, *C* – стилет. Масштаб, мкм: *A* – 500; *B*, *C* – 100.

стального края стилета (рис. 4*A*, *b*) варьирует в пределах 5–9 мкм (в среднем 7 мкм, $n = 6$). Трубка стилета достигает наименьшей ширины в 6–8 мкм (в среднем 7 мкм, $n = 6$) на участке около середины выводного отверстия (рис. 4*A*, *c*), затем ширина стилета увеличивается до 7–10 мкм (в среднем 9 мкм, $n = 6$) (рис. 4*A*, *d*). Этот параметр является максимальной поперечной шириной дистального утолщения стилета.

Сравнение. По строению кутикулярного стилета особи данного вида наиболее сходны с *M. johni*, но у особей из Великобритании изгиб стилета (по отношению к продольной его оси) более резкий и составляет около 90°, в то время как стилет обнаруженных нами особей плавно искривлен. Однако основные размеры трубки стилета и выводного отверстия практически одинаковы. У “наиболее половозрелых” особей *M. johni* из Великобритании длина по прямой линии от края воронки (вблизи изгиба) до дистального конца стилета варьирует в пределах 80–100 мкм,

как и у обнаруженных нами *M. johni*. Согласно микрофотографии стилета из первоописания, общая длина трубки *M. johni* достигает 120 мкм. Стиллет такой же длины и у особей, обнаруженных нами в Ангаре и Байкале.

Стиллеты особей из Ангары и оз. Байкал практически одинаковы по строению и размерам, все различия вызваны разницей в степени половозрелости найденных особей.

Примечания. Согласно нашим наблюдениям, особи данного вида являются широко распространенными в озере Байкал. На мелководье напротив мыса Березовый (близ залива Лиственничный) вид встречался в пробах круглогодично.

В кишечнике обнаружен науплий гарпактикоиды шестой стадии развития, многочисленные коловратки (до пяти особей) рода *Mytilina* Bory de St. Vincent 1826 и диатомовые водоросли.

Распространение. Оз. Ллин Квеллин (Llyn Swellyn), Северный Уэльс, Великобритания (Young, 1972); оз. Байкал, залив Лиственничный, мелководье напротив мыса Березовый (гл. 3.6 м); р. Ангара, Богучанское водохранилище, близ Усть-Илимской ГЭС (гл. 9 м). Обитатель каменистых и песчаных грунтов.

Имеются сведения об обитании этого вида в пресных водах Бразилии (Gamo, Leal-Zanchet, 2004). При внешнем сходстве стилеты евроазиатских особей практически в 2–2.5 раза длиннее стилетов южноамериканских особей *M. johni* (45–50 мкм).

Отряд **Dolichomicrostomida** Janssen, Vizoso, Schulte, Littlewood, Waeschenbach & Scharer 2015

Семейство **Microstomidae** Luther 1907

Род **Microstomum** Schmidt 1848

Microstomum rogozini Timoshkin et Krivorotkin 2023 (рис. 1, 5)

Материал. Четыре особи с полностью сформированными стилетами.

Р. Ангара, Богучанское водохранилище (одна особь). Особь № 1: ТПФБ № BR_161–210716: $x = 32$, $y = 92$, от 21 июля 2016 г., 5 км ниже плотины Богучанской ГЭС, 58°43′51.2 N, 099°04′37.1 E, гл. 1 м, песок и гравий с легкой примесью ила.

Озеро Байкал (3 особи). Все собраны близ пос. Большие Коты. Особь № 2: ТПФБ № M_1–120808, $x = 19$, $y = 92$, от 12 августа 2008 г., напротив скалы Два Брата, 51°89′58.6 N, 105°05′56.7 E, гл. 3.4 м, UWITEC 1, песок. Особи № 3–4: ТПФБ № M_2–120808: № 3: $x = 11$, $y = 91$; № 4: $x = 14$, $y = 93$, та же проба, что и особь № 2.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “Macrostromorpha”: папка “Microstomidae”: папка “BR_Microstomum_”

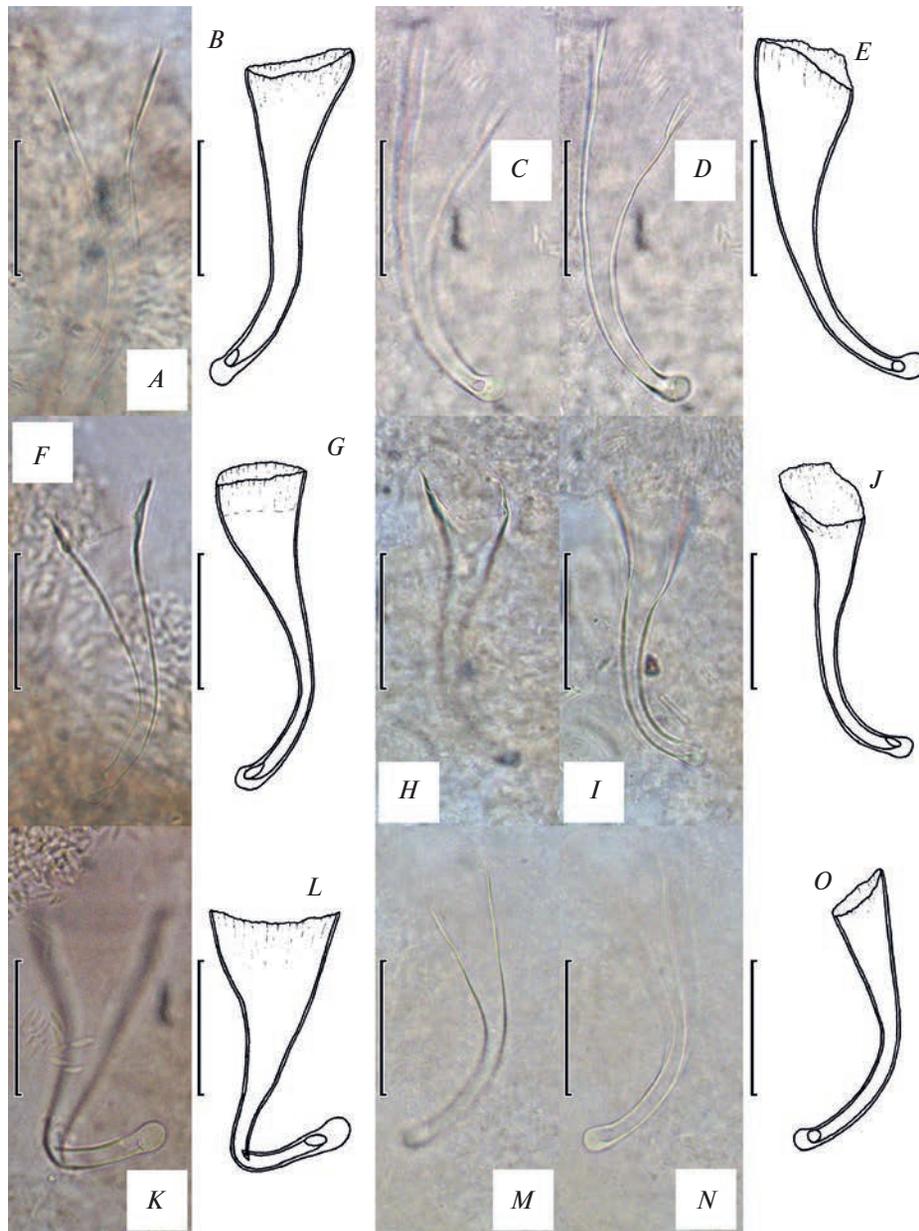


Рис. 3. *Microstomum johni* Young 1972, стилеты особей из Богучанского водохранилища (A, B, F, G, K, L) и озера Байкал (C–E, H–J, M–O): A, B – особь № 1; C–E – особь № 4; F, G – особь № 2; H–J – особь № 5; K, L – особь № 3; M–O – особь № 6. Масштаб 50 мкм.

rogozini”: папка “BR_M № 1”; 4 фотографии; папка “Microstomidae”: папка “Microstomum rogozini”: папки “M № 2” – “M № 4”; 19 фотографий.

Краткое описание. Длина тела 475–750 мкм (в среднем 620 мкм, $n = 4$), ширина 340–580 мкм (в среднем 465 мкм, $n = 4$). Тело состоит из одного, максимум – из двух зооидов. На ТПФБ глаза отсутствуют. Полностью сформированный стилет половозрелых особей в виде штопорообразно закрученной трубки, имеющей 3.5 витка (рис. 5A–5G, 5J–5M). Общая длина

трубки стилета (рис. 1B, b) варьирует в пределах 135–153 мкм (в среднем 144 мкм, $n = 4$). Проксимальное отверстие стилета округлое, без утолщений по периметру, диаметром 11–16 мкм (в среднем 13 мкм, $n = 4$) (рис. 1B, a). Выводное отверстие в виде желоба, расположено на дистальном полувитке (рис. 5H, 5J), в длину достигает около 15 мкм.

Сравнение. Стилеты особи из Ангары и особей из озера Байкал имеют одинаковое строение и размеры.

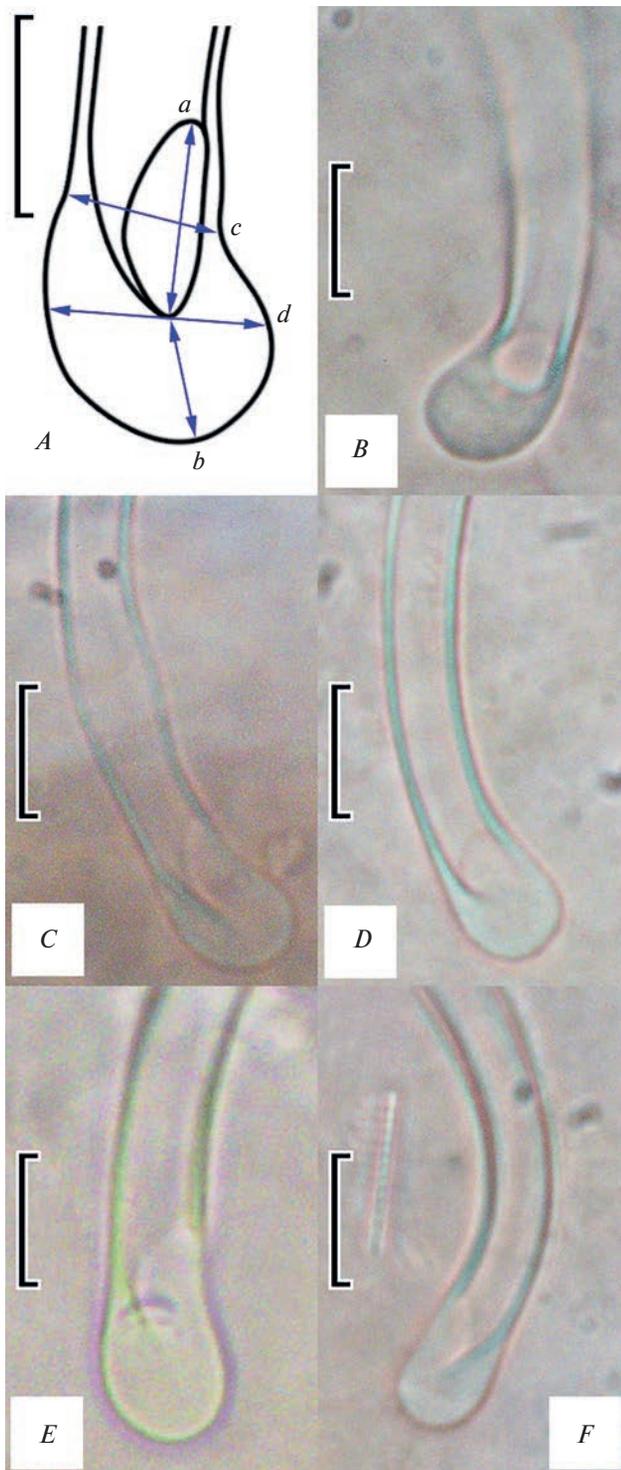


Рис. 4. *Macrostomum johni* Young 1972, схема измерения и строение дистального отдела стилетов особей из Богучанского водохранилища (C, E) и озера Байкал (B, D, F): A – схема измерений дистального утолщения (a–d см. в тексте), B – особь № 4, C – особь № 2, D – особь № 5, E – особь № 3, F – особь № 6. Масштаб 10 мкм.

Примечания. Ранее нами приведено подробное описание вида из озера Байкал (Кривороткин, Тимошкин, 2023).

Распространение. Оз. Байкал, близ пос. Большие Коты, мелководье напротив скалы Два брата (гл. 2.5–3.4 м); р. Ангара, 5 км ниже плотины Богучанской ГЭС (гл. 1 м). Обитатель песчаных грунтов.

Отряд *Rhabdocoela* Ehrenberg 1831

Подотряд *Dalytyphloplanida* Willems, Wallberg, Jondelius, Littlewood, Backeljau, Schockaert & Artois 2006

Семейство *Provorticidae* Beklemischev 1927

Подсемейство *Kirgisellinae* Luther 1962

Род *Baicalellia* Nasonov 1930

Baicalellia nasonovi Timoshkin et Krivorotkin, sp. n.
(рис. 1, 6–10)

Материал. Обнаружено несколько десятков особей из прибрежной зоны оз. Байкал и р. Ангара, в типовую серию включено 10 особей из оз. Байкал.

Р. Ангара, Богучанское водохранилище (четыре особи). Особи № 1–4: ТПФБ № BR_9–070716: № 1: $x = 24, y = 90$; № 2: $x = 24, y = 92$; № 3: $x = 24, y = 91$; № 4: $x = 23, y = 92$, от 7 июля 2016 г., 6 км ниже Усть-Илимской ГЭС: центр, $58^{\circ}01'06.9\text{ N}$, $102^{\circ}42'34.5\text{ E}$, гл. 7 м, серый песок.

Озеро Байкал (10 особей). Голотип № 143: ТПФБ № R_1–300482: $x = 29, y = 84.5$, от 30 апреля 1982 г., мелководье напротив истока Ангары, гл. 0.3 м, камни. Паратипы № 1, 7: ТПФБ № R_1–030582: № 1: $x = 35, y = 88$; № 7: $x = 33, y = 98$, от 3 мая 1982 г., то же место, что и голотип. Паратипы № 2–6, тот же препарат, что и голотип: № 2: $x = 28, y = 85$; № 3: $x = 25.5, y = 89.5$; № 4: $x = 30.5, y = 87.5$; № 5: $x = 29, y = 84$; № 6: $x = 28, y = 81$. Паратипы № 8–9: ТПФБ № 4–260821: № 8: $x = 44, y = 94$; № 9: $x = 42, y = 92$, от 26 августа 2021 г., озеро Байкал, пос. Большие Коты, мелководье напротив студенческой столовой биостанции ИГУ, $51^{\circ}90'32.0\text{ N}$, $105^{\circ}06'87.5\text{ E}$, гл. 0.5 м, камень с обрастаниями нитчатых водорослей.

Микрофотографии. Коллекция микрофотографий “МИКРОТУРБЕЛЛЯРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕГО БАССЕЙНА”: папка “*Dalytyphloplanida*” и папка “*Provorticidae*”: папка “BR_Baicalellia_nasonovi”: папки “BR_BN № 1”–“BR_BN № 4”; 18 фотографий; папка “*Dalytyphloplanida*”: папка “*Provorticidae*”: папки “Holotype № 143”, “HN № 143_Paratype № 1” – “HN № 143_Paratype № 9”; 38 фотографий.

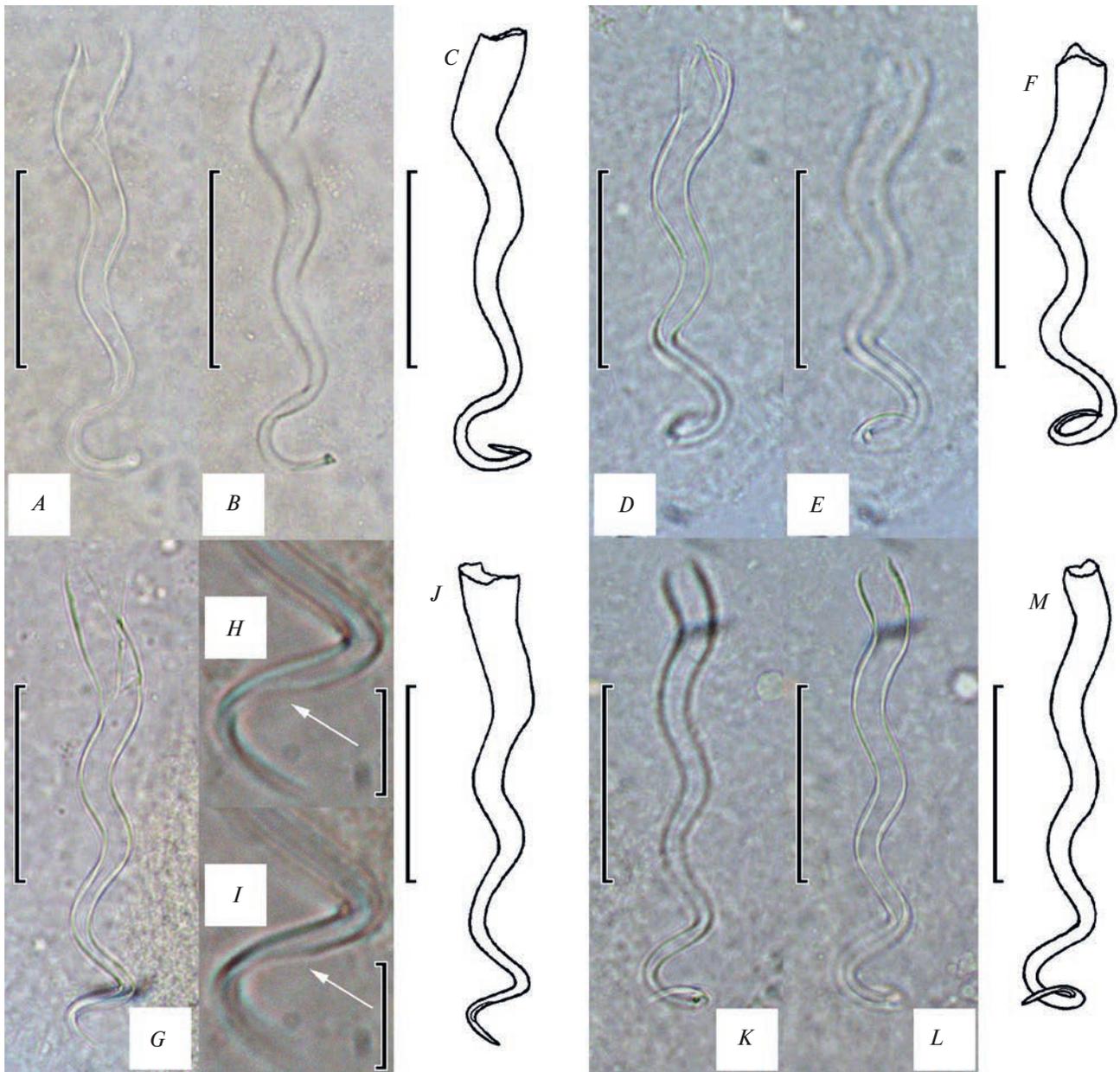


Рис. 5. *Microstomum rogozini* Timoshkin et Krivorotkin 2023, стилеты особей из Богучанского водохранилища (A–C) и озера Байкал (D–M): A–C – особь № 1; D–F – особь № 2; G–I – особь № 3; H, I – строение дистальной части стилета, стрелкой показано щелевидное выводное отверстие; K–M – особь № 4. Масштаб, мкм: A–G, J–M – 50; H, I – 10.

Типовое местонахождение – оз. Байкал, западное побережье Южной котловины, устье р. Ангара.

Описание. Длина тела 620–1435 мкм (в среднем 975 мкм, $n = 8$), ширина 375–1035 мкм (в среднем 690 мкм, $n = 8$). Черви сильно пигментированы как минимум со спинной стороны, пигмент темно-красного, оранжево-красного цвета. Согласно архивным записям и рисункам Тимошкина О.А., пигментация спины равномерная, без поперечных белых полос, как у других видов. Имеются два глаза. Глотка фиксирован-

ных особей округлая, у особи № 3 (не из типовой серии) диаметром 315 × 340 мкм, ее диаметр может достигать 1/3–1/2 от длины тела. Стилеть в виде искривленной конусовидной трубки. Продольная ось стилета расположена под углом около 45° по отношению к плоскости основания стилета. На вершине “воронка стилета” косо срезана и заканчивается каплевидным выводным отверстием; дистальный конец воронки заострен. Выводное отверстие с наибольшим диаметром 20–30 мкм (в среднем 25 мкм, $n = 4$). Длина дистального отростка (измерялась по прямой линии от

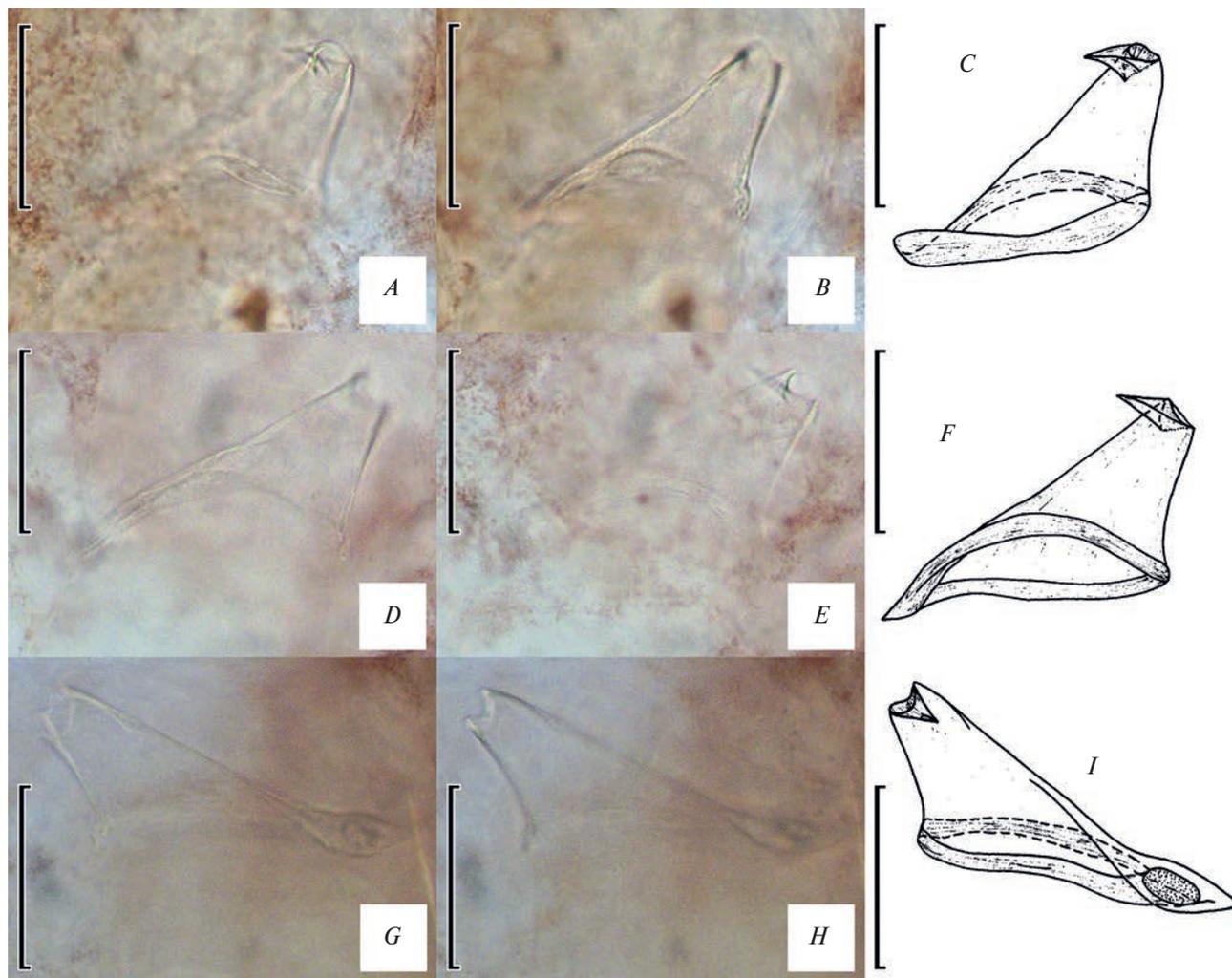


Рис. 6. *Baicalellia nasonovi* Timoshkin et Krivorotkin sp. n., стилеты особей из Богучанского водохранилища: А–С – особь № 1, D–F – особь № 2, G–I – особь № 3. Масштаб 50 мкм.

центра выводного отверстия до кончика отростка) составляет около 15–21 мкм (в среднем 18 мкм, $n = 4$). При виде сбоку (рис. 9E–9H) ширина выводного отверстия достигает 8–12 мкм (в среднем 10.5 мкм, $n = 9$), а измерение длины отростка невозможно. У всех исследованных особей острое стилета направлено вправо относительно продольной оси стилета. Это создает определенные сложности при микроскопировании стилета, если он на препарате расположен сбоку: его заостренный кончик может быть невидим, а дистальный конец заканчивается глубокой выемкой (рис. 6–7, 9E–9H). Дистальная часть стилета имеет слабовыраженную штопоровидную изогнутость. Основание стилета представляет собой хорошо выраженный овально-яйцевидный ободок с заострением в форме треугольника. Максимальная ширина ободка стилета в районе заострения 16–28 мкм (в среднем 20 мкм, $n = 5$) (рис. 1C, b). Большой диаметр проксимального отверстия сти-

лета 60–68 мкм (в среднем 65 мкм, $n = 8$) (рис. 1C, a), меньший – 52 мкм. Длина стилета от центра основания до центра выводного отверстия (рис. 1C, c) составляет 64–81 мкм (в среднем 70 мкм, $n = 10$). Стенки трубки стилета тонкие и гладкие, несколько толще в области основания, которое имеет ясно выраженную складчатость (рис. 6A–6I, 7A–7I).

Дифференциальный диагноз. Стилеты нового вида отдаленно напоминают стилеты *Baicalellia baicali* Nasonov 1930 и *Baicalellia nigrofasciata* Nasonov 1930 из оз. Байкал. Оба вида обладают стилетами в виде короткой трубки (по рисункам – несколько скошенной под углом) длиной около 60 мкм. Схема промеров длины стилета автором не приведена, а на рисунках отсутствует масштаб. Возможно, указанная длина – это расстояние по прямой линии от наиболее проксимального до наиболее дистального участка стилета, а не длина самой трубки.

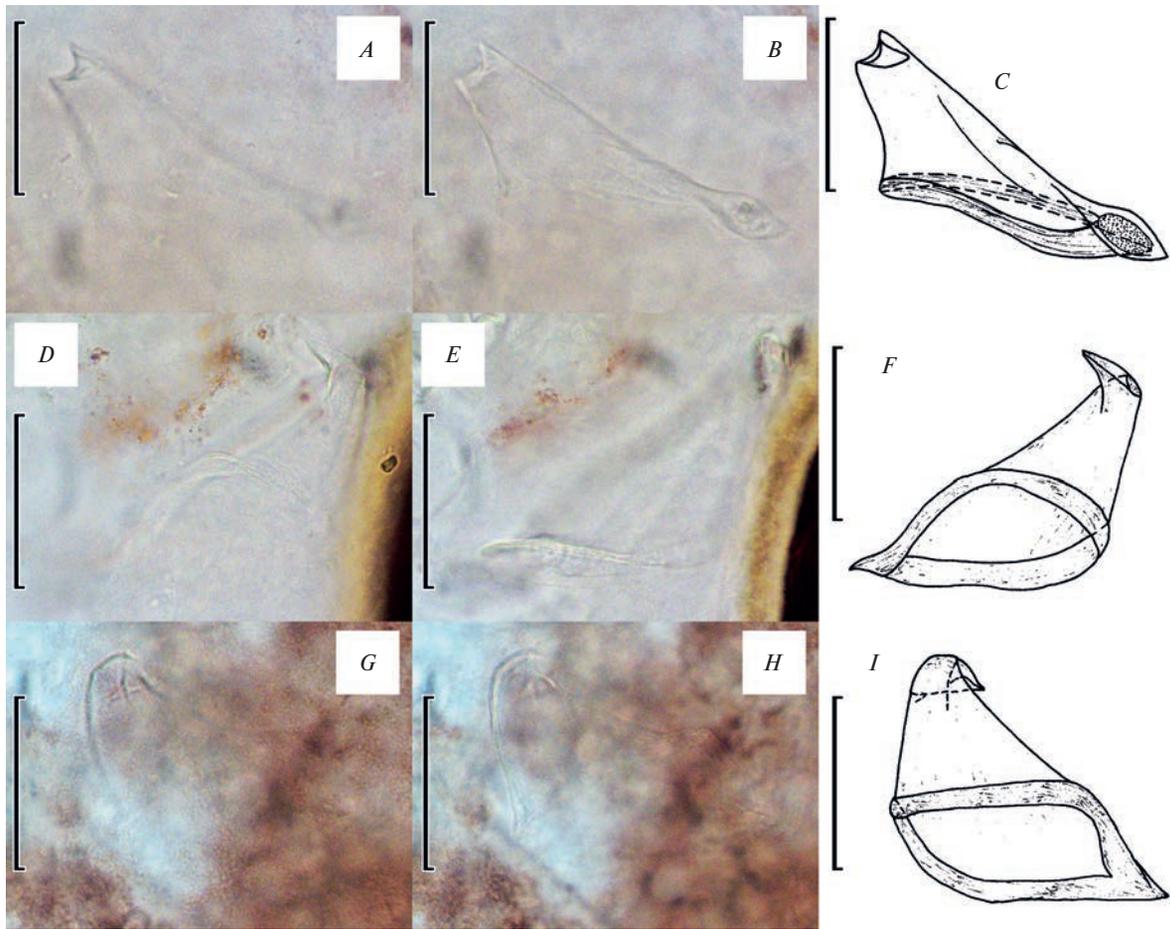


Рис. 7. *Baicalellia nasonovi* Timoshkin et Krivorotkin sp. n., стилеты особей из Богучанского водохранилища (A–C) и оз. Байкал (D–I): A–C – особь № 4, D–F – паратип № 8, G–I – паратип № 9. Масштаб 50 мкм.

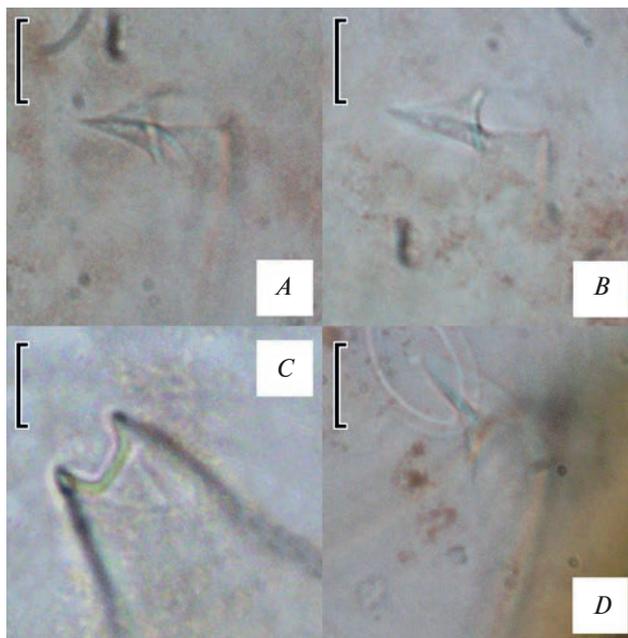


Рис. 8. *Baicalellia nasonovi* Timoshkin et Krivorotkin sp. n., микрофотографии дистального отдела стилетов особей из Богучанского водохранилища (A–C) и оз. Байкал (D): A – особь № 1, B – особь № 2, C – особь № 3, D – паратип № 8. Масштаб 10 мкм.

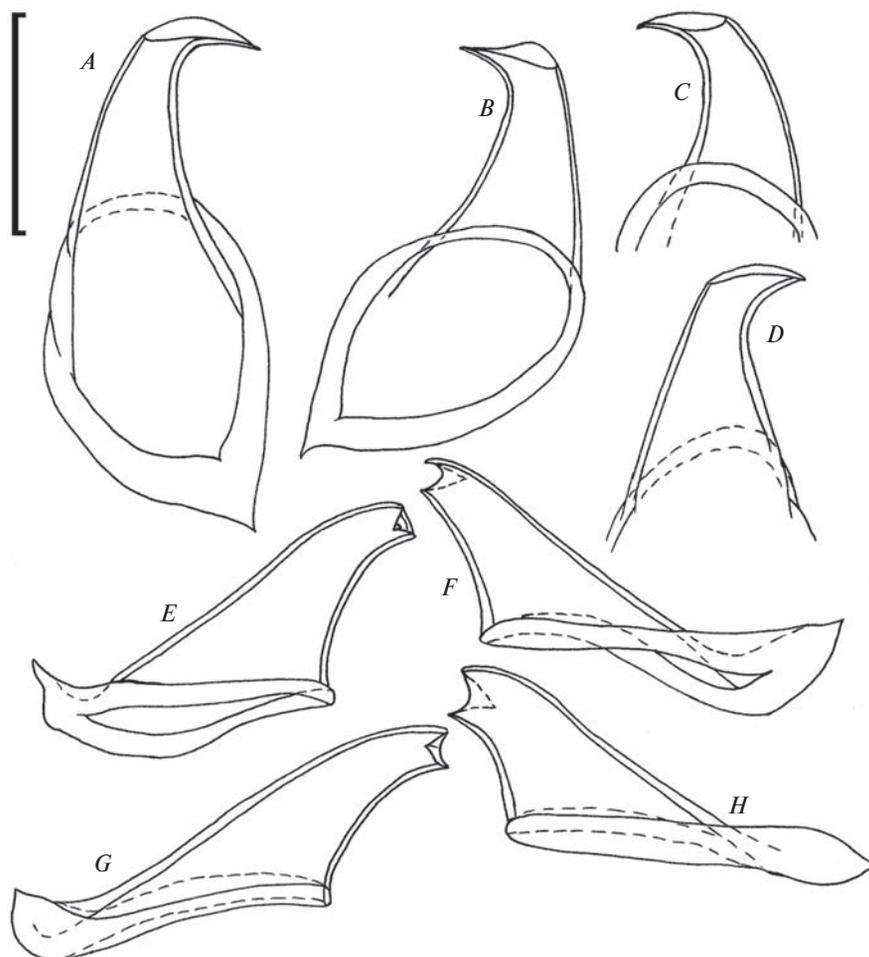


Рис. 9. *Baicalellia nasonovi* Timoshkin et Krivorotkin sp. n., стилеты (A, B, E–F) и их фрагменты (B, C) особей типовой серии из оз. Байкал: A – голотип, B – паратип № 1, C – паратип № 2, D – паратип № 3, E – паратип № 4, F – паратип № 5, G – паратип № 6, H – паратип № 7. Масштаб 50 мкм.

Насонов Н.В. описывает стилет *B. baicali* следующим образом: “Der Penis hat die Form einer kurzen Röhre, die zur Basis erweitert und im Gipfel schwach gebogen ist. Der Rand der Öffnung ist schräg abgeschnitten. Die Länge des Penis bei grösseren Exemplaren beträgt 0.06 mm” (Половой орган имеет форму короткой трубки, расширяющейся у основания и слегка изогнутой наверху. Край отверстия срезан под углом. Длина полового члена у более крупных экземпляров составляет 0.06 мм). Стиллет *B. nigrofasciata* описан как: “Der Penis hat die Form einer kurzen, geraden Röhre, ist zur Basis schwach erweitert und bildet keine Biegung” (Половой орган в виде короткой прямой трубки, слегка расширенной у основания и не образующей изгиба).

Очевидно, что данные описания стилетов кратки, а приведенные в статье рисунки стилетов (равно, как и схемы строения полового аппарата) крайне схематичны (рис. 10A, 10B).

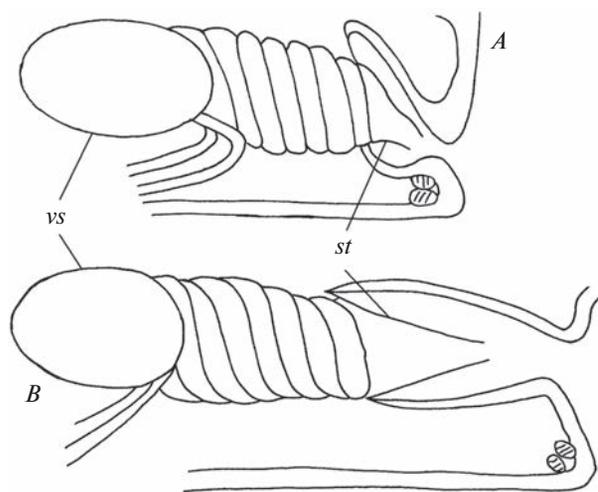


Рис. 10. *Baicalellia baicali* Nasonov 1930 (A) и *Baicalellia nigrofasciata* Nasonov 1930 (B), фрагменты оригинальных схематических рисунков половой системы с изображениями стилетов (по: Nasonov, 1930). Масштаб в оригинале отсутствует.

Таблица 1. Таксономический состав микротурбеллярий р. Ангара с местами обнаружения

| № | Таксон | Место обнаружения (источник) |
|---|---|---|
| Семейство Stenostomidae Vejdovsky 1880 | | |
| 1 | <i>Stenostomum leucops</i> (Duges 1828) | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| Семейство Macrostomidae Beneden 1870 | | |
| 2 | <i>Macrostomum tuba?</i> Graff 1882 | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 3 | <i>Macrostomum johni</i> Young 1972 | Богучанское водохранилище, ниже Усть-Илимской ГЭС |
| Семейство Microstomidae Luther 1907 | | |
| 4 | <i>Microstomum</i> sp. | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 5 | <i>Microstomum rogozini</i> Timoshkin et Krivorotkin 2023 | Район Богучанского водохранилища, ниже плотины Богучанской ГЭС |
| Семейство Typhloplanidae Graff 1905 | | |
| 6 | <i>Castrada (Castrada) anopla</i> Sibiriakova 1929 | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 7 | <i>Castrada (Castrada) luteola</i> Hofsten 1907 | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 8 | <i>Castrada (Castrada) visibilis</i> Sibiriakova 1929 | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 9 | <i>Mesostoma</i> sp. | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 10 | <i>Olisthanella caeca</i> Sibiriakova 1929 | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 11 | <i>Olisthanella tricirrata</i> Sibiriakova 1929 | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 12 | <i>Olisthanella truncula</i> (Schmidt 1858) | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| Семейство Dalyelliidae Graff 1905 | | |
| 13 | <i>Microdalyellia (Gieysztoria) dubitativa</i> (Sibiriakova 1929) | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 14 | <i>Microdalyellia armigera</i> (Schmidt 1862) | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| Семейство Provorticidae Beklemischev 1927 | | |
| 15 | <i>Baicalellia opaca</i> (Sibiriakova 1929) | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 16 | <i>Baicalellia nasonovi</i> Timoshkin et Krivorotkin | Богучанское водохранилище, ниже Усть-Илимской ГЭС |
| Семейство Koinocystidae Meixner 1924 | | |
| 17 | <i>Koinocystis fluvialis</i> (Sibiriakova 1929) | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| Семейство Polycystidae Graff 1905 | | |
| 18 | <i>Gyatrix hermaphroditus</i> (Ehrenberg 1831) | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929) |
| 19 | <i>Opisthocystis angarensis</i> (Sibiriakova 1929) | Район г. Иркутска (Сибирякова, 1929); ниже Иркутской ГЭС и на мелководье напротив района Академгородок (Тимошкин и др., 2010) |
| 20 | <i>Opisthocystis curvistylus</i> Timoshkin 1986 | Богучанское водохранилище, район близ р. Верхняя Речка и р. Нижняя Речка (Кривороткин и др., 2023) |
| 21 | <i>Opisthocystis wilkei wilkei</i> Timoshkin 2010 | Ангарское море (Тимошкин и др., 2010) |
| Семейство Rhynchokarlingiidae Timoshkin 2004 | | |
| 22 | <i>Cohenella sidelevae?</i> Timoshkin 2004 | Ниже Иркутской ГЭС (Тимошкин и др., 2010) |
| 23 | <i>Cohenella microstylus</i> Timoshkin 1986 | Ниже Усть-Илимской ГЭС (Тимошкин и др., 2010) |

Таблица 1. Окончание

| № | Таксон | Место обнаружения (источник) |
|----|--|--|
| 24 | <i>Cohenella rudenkoi</i> Timoshkin 2010 | Ниже Иркутской ГЭС (Тимошкин и др., 2010); ниже Усть-Илимской ГЭС (Тимошкин и др., 2010; Кривороткин и др., 2023) |
| 25 | <i>Cohenella semernoyi</i> Timoshkin 2004 | Ниже Иркутской ГЭС и ниже Усть-Илимской ГЭС (Тимошкин и др., 2010) |
| 26 | <i>Coulterella vainolai</i> Timoshkin 2004 | Ниже Иркутской ГЭС (Тимошкин и др., 2010) |
| 27 | <i>Linella hamolaminae</i> Timoshkin et Krivorotkin 2022 | Богучанское водохранилище, ниже Усть-Илимской ГЭС (Кривороткин и др., 2023) |
| 28 | <i>Mariareuterella baekmanae</i> (Timoshkin 1986) | Богучанское водохранилище, ниже Усть-Илимской ГЭС (Кривороткин и др., 2023) |
| 29 | <i>Mariareuterella sibirakovae</i> Krivorotkin et Timoshkin 2023 | район Богучанского водохранилища, ниже плотины Богучанской ГЭС (Кривороткин и др., 2023) |
| 30 | <i>Rhynchokarlingia pentastylus</i> Krivorotkin et Timoshkin 2023 | Богучанское водохранилище, ниже Усть-Илимской ГЭС (Кривороткин и др., 2023) |
| 31 | <i>Rhynchokarlingia zemskayae</i> Timoshkin 2004 | Богучанское водохранилище, ниже Усть-Илимской ГЭС (Кривороткин и др., 2023) |
| 32 | Rhynchokarlingiidae sp. | Ангарское море (Тимошкин и др., 2010) |
| 33 | <i>Riedelella dmitrievae</i> Timoshkin 2004 | Богучанское водохранилище, район близ пос. Новая Кежма и район близ р. Верхняя Речка и р. Нижняя Речка (Кривороткин и др., 2023) |
| 34 | <i>Riedelella kravtsovae</i> Timoshkin 2004 | Богучанское водохранилище, район близ пос. Новая Кежма и район близ р. Верхняя Речка и р. Нижняя Речка (Кривороткин и др., 2023) |
| 35 | <i>Riedelella microdentata</i> Krivorotkin et Timoshkin 2023 | Богучанское водохранилище, ниже Усть-Илимской ГЭС (Кривороткин и др., 2023) |

типовой материал *B. baicalii* и *B. nigrofasciata* не был выделен автором, материал утерян.

К сожалению, на основе оригинального описания Насонова Н.В. точная идентификация обоих упомянутых выше видов (и их сравнение с другими байкальскими видами) не представляется возможной. Таким образом, по нашему мнению, этим видам следует присвоить статус *nomen nudum*.

Примечания. В кишечнике обнаружены диатомовые водоросли и щетинки олигохет.

Распространение. Оз. Байкал, мелководье напротив пос. Большие Коты (гл. 0.5 м) и напротив устья р. Ангара (гл. 0.3 м); р. Ангара, Богучанское водохранилище, близ Усть-Илимской ГЭС (гл. 4–7.5 м). Обитатель обрастаний нитчатых водорослей, песчаных и каменистых грунтов. Способен свободно плавать в воде среди растительности. Судя по архивным материалам, собранным за период 1982–2021 гг., вид является одним из наиболее распространенных в мелководной зоне оз. Байкал.

Этимология. Вид назван в честь Насонова Николая Викторовича, академика, доктора наук, профессора, широко известного зоолога, одного из первых исследователей микротурбеллярий оз. Байкал.

На данный момент в р. Ангара отмечено 35 видов микротурбеллярий (табл. 1), принадлежащих к 9 семействам: Stenostomidae Vejdovsky 1880 (1 вид), Macrostromidae (2 вида), Microstromidae (2 вида) Typhloplanidae Graff 1905 (7 видов), Dalyelliidae Graff 1905 (2 вида), Provorticidae (2 вида), Koinocystididae Meixner 1924 (1 вид), Polycystididae Graff 1905 (4 вида) и Rhynchokarlingiidae Timoshkin 2004 (14 видов). Из них один вид определен до семейства, два до рода, а идентификация двух видов находится под сомнением.

В целом, данный список является предварительным, поскольку все обнаруженные Сибиряковой О.А. ангарские виды требуют новых находок и подтверждения видовой принадлежности на современном уровне. К сожалению, большинство таксонов видового ранга, описаны Сибиряковой О.А. весьма кратко, изображения стилетов

даны крайне схематично, что в большинстве случаев не позволяет провести их точную видовую идентификацию. Типовой материал не выделялся. По нашему мнению, крайне необходимо провести современные исследования, направленные на изучение таксономического разнообразия и экологии микротурбеллярий р. Ангара.

Буквенные обозначения на рисунках: *in* – кишечник, *oc* – глаза, *ov* – яичники, *ph* – глотка, *st* – стилет, *t* – семенники, *ys* – семенной пузырь.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают сердечную благодарность специалисту по таксономии турбеллярий вообще и *Macrostomorpha* – в частности, проф. Анно Фойбелю (Anno Faubel, University of Hamburg, Germany), за плодотворную дискуссию. Мы благодарны сотрудникам лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН: А.В. Непокрытых и В.В. Мальнику, а также аспиранту лаборатории гидрологии и гидрофизики Чернышеву М.С за помощь в проведении полевых работ в Богучанском водохранилище.

Авторы выражают огромную благодарность двум анонимным рецензентам, чьи рекомендации помогли дополнить и улучшить данную рукопись.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Оформление коллекции типов, анализ материала, а также написание статьи выполнены в рамках проекта № 0279–2021–0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразия; причины и последствия негативных экологических процессов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иоффе Б.И., Селиванова Р.В., 1988. Новые виды рода *Baicalellia* (Turbellaria, Dalyelloidea) из Баренцева моря // Зоологический журнал. Т. 67. № 8. С. 1109–1116.
- 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., Тимошкин О.А., 2023. *Microstomum rogozini* sp. n. (Plathelminthes, Dolichomicrostomida, Microstomidae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 102. № 10. С. 1095–1103.
- Мамкаев Ю.В., Петров А.А., Бердник С.В., 2001. Phylum Plathelminthes // Список видов свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилегающих глубоководных частей Арктики. Серия “Исследования фауны морей”. СПб.: Зоологический институт РАН. Т. 51. № 59. С. 38–41.
- Сибирякова О.А., 1929. К фауне Turbellaria Rhabdocoelida реки Ангары // Русский Гидробиологический журнал. Т. 8. № 8–9. С. 237–350.
- Тимошкин О.А., 1994. Происхождение и эволюция фауны свободноживущих ресничных червей (Turbellaria) озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 73. № 1. С. 35–50.
- Тимошкин О.А., 2010. Сложившиеся тенденции и современный уровень решения проблемы; наиболее интересные открытия в области биоразнообразия Байкала за последние годы // Анн. список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. II. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 2. С. 1423–1428.
- Тимошкин О.А., Рожкова Н.А., Зайцева Е.П., 2010. Разнообразие и экология свободноживущих ресничных червей (Plathelminthes, Turbellaria) реки Ангары и ее водосборного бассейна с описанием новых видов и новых мест находок видов *Kalyptorhynchia* (сем. Polycystididae и Rhynchokarlingiidae) байкальского происхождения // Анн. список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. II. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 2. С. 1025–1039.
- Armonies W., 1986. Free-living Plathelminthes in sheep-grazed and ungrazed supra-littoral salt marshes of the North Sea: Abundance, biomass, and their significance in food chains // Netherlands Journal of Sea Research. V. 20. № 4. P. 385–395.
- Ax P., Armonies W., 1990. Brackish water plathelminthes from Alaska as evidence for the existence of a boreal brackish water community with circumpolar distribution // Microfauna Marina. № 6. P. 7–109.
- Fenchel T., Jansson B.O., 1966. On the vertical distribution of the microfauna in the sediments of a brackish water beach // Ophelia. V. 3. № 1. P. 161–177.
- Gamo J., Leal-Zanchet A.M., 2004. Freshwater microturbellarians (Platyhelminthes) from Rio Grande do Sul, Brazil // Revista Brasileira De Zoologia, V. 21. № 4. P. 897–903.
- Karling T.G., 1986. Free-living marine Rhabdocoela (Platyhelminthes) from the North American Pacific coast. With remarks on species from other areas // Zoologica Scripta. V. 15. № 3. P. 201–219.
- Luther A., 1918. Vorläufiges Verzeichnis der rhabdocölen und alloeocölen Turbellarien Finnlands // Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica. V. 44. P. 47–52.
- Luther A., 1962. Die Turbellarien Ostfennoskandiens. III. Neorhabdocoela 1. Dalyelloidea, Typhloplanoida: Byrsophlebidae und Trigonostomidae // Fauna Fennica V. 12, 1–71.
- Luther A., 1963. Die Turbellarien Ostfennoskandiens IV // Fauna Fennica. V. 16. P. 1–164.
- Nasonov N.V., 1930. Vertreter der fam. Graffillidae (Turbellaria) des Baikalsees // Известия Академии наук СССР. VII серия. Отделение физико-математических наук. Вып. 8. С. 727–738.

- Ruebush T.K., Hayes W.J.Jr., 1939. The genus *Dalyellia* in America II. // Zoologischer Anzeiger. V. 128. P. 136–152.
- Stephenson I., Van Steenkiste N.W.L., Leander B., 2018. Molecular phylogeny of neodalyellid flatworms (Rhabdocoela), including three new species from British Columbia // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. P. 1–16.
https://doi.org/10.1111/jzs.12243
- Timoshkin O.A., 2004. Rhynchokarlingiidae – a new enigmatic group of Turbellaria Kalyptorhynchia (Plathelminthes, Neorhabdocoela) from Lake Baikal (East Siberia) with emendation of nine species, description of twelve new genera and fifty new species: example of “non–Darwinian evolution”? // Анн. список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. I. Кн. 2. С. 1344–1491.
- Tulp A.S., 1974. Turbellaria van Ameland // De Levende Natuur. V. 77. № 3. P. 62–69.
- Tyler S., Schilling S., Hooge M., Bush L.F., (comp.) 2006–2023. Turbellarian taxonomic database. Version 2.07 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://turbellaria.umaine.edu/>. Дата обновления: 26.01.2023.
- Young J.O., 1972. Further studies on the occurrence of freshwater microturbellaria in the British Isles. 1. A description of *Macrostomum johni* sp. nov. // Freshwater Biol. № 2. P. 253–258.

THE FIRST DATA ON MICROTURBELLARIANS (PLATHELMINTHES, RHABDITOPHORA) OF THE BOGUCHANSKY RESERVOIR. 2. THE FAMILIES MACROSTOMIDAE, MICROSTOMIDAE AND PROVORTICIDAE, WITH THE DESCRIPTION OF *BAICALELLIA NASONOVII* SP. N.

R. S. Krivorotkin^{1, *}, E. P. Zaytseva^{1, 2}, O. A. Timoshkin¹

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

²Baikal Museum, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Academicheskaya str., 1, Listvyanka, Irkutsk Region, 664000 Russia

*e-mail: roman_bio@mail.ru

This is the second contribution in series devoted to the study of the microturbellarian fauna (Plathelminthes, Rhabditophora) of the Boguchansky Reservoir, lower section of the Angara River, eastern Siberia. It provides information on the taxonomy, the structure of the male copulatory organ, and zoogeography of one species each from the families Provorticidae Beklemischev 1927, Macrostomidae Benden 1870, and Microstomidae Luther 1907. The faunas of these worms in the Angara River and Lake Baikal are still poorly studied. Three species from these families were recorded and described more than 90 years ago from the Angara River before our study, but the original descriptions were accompanied by highly schematic and non-informative sketches which do not allow us to perform exact species identifications and comparisons, as a rule. In the research process of the lower section of the Angara River, we found representatives of further three species: *Macrostomum johni* Young 1972, *Microstomum rogozini* Timoshkin et Krivorotkin 2023, and *Baicalellia nasonovi* Timoshkin et Krivorotkin, sp. n. The stylets of *M. johni* from the Angara River and Lake Baikal were revealed to be almost identical in structure and size to those of specimens of the type series from Great Britain. *M. rogozini* is one of the most common species of Microstomidae that inhabits the coastal zone of Lake Baikal. The stylet structure of *Baicalellia* species resembles that of *Baicalellia baicali* Nasonov 1930 and *Baicalellia nigrofasciata* Nasonov 1930, but their available descriptions do not allow us to make reliable comparisons with the species found. Therefore, we propose to consider both these names as *nomina nuda* and attribute those individuals to *B. nasonovi*, a species new to science. Despite the significant geographic isolation, the stylets of Baikal and Boguchan specimens are identical in structure and size. Similarly to Kalyptorhynchian species (see contribution 1), the discovery of provorticids and microstomids of Baikal origins in such a remote section of the Angara River considerably expands their distributions and demonstrates their capacities to colonize water bodies hydrographically connected to Lake Baikal. Illustrated descriptions of Boguchan and Baikal specimens of *M. johni*, *M. rogozini* and *B. nasonovi*, comparisons with the most similar species and zoogeographic information are given. In addition, a complete checklist of the Angara River microturbellarian fauna known so far, one currently including 35 species from nine families, is presented.

Keywords: taxonomy, *Macrostomum johni*, *Microstomum*, *Baicalellia nasonovi*, Angara, Baikal, species list

УДК 576.895.133

ТКАНЕВАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ СКРЕБНЯ *ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS* (PALAEACANTHOCEPHALA, ECHINORHYNCHIDA)

© 2023 г. Т. В. Давыденко^а, *, В. П. Никишин^а, **

^аИнститут биологических проблем Севера ДВО РАН,
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: sesh17@mail.ru

**e-mail: nikishin@ibpn.ru

Поступила в редакцию 21.04.2023 г.

После доработки 26.04.2023 г.

Принята к публикации 01.09.2023 г.

Проведено гистологическое и электронно-микроскопическое исследование половой системы самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Установлено, что организация и строение органов половой системы исследованного скребня в целом сходны с таковыми, характерными для представителей класса Palaeacanthocephala. В ее составе выявлены парные семенники с семяпроводами (которые затем объединяются в общий семяпровод), шесть цементных желез, сумка Сэффтигена, копулятивная бурса и пенис. Дистальная часть семяпровода, сумка Сэффтигена, бурса и основание пениса окружены генитальной оболочкой. Показано, что оболочки органов половой системы образованы группами миофиламентов, погруженными в волокнистый межклеточный материал, по всей вероятности являющийся производным мышечной ткани. Наиболее мощные мышечные пучки обнаружены в составе генитальной оболочки. Не удалось подтвердить существующее мнение о симпластической организации органов мужской половой системы скребней.

Ключевые слова: акантоцефалы, мужская половая система, семенники, цементные железы, *Acanthocephalus tenuirostris*

DOI: 10.31857/S0044513423110041, EDN: HGXCPN

Согласно существующим представлениям, мужская половая система скребней состоит из парных (в редких случаях одного) семенников, выводных протоков, цементных желез, сумки Сэффтигена, пирамидных желез, копулятивной бурсы и пениса (Parshad, Crompton, 1981). Большая часть органов системы, за исключением семенников и проксимальной части выводных протоков, окружены генитальной оболочкой (Miller, Dunagan, 1985). Эта схема, однако, носит общий характер, и для разных таксонов скребней описаны особенности как в количестве тех или иных органов, так и в характере их организации, например в организации цементных желез (Van Cleave, 1949; Parshad, Crompton, 1981). Противоречивы и сведения о строении стенок органов, включая выводные протоки. Так, генитальная оболочка и оболочка сумки Сэффтигена рассматриваются как “сложный комплекс кольцевых мускулов” (Miller, Dunagan, 1985), тогда как, согласно данным других исследователей, семенники окружены соединительной тканью, которая связывает их с лигаментом (Parshad, Crompton, 1981).

При изучении тканевой организации женской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* мы обнаружили, что выводные пути, включая матку, образованы своеобразной двухслойной тканью, внутренний слой которой представлен цитоплазмой с органоидами, а наружный — включает миофиламенты. Эта ткань, как и клетки субповерхностной мускулатуры, в дополнение к сократительной функции имеют и функцию синтеза межклеточного материала. Кроме того, было обнаружено, что стенка матки не является сплошным образованием, а состоит из “блоков” этой ткани с выраженными межклеточными пространствами между ними. Вероятно, сходными характеристиками обладают и элементы мужской половой системы. С целью проверки этого предположения, а также уточнения особенностей ее тканевой организации нами проведено изучение мужской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Самцы скребней были получены в результате неполного гельминтологического вскрытия во-

сточносибирских хариусов (*Thymallus arcticus pal-lasii* Valenciennes in Cuvier et Valenciennes 1848) (по: Черешнев и др., 2005), которые были отловлены в среднем течении р. Буюнда – правого притока р. Колыма. Для гистологических исследований скребней фиксировали в 70% спирте, обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заключали в парапласт. Для электронно-микроскопических исследований объекты фиксировали в 2% растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.4), постфиксировали в 2% растворе тетраоксида осмия на 0.2 М фосфатном буфере, обезвоживали в спиртах восходящей концентрации, контрастировали в 1% растворе уранилацетата на 70% спирте и заключали в смесь Эпона и Аралдита.

Гистологические срезы изготавливали на санном микротоме МС-2, окрашивали гематоксилин-эозином и исследовали в световом микроскопе Olympus CX41 с использованием фотокамеры Olympus E-420. Полутонкие срезы окрашивали смесью (в соотношении 1 : 1) 1% метиленового синего и 1% кристаллического фиолетового. Исследования проводили на том же микроскопе с помощью той же фотокамеры. Ультратонкие срезы получали с помощью микротомы РТ-РС (США), исследования проводили с использованием трансмиссионного электронного микроскопа JEM1400PLUS и фотокамеры SIS Veleta. Всего было исследовано семь самцов скребня *A. tenuirostris*.

Полученные фотографии обрабатывали с помощью комплекта программ CorelDRAW 20.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Половую систему самца скребня *A. tenuirostris* можно условно разделить на 3 части: парные семенники с отходящими от них семяпроводами (vasa efferentia), три пары цементных желез в совокупности с протоками и задняя треть половой системы, органы которой окружены генитальной оболочкой (термин введен Kaiser (1893)) (рис. 1А). Обобщающая схема задней трети репродуктивной системы самца скребня представлена на рисунке 1В.

У исследованных самцов обнаружены два семенника, располагающихся в передней половине тела вдоль его продольной оси последовательно один за другим (рис. 1А). На гистологических срезах семенники окрашиваются в неяркий красномалиновый цвет. Семенник имеет форму эллипсоида, его размеры составляют 343–454 × 208–216 мкм (в среднем 400 × 210 мкм). Оболочка его состоит из двух слоев. Внутренний слой, более тонкий, толщиной 0.6 мкм, электронно-плотный, предположительно имеет мышечную природу. Наружный слой оболочки, толщиной 2.1 мкм,

представлен рыхло организованными волокнами межклеточного материала, которые имеют едва заметную поперечную исчерченность (рис. 2А, 2С).

От каждого семенника идет отдельный семяпровод (vas efferens) (рис. 2С). В составе стенки семяпровода определяются три слоя. Внутренний слой, обращенный к просвету семяпровода, толщиной 0.6 мкм, представляет собой вакуолизованную мускулатуру с многочисленными тонкими отростками, которые направлены в просвет семяпровода и между которыми наблюдаются сперматозоиды (2С). Средний слой стенки семяпровода, толщиной 0.7 мкм, образован филаментами межклеточного материала. Структурно этот слой напоминает наружный слой оболочки семенника. Третий слой стенки семяпровода представлен мышечной тканью, которая на его начальном участке представлена отдельными мелкими образованиями, но затем их протяженность увеличивается, и слой становится сплошным, достигая 2.1 мкм в толщину, а на его наружной поверхности располагается рыхлый слой межклеточного материала, толщиной 0.5 мкм. В стенке семяпровода мы обнаружили одно ядро вытянутой формы, размерами 41 × 11.5 мкм, с одним ядрышком, диаметром 8.6 мкм (рис. 2В). После проникновения в генитальную оболочку семяпроводы сливаются в единый проток (vas deferens).

Цементные железы, размерами в среднем 210 × 140 мкм, располагаются позади семенников и окрашиваются на гистологических препаратах в более яркий красно-оранжевый цвет, на полутонких срезах – в ярко-синий. На одном срезе мы могли наблюдать до шести цементных овальных желез, слегка деформированных от взаимного сдавливания (рис. 1А, 3А). Каждая из желез организована в виде симпласта и включает до семи-восьми ядер, диаметром до 15 мкм (рис. 3А), располагающихся преимущественно по периферии железы. Цитоплазма желез на электронных микрофотографиях выглядит как относительно гомогенная масса умеренной электронной плотности с небольшими уплотнениями (рис. 3С, 3D). Секрет в виде электронно-плотных слегка угловатых гранул, диаметром около 1 мкм, образует скопления до нескольких десятков на срезе (рис. 3D).

Каждая цементная железа окружена двухслойной оболочкой. Ее внутренний слой окружает железу полностью и представлен рыхлой хлопьевидной субстанцией, напоминающей межклеточный материал (рис. 3С, 3D). Внешний слой оболочки более плотный, не сплошной и выявляется в виде узких протяженных участков мышечной ткани, с поверхностью которых связаны элементы межклеточного материала (рис. 3С).

Протоки цементных желез (рис. 1А) проникают в генитальную оболочку, расширяются, обра-

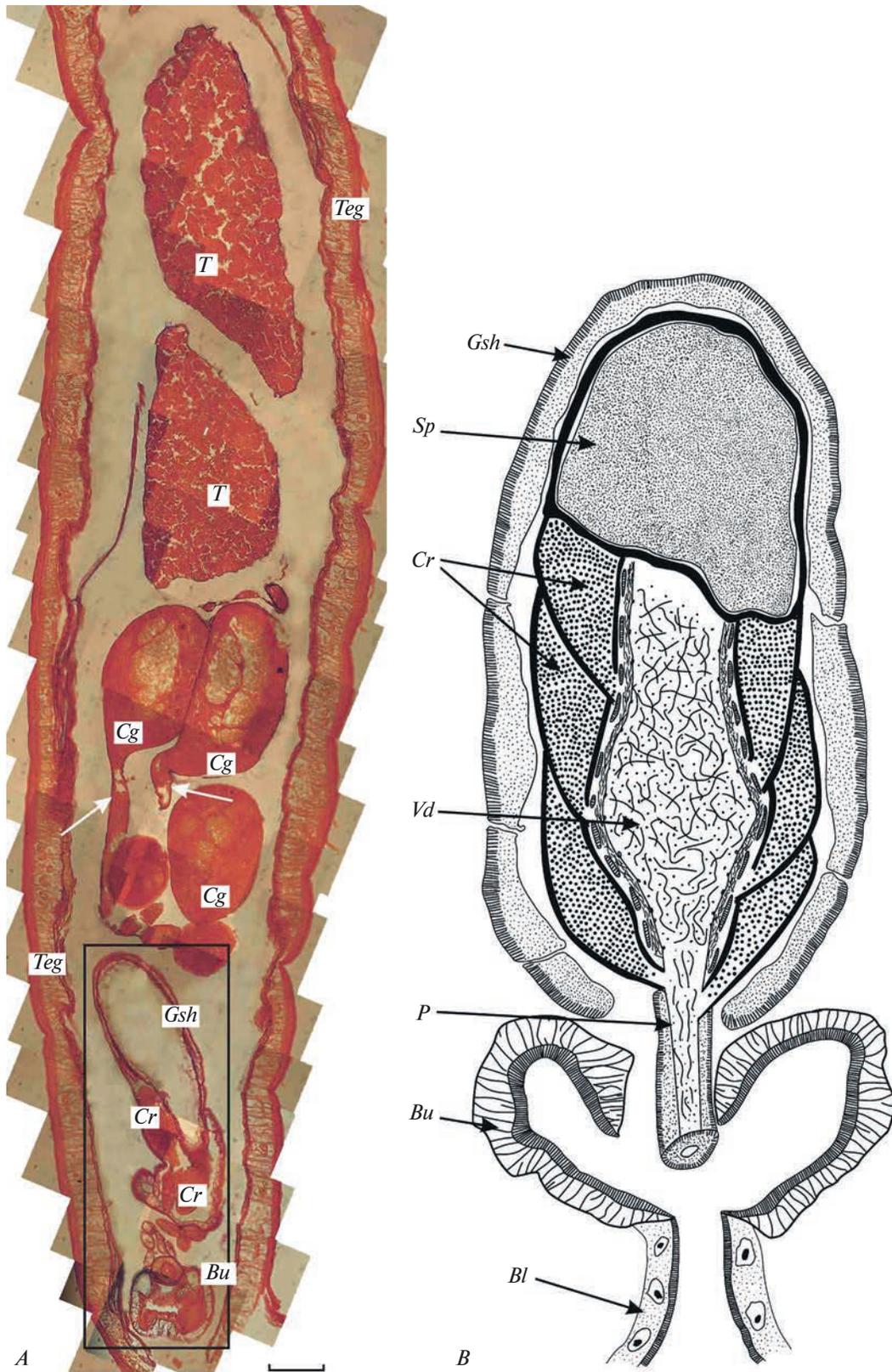


Рис. 1. Общий вид мужской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. *A* – световая микроскопия. Масштаб 100 мкм; *B* – обобщенная схема задней трети мужской половой системы, выделенной прямоугольником на рис. 1*A*. *Bl* – нижняя часть бурсы, *Bu* – верхняя часть бурсы, *Cg* – цементные железы, *Cr* – цементные резервуары, *Gsh* – генитальная оболочка, *P* – пенис, *Sp* – сумка Сэффтигена, *T* – семенники, *Teg* – тегумент, *Vd* – vas deferens. Белыми стрелками показаны протоки цементных желез.

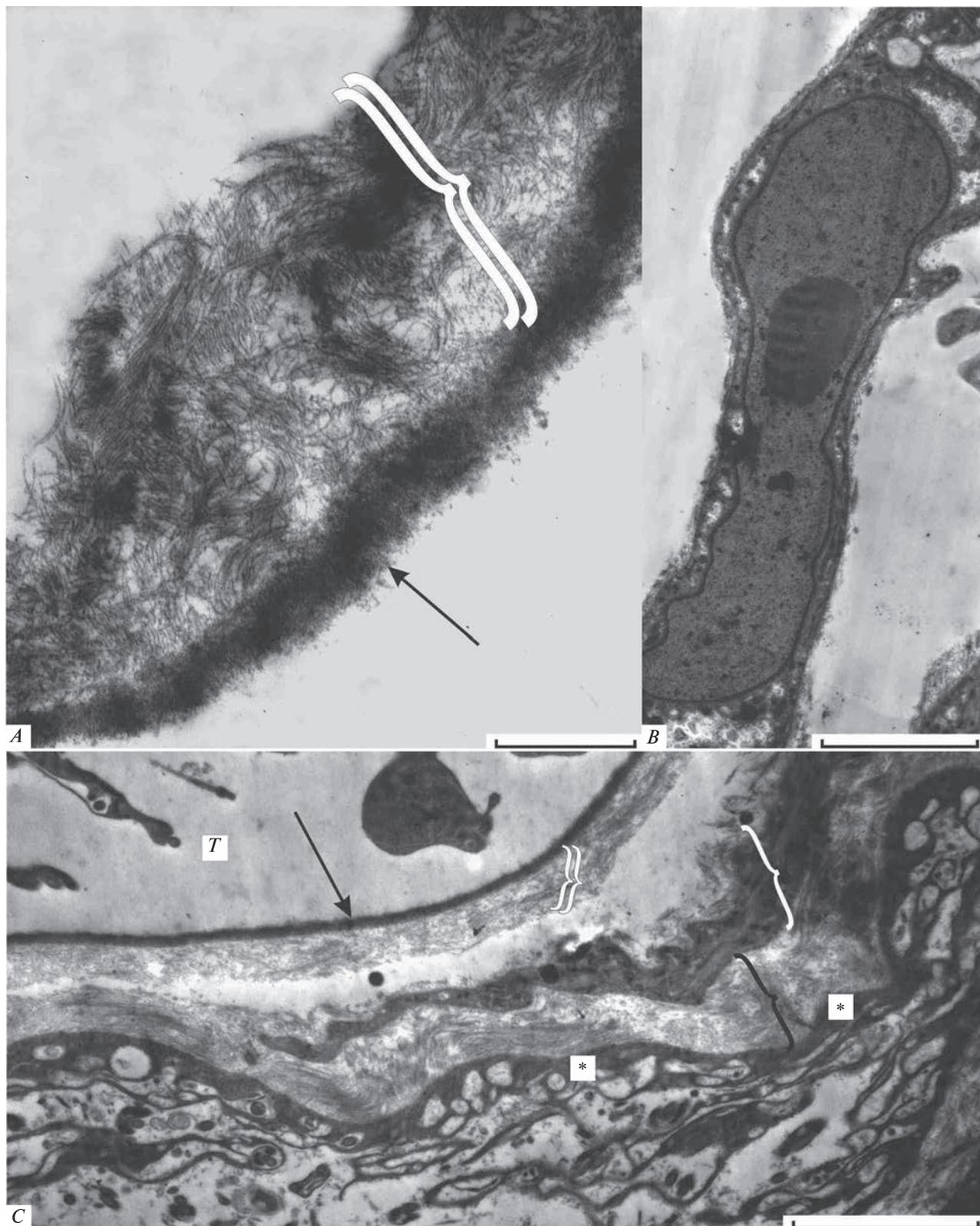


Рис. 2. Семявыводящие пути скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. Электронная микроскопия. *A* – оболочка семенника, *B* – ядро в стенке семяпровода (vas efferens), *C* – семяпровод (vas efferens). Стрелкой показан внутренний слой оболочки семенника. Двойной белой скобкой обозначен внешний слой оболочки семенника, белой скобкой – внешний слой стенки семяпровода, черной – средний слой стенки семяпровода, звездочками – внутренний слой стенки семяпровода. Масштаб, мкм: *A* – 1, *B* – 10, *C* – 5.

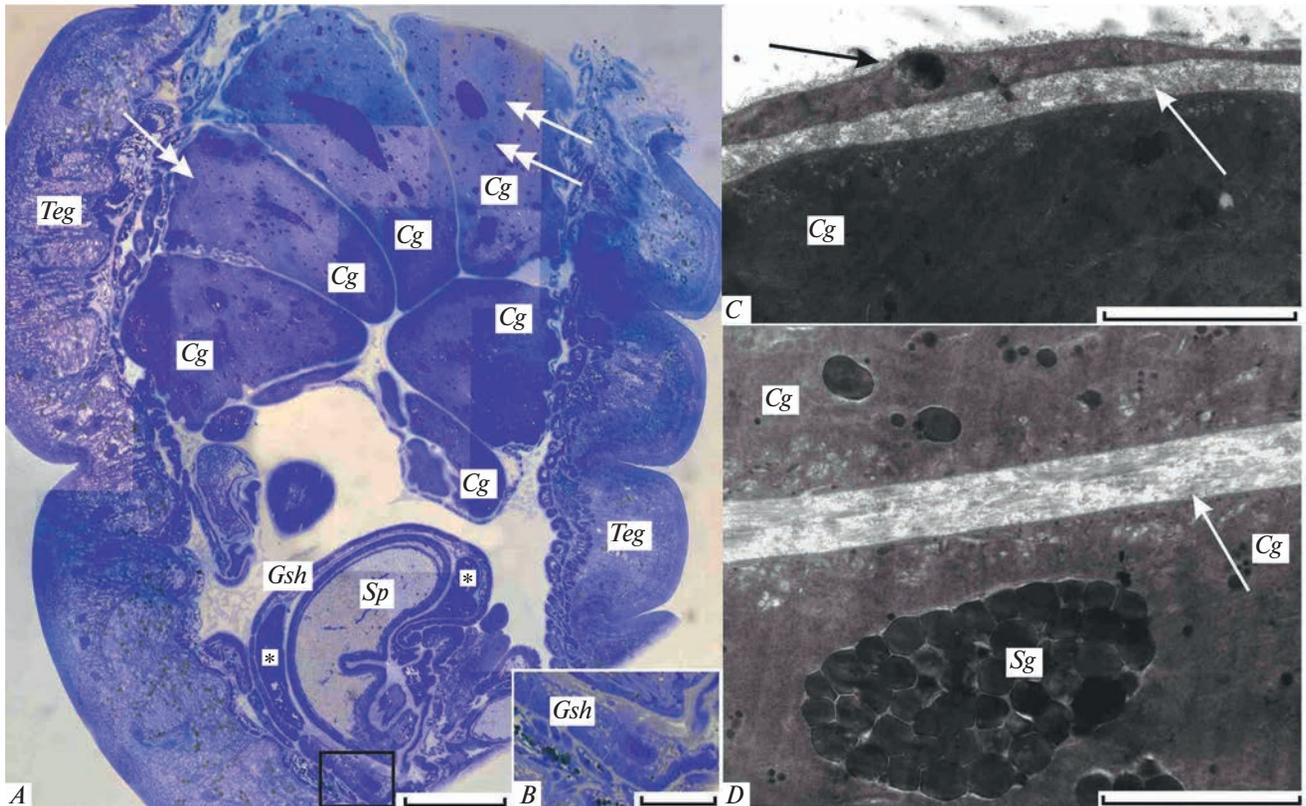


Рис. 3. Цементные железы самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. *A* – общий вид (световая микроскопия); *B* – ядро в цитоплазматическом слое генитальной оболочки (фрагмент рис. 3*A*, выделенный прямоугольником); *C*, *D* – цементные железы (электронная микроскопия). *Cg* – цементные железы, *Gsh* – генитальная оболочка, *Sg* – секреторные гранулы, *Sp* – сумка Сэффтигена, *Teg* – тегумент. Звездочкой обозначены цементные резервуары, черной стрелкой показан внешний слой оболочки цементной железы, белыми стрелками – внутренний слой. Белыми стрелками с двойным наконечником показаны ядра в цементных железах. Масштаб, мкм: *A* – 50, *B* – 20, *C* – 5, *D* – 10.

зую цементные резервуары, диаметром до 85 мкм, и открываются в пенис. Резервуары полностью заполнены гранулами секрета за исключением небольших просветов (рис. 1*A*, 3*A*, 4*A*, 4*E*).

Большая часть органов задней трети репродуктивной системы, располагающихся позади цементных желез (протоки цементных желез, общий семяпровод (vas deferens) с семенным пузырьком, сумка Сэффтигена и проксимальная часть пениса), окружены генитальной оболочкой (рис. 1*A*, 4*A*). Представляется, что эта оболочка не является сплошной и организована в виде своеобразных “блоков”. В ее дистальной части “блоки” характеризуются меньшей толщиной и большей протяженностью (рис. 4*C*) по сравнению с проксимальной (рис. 4*D*, 4*E*). В каждом “блоке” определяются два слоя: наружный, мышечный, толщиной в среднем 5.3 мкм, и внутренний, цитоплазматический, толщина которого варьирует в широких пределах, на отдельных участках достигая 12.6 мкм (рис. 4*B*–4*E*). Мышечный слой представлен миофиламентами. Миофиламенты имеют типичную для сократительных элементов

скребней организацию (содержат электронноплотные септы, отделяющие группы филаментов друг от друга) и ориентированы в кольцевом направлении. Цитоплазматический слой содержит многочисленные митохондрии; на полутонком срезе в этом слое обнаружено ядро, диаметром 14.2 мкм по большей его оси (рис. 3*B*). Между “блоками” наблюдаются просветы от 0.2 до 1.4 мкм, содержащие рыхлый межклеточный материал (рис. 4*B*, 4*D*, 4*E*). Такой же материал покрывает мембрану, окружающую “блоки”.

Сумка Сэффтигена располагается в верхней части генитальной оболочки и заполнена хлопьевидным материалом умеренной электронной плотности, на полутонких срезах окрашивающимся в бледно-голубой цвет (рис. 3*A*). Стенка сумки сплошная, но, как и стенка генитальной оболочки, двухслойная и образована внешним мышечным и внутренним цитоплазматическим слоями (рис. 4*C*).

Стенка семенного пузырька по своей структуре сходна со стенкой семяпровода, но заметно уступает ей по толщине и также образована моди-

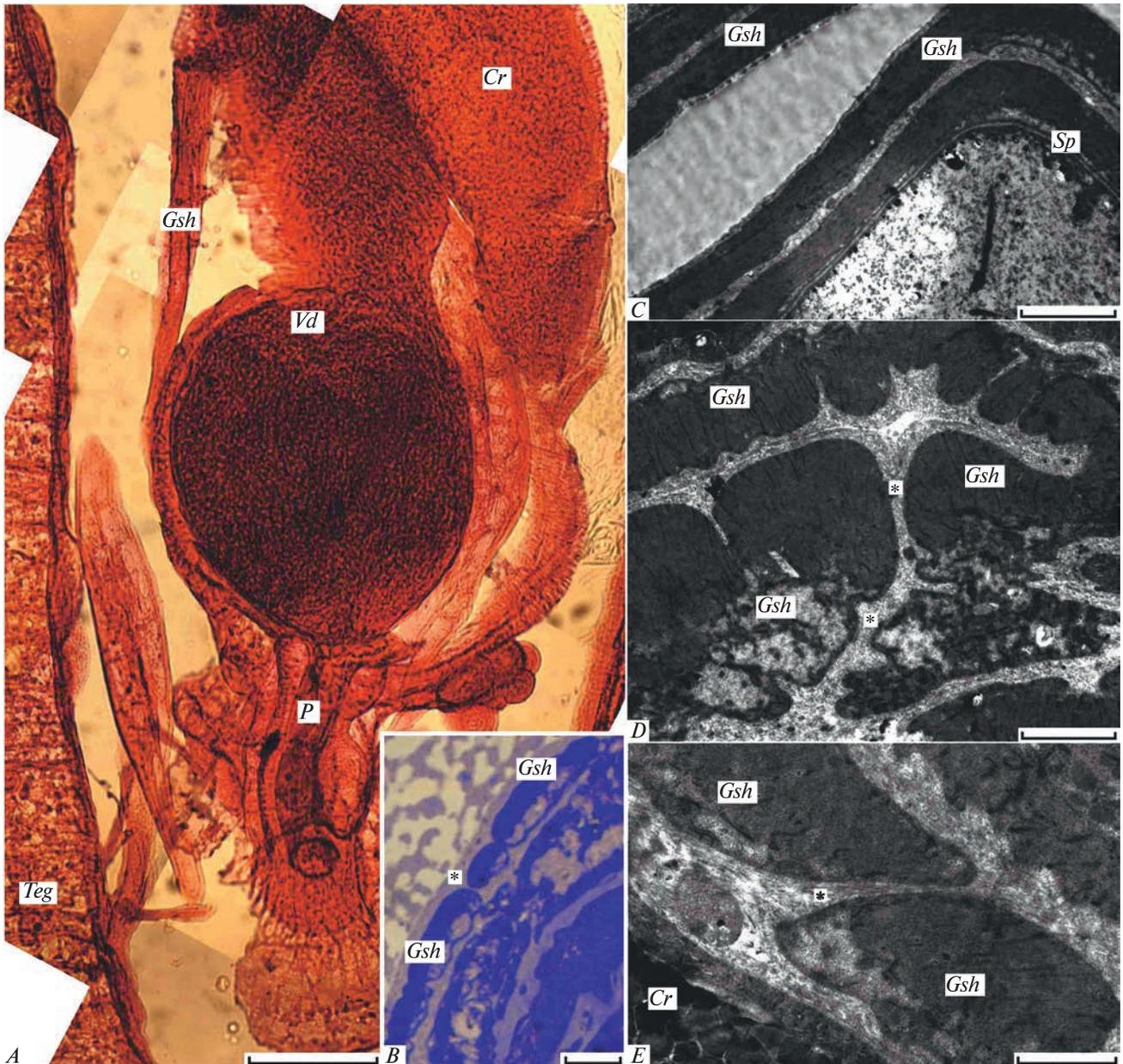


Рис. 4. Генитальная оболочка самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. *A* – общий вид нижней трети мужской половой системы скребня (световая микроскопия, гистологический препарат); *B* – “блоки” генитальной оболочки (световая микроскопия); *C* – верхняя часть генитальной оболочки; *D, E* – “блоки” генитальной оболочки (электронная микроскопия). *Cr* – цементные резервуары, *Gsh* – генитальная оболочка, *P* – penis, *Sp* – сумка Сэффтигена, *Teg* – тегумент, *Vd* – vas deferens. Звездочками показаны промежутки между “блоками” генитальной оболочки. Масштаб, мкм: *A* – 50; *B, C* – 10; *D* – 5; *E* – 2.

фицированной мышечной тканью и межклеточным материалом. Семенной пузырек полностью заполнен сперматозоидами (рис. 5*A*), жгутики которых имеют характерную формулу микротрубочек $9 \times 2 + 2$.

Пенис представляет собой вытянутый канал с мышечной стенкой, в который впадают семяпровод (vas deferens) и протоки цементных желез

(рис. 4*A, 5B*). Этот канал пронизывает верхнюю часть бурсы и открывается в ее полость.

Бурса (копулятивная бурса по: Parshad, Crompton, 1981) является конечным органом мужской половой системы и представляет собой полостной орган, незамкнутый сверху и снизу. Стенки верхней и нижней частей бурсы (термины по: Asaolu, 1981) морфологически различаются. Стенка верхней части бурсы состоит из рыхлой вакуоли-

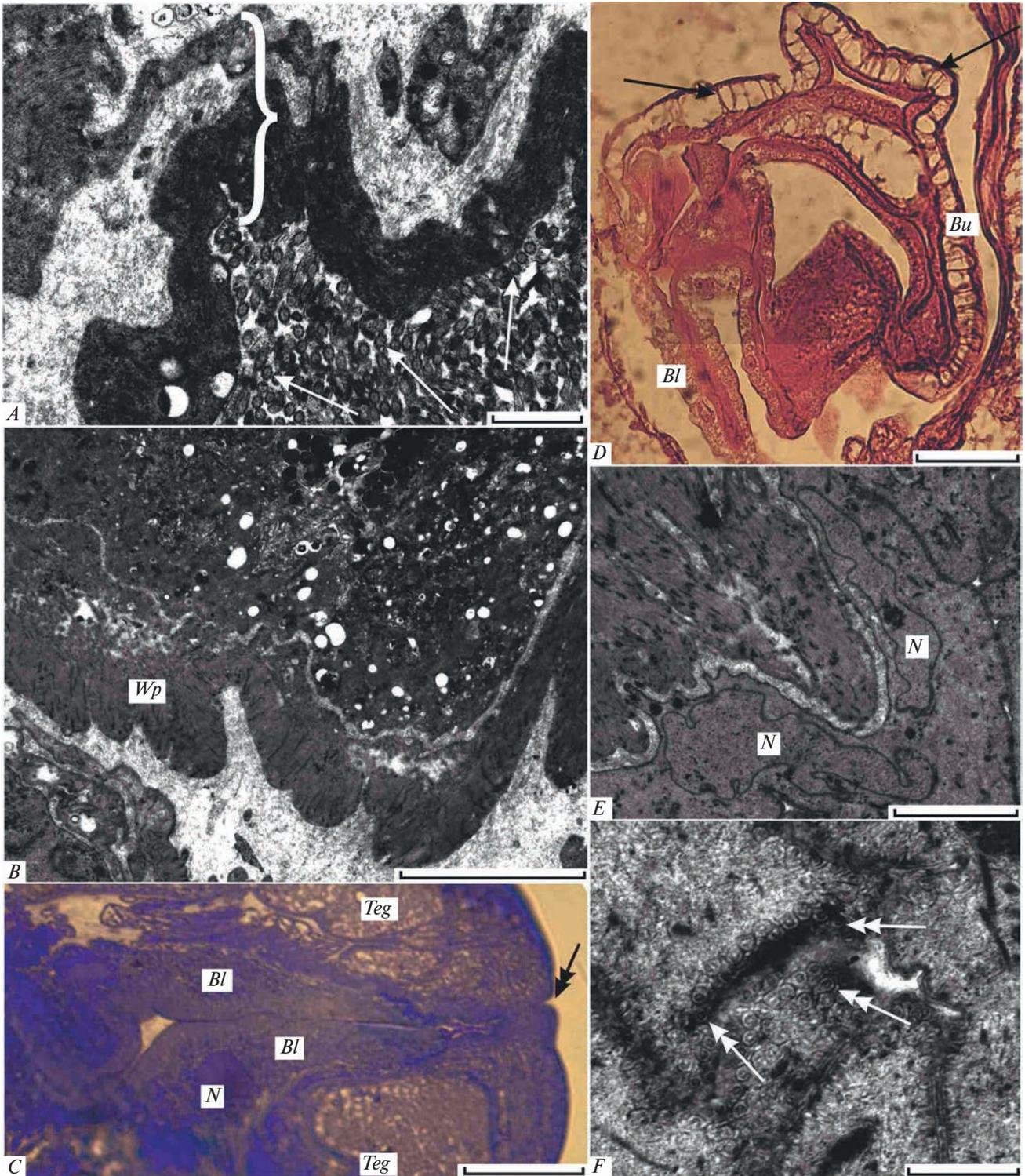


Рис. 5. Органы нижней трети мужской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris*. *A* – стенка семяпровода (vas deferens); *B* – фрагмент пениса; *C, D, E, F* – нижняя часть бурсы на разных увеличениях (*A, B, E, F* – электронная микроскопия; *C* – световая микроскопия; *D* – световая микроскопия, гистологический препарат). *Bl* – нижняя часть бурсы, *Bu* – верхняя часть бурсы, *N* – ядра в нижней части бурсы, *Teg* – тегумент, *Wp* – стенка пениса. Черными оди-нарными стрелками показаны “мышечные стойки” верхней части бурсы, двойными – половое отверстие самца. Бе-лыми одинарными стрелками показаны – поперечные срезы жгутиков сперматозоидов, белыми двойными – попер-ечные срезы предполагаемого поперечно-полосатого слоя стенки бурсы, включающего инвагинаты наружной мем-браны. Белой скобкой обозначена стенка семяпровода (vas deferens). Масштаб, мкм: *A* – 2, *B* – 10, *C* – 20, *D* – 50, *E* – 5, *F* – 1.

зированной ткани, пересеченной многочисленными узкими сгущениями ее содержимого (мышечными “стойками” по: Asaolu, 1981) (рис. 5D). Толщина этой стенки составляет в среднем 18.2 мкм. Стенка нижней части бursy тоньше и не превышает в толщину 15 мкм (рис. 5C, 5D). Она представляет собой модифицированный тегумент, о чем свидетельствуют срезы его поперечно-полосатого слоя, включающего инвагинаты наружной мембраны (рис. 5F), а также многочисленные ядра, по форме и размерам аналогичные ядерным фрагментам тегумента (рис. 5D, 5E). Стенки обеих частей стенки бursy подстилаются узким мышечным слоем.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительные результаты изучения общей морфологии самцов скребней были опубликованы нами ранее (Давыденко, Никишин, 2018, 2018a). Мужская половая система скребня *Acanthocephalus tenuirostris* по своим количественным и качественным характеристикам сходна с таковой других представителей класса Palaeacanthocephala (Петроченко, 1956; Miller, Dunagan, 1985). В ее составе определяются парные семенники, парные семяпроводы (vasa efferentia), которые после проникновения через генитальную оболочку сливаются в единый семяпровод (vas deferens), цементные железы, сумка Сэффтигена, копулятивная bursa и пенис.

Для некоторых скребней, в частности видов рода *Acanthocephalus*, включая и исследованный нами вид, описаны случаи односеменниковости (монорхизма), что рассматривается либо как патология (Петроченко, 1956), либо как результат слияния семенников (Bullock, 1962). В нашем исследовании у всех исследованных самцов обнаружено по два семенника, заключенных в двухслойную оболочку. Внешний слой оболочки является межклеточным материалом, состоящим, предположительно, из коллагеновых волокон, о чем свидетельствует их легкая поперечная исчерченность. Структура внутреннего слоя не определяется. Поскольку у скребней отсутствует соединительная ткань и функцию синтеза межклеточного материала выполняют исключительно клетки мускулатуры (Никишин, 2004), можно предположить, что межклеточный материал оболочки семенника, а также других оболочек органов половой системы синтезируется мышечными элементами, входящими в состав их стенок. Таким образом, внутренний слой оболочки семенников, по всей вероятности, представляет собой модифицированные мышечные элементы. Не удалось подтвердить мнение о том, что оболочка семенника является выростом стенки лигамента, как это бы-

ло отмечено у скребня *Moniliformis moniliformis* (Asaolu, 1981).

Согласно имеющимся данным, сперматозоиды у скребней, представляющих разные классы, различаются по строению, причем основное различие заключается в ультраструктуре жгутика. Так, у представителей класса Eoacanthocephala микротрубочки жгутика организованы по формуле $9 \times 2 + n$, где n варьирует от 0 до 5 (Marchand, Mattei, 1977). У подавляющего большинства видов из двух других классов формула жгутика типичная для “двигательных” ресничек — $9 \times 2 + 2$ (Foata et al., 2012; и др.) за исключением некоторых представителей видов *Illiosentis furcatus*, *Pomphorhynchus laevis* и *Leptorhynchoides plagicephalus* (Palaeacanthocephala), у которых центральные микротрубочки единичные или отсутствуют (Marchand, Mattei, 1976; Carcupino, Dezfuli, 1995; Foata et al., 2004, 2012a). У исследованных нами скребней микротрубочки организованы по формуле $9 \times 2 + 2$, характерной для большинства Palaeacanthocephala. При этом в ряде публикаций в формуле жгутиков или ресничек не указывается, что периферические элементы состоят из двойных трубочек, и это, на наш взгляд, может привести к путанице.

При изучении мужской половой системы скребней особое внимание исследователей привлекали цементные железы и продуцируемый ими секрет (Dezfuli, 2000; Dezfuli et al., 1998, 2001). Количество цементных желез является родовым признаком и, согласно литературным данным (Van Cleave, 1949), для рода *Acanthocephalus* оно равно шести. Наши исследования подтверждают этот факт. Все цементные железы организованы в виде симпластов, и в этом отношении они сходны с железами взрослых скребней *Acanthocephalus anguillae* (Dezfuli et al., 2001) и *Pomphorhynchus laevis* (Dezfuli et al., 1998, 1999). Во всех этих случаях, а также у исследованных нами скребней ядра цементных желез характеризуются значительными размерами, тем не менее некоторые авторы рассматривают эти ядра как ядерные фрагменты (Dezfuli et al., 1998). В то же время в цементных железах исследованных скребней мы не обнаружили признаков дегенерации ядер, которые были отмечены у других видов (Dezfuli et al., 1998, 2001).

При этом цементные резервуары были полностью заполнены гранулами секрета, что может свидетельствовать о предшествующей интенсивной его выработке. Таким образом, секреторная активность цементных желез у исследованных скребней может быть связана с их возрастом или же носит периодический характер и регулируется по принципу обратной связи.

Согласно данным литературы, цементные железы окружены волокнистой оболочкой, связанной с лигаментом (Asaolu, 1981; Dezfuli et al., 1998, 2001; и др.); при этом авторы не указывают на возможный источник формирования этой оболочки. У исследованных скребней в составе оболочек всех органов мужской половой системы (включая цементные железы), помимо волокнистого (фиброзного) материала, нами обнаружены мышечные элементы. Ранее нами была показана роль субповерхностной мускулатуры скребней в синтезе межклеточного материала (Никишин, 2004). Можно предполагать, что фиброзный материал, обнаруженный в составе оболочек внутренних органов скребней, также образуется именно мышечными элементами, входящими в состав этих оболочек. Однако мы не смогли подтвердить связь оболочек цементных желез, равно как и оболочек других органов половой системы исследованных скребней, с лигаментом. В то же время отрицать эту связь также нет оснований, поскольку лигамент, как было показано на ультратонком уровне, содержит в своем составе мышечные элементы (Кусенко, Никишин, 2017). В оболочках цементных желез исследованных скребней мышечный компонент представлен протяженными группами миофиламентов неопределенного направления.

Особый интерес представляет морфология генитальной оболочки. В имеющейся у нас литературе отсутствуют сведения о тонкой морфологии генитальной оболочки у представителей класса Palaeacanthocephala. У *Moniliformis moniliformis* (Archiacanthocephala) генитальная оболочка представляет собой стенку из кольцевых мышц с включением “крупных вакуолярных пространств” (Asaolu, 1981). У исследованных нами скребней генитальная оболочка образована крупными “блоками”, окруженными рыхлым межклеточным материалом. Каждый “блок” включает пучок циркулярных миофиламентов, расположенный в его внешней части, и цитоплазму, занимающую остальную часть “блока”. Отметим, что организация дистальной и проксимальной частей генитальной оболочки несколько различается. Этот факт вскользь упоминается в работе Miller и Dunagan (1985). Возможно, эти различия обусловлены сокращением образующих ее мышц: на имеющихся у нас препаратах мышцы проксимальной части сокращены, тогда как мышцы дистальной части расслаблены. Только в одном из “блоков” было обнаружено ядро, поэтому невозможно определить, является ли ткань, образующая генитальную оболочку, симпластом. Тем не менее состав ее из отдельных элементов (“блоков”) не позволяет рассматривать ее как симпласт или синци-

тий. Такой же вывод был сделан при изучении морфологии матки самок скребней *A. tenuirostris*, описанной нами ранее (Давыденко, Никишин, 2022). Обсуждение функции генитальной оболочки в имеющейся у нас литературе отсутствует. Можно лишь предполагать, что, имея в составе своей стенки относительно мощные мышечные элементы, генитальная оболочка способствует выведению в половые пути содержимого семенного пузырька и резервуаров цементных желез.

Организация стенки бursy у исследованных скребней в целом совпадает с таковой скребня *Moniliformis moniliformis* (Dunagan, Miller, 1978; Asaolu, 1981). Согласно данным этих авторов, стенка бursy образована вакуолизированной мышечной тканью, пересеченной многочисленными “мышечными стойками” (Asaolu, 1981). У исследованных нами скребней мышечные элементы образуют внутренний слой стенки верхней части бursy, тогда как характер вакуолизированной ткани внешнего слоя и пересекающих его полосок материала определить не удалось. Стенка нижней части бursy у исследованных скребней, вероятно, является модифицированным продолжением тегумента, о чем свидетельствуют срезы инвагинатов наружной мембраны, характерных для поперечно-полосатого слоя тегумента. Как и тегумент, стенка нижней части бursy подстилается мышечными элементами.

Полученные результаты подтверждают высказанное ранее мнение о мускулатуре скребней как ткани, которая выполняет не только сократительную функцию, но и синтезирует межклеточный материал (Никишин, 2004). При этом если ранее обе функции связывались с субповерхностной мускулатурой, то полученные здесь результаты позволяют распространить это мнение и на мышечные элементы, входящие в состав органов мужской половой системы. В то же время полученные результаты не позволили подтвердить существующее мнение о симпластической организации тканей внутренних органов скребней (Вестхайде, Ригер, 2008). Необходимы дальнейшие специальные исследования с целью проверки и уточнения этого мнения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме: “Гельминты в биоценозах северо-восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика” № регистрации: 1021060307693-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вестхайде В., Ригер Р., 2008. Зоология беспозвоночных. Т. 2: от артропод до иглокожих и хордовых. М.: Товарищество научных изданий КМК. 422 с.
- Давыденко Т.В., Никишин В.П., 2018. Организация женской и мужской половых систем скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Труды центра паразитологии. "Биоразнообразие паразитов". М.: Товарищество научных изданий КМК. Т. L. С. 78–80.
- Давыденко Т.В., Никишин В.П., 2018а. Первые данные о половой системе самца скребня *Acanthocephalus tenuirostris* // Материалы VI Съезда Паразитологического общества: Международная конференция "Современная паразитология – основные тренды и вызовы". Санкт-Петербург. С. 70.
- Давыденко Т.В., Никишин В.П., 2022. Особенности тканевой организации женской половой системы скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida) // Зоологический журнал. Т. 101. № 9. С. 963–974.
- Кусенко К.В., Никишин В.П., 2017. Тканевая организация лигамента скребня *Neoechinorhynchus beringianus* (Mikhailova et Atrashkevich, 2008) (Acanthocephala, Eoacanthocephala) // Биология внутренних вод. № 2. С. 25–29.
- Никишин В.П., 2004. Субповерхностная мускулатура скребней (Acanthocephala) и ее роль в образовании межклеточного материала // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 716–731.
- Петроченко В.И., 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 1. М.: Издательство Академии наук СССР. 436 с.
- Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Скопец М.Б., Грунин С.И., 2005. Морские и пресноводные рыбы Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Отв. ред. Черешнев И.А. Владивосток: Дальнаука. С. 545–575.
- Asaolu S.O., 1981. Morphology of the reproductive system of male *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) // Parasitology. V. 82. P. 297–309.
- Bullock W.L., 1962. A new species of *Acanthocephalus* from New England fishes with observations on variability // Journal of Parasitology. V. 48. P. 442–451.
- Carcupino M., Dezfuli B.S., 1995. Ultrastructural study of mature sperm of *Pomphorhynchus laevis* Müller (Acanthocephala: Palaeacanthocephala), a fish parasite // Invertebrate Reproduction and Development. V. 28. № 1. P. 25–32.
- Dezfuli B.S., 2000. Study of cement apparatus, cement production and transportation in adult male *Neoechinorhynchus ritili* (Acanthocephala, Eoacanthocephala) // Parasitology Research. V. 86. № 10. P. 791–796.
- Dezfuli B.S., Onestini S., Carcupino M., Mischiati C., 1998. The cement apparatus of larval and adult *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala: Palaeacanthocephala) // Parasitology. V. 116. P. 437–447.
- Dezfuli B.S., Capuano S., Pironi F., Mischiati C., 1999. The origin and function of cement gland secretion in *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) // Parasitology. V. 119. P. 649–653.
- Dezfuli B.S., Simoni E., Mischiati C., 2001. The cement apparatus of larval and adult *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala), with notes on the copulatory cap and origin of gland secretion // Parasitology Research. V. 87. № 4. P. 199–305.
- Dunagan T.T., Miller D.M., 1978. Muscles of the reproductive system of male *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala) // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. V. 45. P. 69–76.
- Foata J., Dezfuli B.S., Pinelli B., Marchand B., 2004. Ultrastructure of spermiogenesis and spermatozoon of *Leptorhynchoides plagicephalus* (Acanthocephala, Palaeacanthocephala), a parasite of the sturgeon *Acipenser naccarii* (Osteichthyes, Acipenseriformes) // Parasitology Research. V. 93. № 1. P. 56–23.
- Foata J., Quilichini Y., Dal Pos N., Greani S., Marchand B., 2012. Ultrastructural study of spermiogenesis and the spermatozoon *Acanthocephaloides incrassatus* (Molin, 1858) (Acanthocephala, Palaeacanthocephala, Arhythmacanthidae) from *Anguilla anguilla* (Pisces, Teleostei) in Urbano ponds (Corsica Island) // Parasitology Research. V. 111. P. 271–281.
- Foata J., Quilichini Y., Justine J.-L., Bray R.A., Marchand B., 2012a. Ultrastructural study of spermiogenesis and the spermatozoon of *Cavisoma magnum* (Southwell, 1927) (Acanthocephala, Palaeacanthocephala, Cavisomidae), from *Siganus lineatus* (Pisces, Teleostei, Siganidae) (Valenciennes, 1835) in New Caledonia // Micron. V. 43. P. 141–149.
- Kaiser J., 1893. Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung // Bibliotheca Zoologica. V. 11. № 3. 148 p.
- Marchand B., Mattei X., 1976. Preceded flagelles spermiques dans les spheres ovariennes des Eoacanthocephales // Journal of Ultrastructure Research. V. 56. № 3. P. 331–338.
- Marchand B., Mattei X., 1977. La spermatogenèse des Acanthocephales: III. Formation du dérivé centriolaire au cours de la spermiogenèse de *Serrasentis socialis* Van Cleave, 1924 (Paleacanthocephala, Gorgorhynchida) // Journal of Ultrastructure Research. V. 59. № 3. P. 263–271.
- Miller D.M., Dunagan T.T., 1985. Functional morphology // Biology of the Acanthocephala. Cambridge: Cambridge University Press. P. 73–123.
- Parshad V.R., Crompton D.W.T., 1981. Aspects of acanthocephalan reproduction // Advances in Parasitology. V. 19. P. 73–138.
- Van Cleave H.J., 1949. Morphological and phylogenetic interpretation of the cement glands in the Acanthocephala // Journal of Morphology. V. 84. P. 427–457.

**TISSUE ORGANIZATION OF THE MALE REPRODUCTIVE SYSTEM
OF THE ACANTHOCEPHALAN, *ACANTHOCEPHALUS TENUIROSTRIS*
(PALAEACANTHOCEPHALA, ECHINORHYNCHIDA)**

T. V. Davydenko^{1, *}, V. P. Nikishin^{1, **}

¹*Institute of the Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Portovaya Str. 18, Magadan, 685000 Russia*

**e-mail: sasha17@mail.ru*

***e-mail: nikishin@ibpn.ru*

Histological and electron microscopic studies of the male reproductive system of the acanthocephalan, *Acanthocephalus tenuirostris* show that its organization and structure are generally similar to those characteristic of representatives of the class Palaeacanthocephala. In its composition, paired testes with sperm ducts, which are combined into a common vas deferens, six cement glands, Sefftigen's pouch, a copulatory bursa and a penis are identified. The distal part of the vas deferens, Sefftigen's pouch, the bursa and the base of the penis are surrounded by the genital sheath. The shells of the organs of the reproductive system are shown to be formed by fragments of muscle tissue immersed into fibrous intercellular material, which most likely is a derivative of muscle tissue. The most powerful muscle bundles were found in the genital sheath. It appears impossible to confirm the existing opinion concerning a symplastic organization of the organs of the reproductive system in male acanthocephalans.

Keywords: anatomy, testes, cement glands, Acanthocephalus tenuirostris

УДК 595.4

TWO NEW SPECIES OF ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA) FROM MEXICO

© 2023 г. S. G. Ermilov*

Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Received July 5, 2023

Revised July 27, 2023

Accepted August 9, 2023

Based on adults collected from leaf litter of a secondary semi-evergreen tropical forest in Mexico, two new oribatid mites (Oribatida) are described: *Epilohmannia mexicana* sp. n. (Epilohmanniidae) and *Plateremaeus bifurcatus* sp. n. (Plateremaeidae).

Keywords: *Epilohmannia*, *Plateremaeus*, morphology, taxonomy, Neotropical Region

DOI: 10.31857/S0044513423110053, **EDN:** HMORCC

The oribatid mite (Acari, Oribatida) fauna of Mexico is insufficiently studied (e.g., Palacios-Vargas, Iglesias, 2004; Vázquez-González et al., 2016; Subías, Shtanchaeva, 2021). During a taxonomic identification of species from the families Epilohmanniidae and Plateremaeidae collected from Mexico, I found two new species belonging to the genera *Epilohmannia* Berlese 1910 and *Plateremaeus* Berlese 1908. The main goal of this paper is to describe these new species.

Epilohmannia was proposed by Berlese (1916), with *Lohmannia cylindrica* Berlese 1904 as type species. At present, the genus comprises 47 species and nine subspecies, which have a cosmopolitan distribution except the Antarctic region (Subías, 2022, online version 2023; Liu et al., 2023). Subías (2022) included the subgenus *Neoepilohmannia* Bolen et McDaniel 1989 (species with aggenital neotrichy) into *Epilohmannia*. The main generic traits were summarized by Wallwork (1962), Shtanchaeva (1996), and Corpuz-Raros (2010). The identification keys to selected species of *Epilohmannia* were provided by Bayoumi and Mahunka (1976), Shtanchaeva (1996), Balogh and Balogh (2002), Akrami and Bayartogtokh (2022).

Plateremaeus was proposed by Berlese (1908), with *Damaeus ornatissimus* Berlese 1888 as type species. At present, the genus comprises 10 species, which are distributed in the Tropical and Subtropical areas (Ermilov, Yurtaev, 2023). The main generic traits were summarized by Paschoal (1987). An identification key to the known species of *Plateremaeus* was provided by Ermilov and Yurtaev (2023).

Prior to this study, three species of *Epilohmannia* and four species of *Plateremaeus* had been recorded from Mexico (Palacios-Vargas, Iglesias, 2004; Vázquez-

González et al., 2016; Subías, 2022, online version 2023): *E. lenkoi* Balogh, Mahunka 1977; *E. minuta* Berlese 1920; *E. sculpturata* Balogh, Mahunka 1980; *P. berleseii* Balogh, Mahunka 1978; *P. costulatus* Balogh, Mahunka 1978; *P. ornatissimus* (Berlese 1888); and *P. sedovi* Ermilov, Yurtaev 2023.

METHODS

Observation and documentation. For measurement and illustration, specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides. All measurements are in micrometers. Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster; other structures were oriented to avoid parallax errors. Notogastral width refers to the maximum width in dorsal aspect. Setal lengths were measured perpendicular to their long axes, accounting for curvature. Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu-tibia-tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica DM 2500 light microscope.

Terminology and conventions. Morphological terminology used herein mostly stems from the following papers on Epilohmanniidae and Plateremaeidae (e.g., Aoki, 1965; Norton et al., 1978; Ermilov, Starý, 2021; Ermilov, Yurtaev, 2023). Leg setal nomenclature follows Norton (1977); for overview see Norton and Behan-Pelletier (2009).

Abbreviations. *Prodorsum*: *P* = propodolateral apophysis; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial setae, respectively. *Notogaster*: *c*, *d*, *e*, *f*, *lp*, *h*, *p* = setae; *ia*, *im*, *ip*, *ips* = notogastral lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. *Gnathosoma*: *a*, *m*, *h* = subcapitular

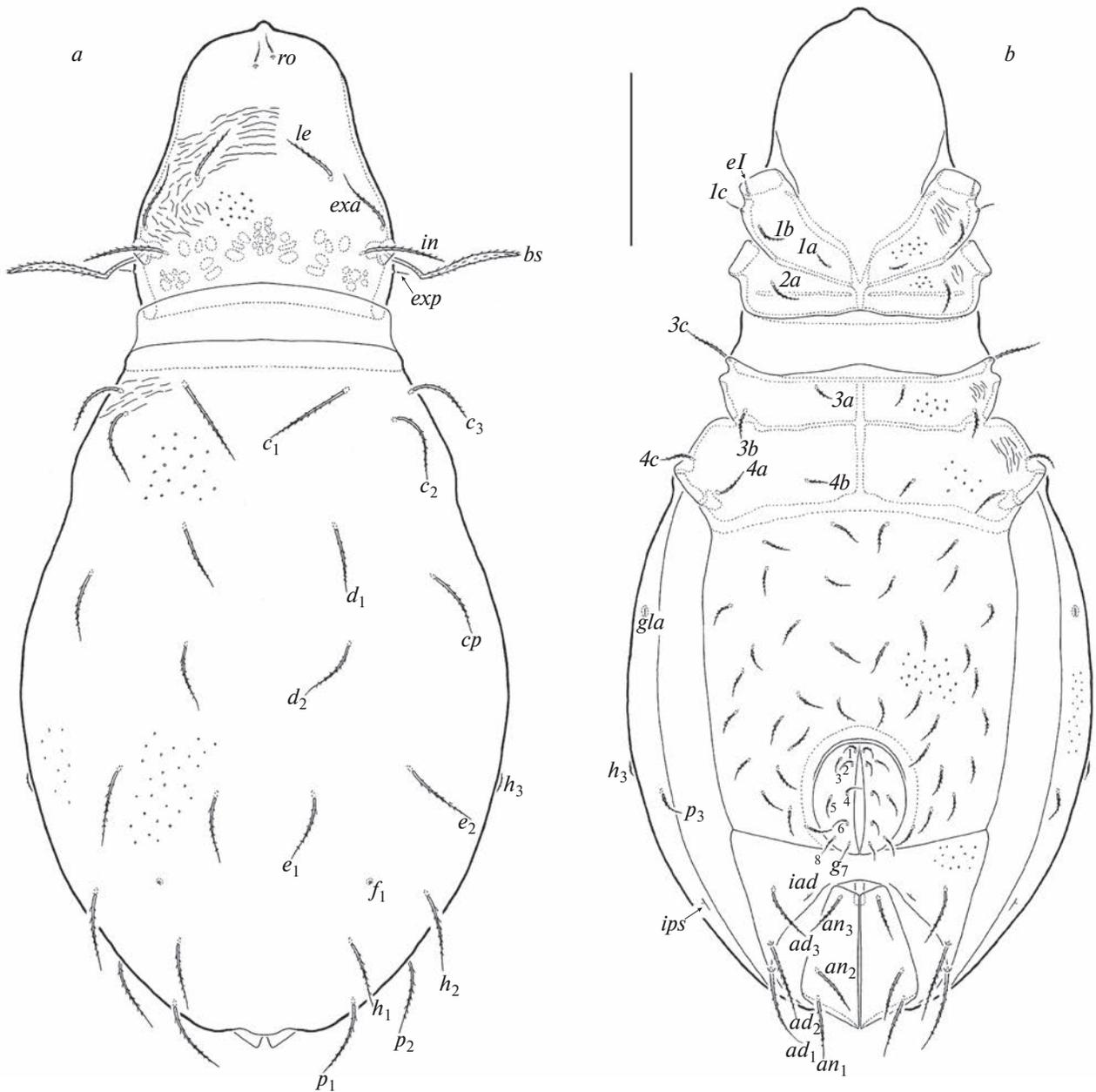


Fig. 1. *Epilohmannia mexicana* sp. n., adult (not shown: gnathosoma, legs): a – dorsal view, b – ventral view. Scale bar 100 μ m.

setae; *or* = adoral seta; *d*, *l*, *sup*, *inf*, *cm*, *acm*, *ul*, *su*, *vt*, *lt* = palp setae; ω = palp solenidion; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a–1j*, *2a–2g*, *3a–3g*, *4a–4k* = epimeral setae; *eI* = supracoxal seta; *Sp* = posterior tubercle of parastigmatic enantiophysis; *dis* = discidium. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, ag-genital, anal, and adanal setae, respectively; *ian*, *iad* = anal and adanal lyrifissure, respectively. *Legs*: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, and tarsus, respectively; *d*, *l*, *v*, *bv*, *ev*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = setae; ω , σ , φ = solenidia.

TAXONOMY

Epilohmannia mexicana Ermilov sp. n. (Figs 1, 2)

Material. Holotype (♀) and one paratype (♀): Mexico, 20°41'20.3" N, 87°02'54.3" W, Quintana Roo, Municipio de Solidaridad, vicinities of Playa del Carmen, leaf litter under trees and bushes in secondary semi-evergreen tropical forest (unknown data and collector; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

The holotype and one paratype are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of



Fig. 2. *Epilohmannia mexicana* sp. n., adult: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – palp, left, antiaxial view; *c* – chelicera, right, antiaxial view; *d* – leg I, right, antiaxial view; *e* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar, μm : *a*–*c* – 20; *d*, *e* – 50.

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Epilohmannia mexicana* sp. n.

| Leg | Tr | Fe | Ge | Ti | Ta |
|-----|----------|----------------------------|--------------------------------|--------------------------|---|
| I | v' | $d, l'_a, l'_b, (v), bv''$ | $(l), (v), \sigma', d\sigma''$ | $(l), l''_b, (v), d\phi$ | $(ft), (tc), (p), (u), (a), s, (pv), (v_1), (v_2), (pl), (l), l''_b, \varepsilon, \omega_1, \omega_2, \omega_3$ |
| II | v' | $d, l'_a, l'_b, (v), bv''$ | $(l), (v), d\sigma$ | $(l), l''_b, (v), d\phi$ | $(ft), (tc), (u), (a), s, (pv), (v), (l), \omega_1, \omega_2$ |
| III | l', v' | d, l', ev' | $(l), (v), d\sigma$ | $(l), (v), d\phi$ | $(ft), (tc), (u), (a), s, (pv), (v)$ |
| IV | l', v' | d, l', ev' | $l', (v), d\sigma$ | $(l), (v), d\phi$ | $(ft), (tc), (u), (a), s, (pv)$ |

Notes. Roman letters refer to normal setae (except ε – famulus); Greek letters refer to solenidia; $d\phi$ and $d\sigma$ – seta and solenidion coupled; single prime (') designates seta on the anterior and double prime (") – seta on the posterior side of a given leg segment; parentheses refer to a pair of setae.

Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body length: 615–645. Body surface sparsely foveolate; additionally, median and lateral surfaces of prodorsum striate. Rostral seta short, setiform, roughened; lamellar, interlamellar and anterior exobothridial setae medium-sized, setiform, barbed; posterior exobothridial seta short, needleform; bothridial seta long, with slightly observed fusiform head, barbed. Notogastral setal alveolus f_1 present, the remaining setae setiform, barbed (h_3 shortest, p_3 short, other setae medium-sized). Palp trochanter + femur + genu + tibia with two setae, tarsus with seven setae. Epimeral and anogenital setae setiform, barbed; 19 pairs of aggenital setae.

Description. Measurements. Body length: 645 (holotype), 615 (paratype); body width: 300 (holotype), 285 (paratype).

Integument. Body color medium brown. Surface densely microporose and sparsely foveolate; additionally, median and lateral surfaces of prodorsum, anterolateral surface of notogaster, lateral surface of all epimeres, and anterodorsal surface of chelicera with striae.

Prodorsum. Rostrum protruding, narrowly rounded. Rostral seta (15) setiform, thin, roughened; lamellar (45–52), interlamellar (82–86) and anterior exobothridial (45–49) setae setiform, barbed; posterior exobothridial seta (11) needleform; bothridial seta (90–94) with slightly observed fusiform head, barbed.

Notogaster. Notogastral seta f_1 represented by alveolus, other setae (h_3 : 11; p_3 : 19–22; c_1, c_2, c_3 : 49–52; others: 41–45) setiform, barbed.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 124 × 101; subcapitular setae (26–30) setiform, barbed; adoral seta or_1 (26–30) bifurcate, barbed; or_2 (26–30) and or_3 (34–37) setiform, barbed. Palp length: 67; trochanter, femur, genu, and tibia fused, with two setae; genutibial suture completely absent; tarsus with seven setae and one solenidion; postpalpal seta (4) spiniform. Cheli-

cera length: 139; seta *cha* (6) needleform, *chb* (22) setiform, smooth.

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral setal formula: 3–1–3–3; setae (*3c*: 32–34; *1a, 1c, 2a, 3a*: 11–15; others: 19–26) setiform, barbed. Supracoxal seta (7) simple.

Anogenital region. Genital (17–19), aggenital (19–22), anal (an_1, an_2 : 34–37; an_3 : 28–30), and adanal (ad_1, ad_2 : 45–49; ad_3 : 37–41) setae setiform, barbed; *3c* inserted on strong tubercle; 19 pairs of aggenital setae.

Legs. Claw of pretarsi large, slightly barbed dorsally, with small ventral spine at base. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–6–5–6–23) [2–1–3], II (1–6–5–6–15) [1–1–2], III (2–3–5–5–13) [1–1–0], IV (2–3–4–5–11) [1–1–0]; homologues of setae and solenidia indicated in Table 1. Famulus spiniform, inserted posterolaterally to solenidion ω_1 ; both setae *p* absent on tarsi II–IV; solenidia ω_1 on tarsus I, ω_1, ω_2 on tarsus II and σ' on genu I bacilliform, ω_3 on tarsus I rod-like, other solenidia setiform or subflagellate.

Remarks. In having strong aggenital neotrichy (more than 10 pairs) *Epilohmannia mexicana* sp. n. is similar to the following species: *E. crassisetosa* Ermilov et Anichkin 2012; *E. jacoti* Liu et J. Chen 2023; *E. maurii* Fernández 1978; *E. ovata* Aoki 1961; *E. pilosa* Li et Chen 1990; *E. taeda* (Bolen et McDaniel 1989); and *E. vicina* Fujikawa 2008. However, the new species differs from the previously known ones in the presence of striae on the median and lateral surfaces of the prodorsum.

Etymology. The species name (*mexicana*) refers to the country of origin, Mexico.

***Plateremaeus bifurcatus* Ermilov sp. n.**
(Figs 3, 4)

Material. Holotype (δ) and six paratypes ($\delta\delta$): Mexico, 20°41'26.2" N 87°03'35.9" W, Quintana Roo, Municipio de Solidaridad, vicinities of Playa del Carmen, leaf litter under trees and bushes in secondary semi-evergreen tropical forest (unknown data and col-

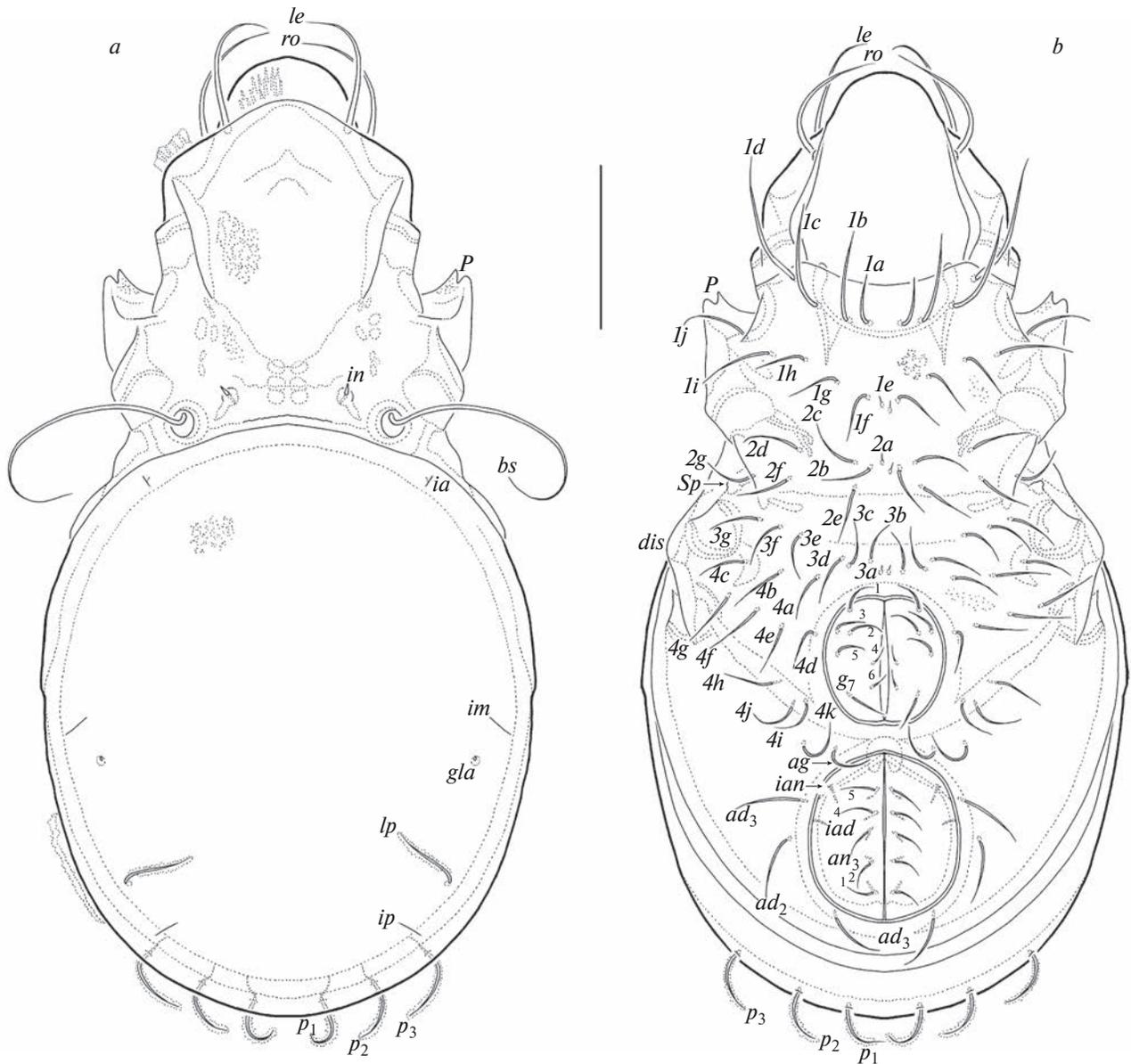


Fig. 3. *Plateremaeus bifurcatus* sp. n., adult (not shown: gnathosoma, legs): a – dorsal view, b – ventral view. Scale bar 100 μ m.

lector; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

The holotype and six paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body length: 570–600. Cerotegument thick, comprising microgranular, bacillar and shortly filamentous structures; surface with dense granulate microsculpturing. Prodorsal enantiophysis absent. Propodolateral apophysis bifurcate. Bothridial seta very long, subflagellate. Notogaster with four pairs of setiform, indistinctly roughened setae (*lp*, *p*₁,

*p*₂, *p*₃). Epimeral setal formula: 10–7–7–11; setae medium-sized, setiform, indistinctly roughened (except minute, needleform *1e*, *2a*, *3a*). Anogenital setae medium-sized (except short medial genital setae) setiform, indistinctly roughened; seven pairs of genital setae present; five or six pairs of anal setae; adanal setae *ad*₂ and *ad*₃ located close to anal aperture. Leg tibiae III, IV with small dorsodistal triangular tooth.

Description. Measurements. Body length: 568 (holotype), 570–600 (paratypes); body width: 315 (holotype), 300–315 (paratypes).

Integument. Body color dark brown. Body and legs covered by thick layer of gel-like cerotegument comprising microgranular, bacillar and shortly filamen-

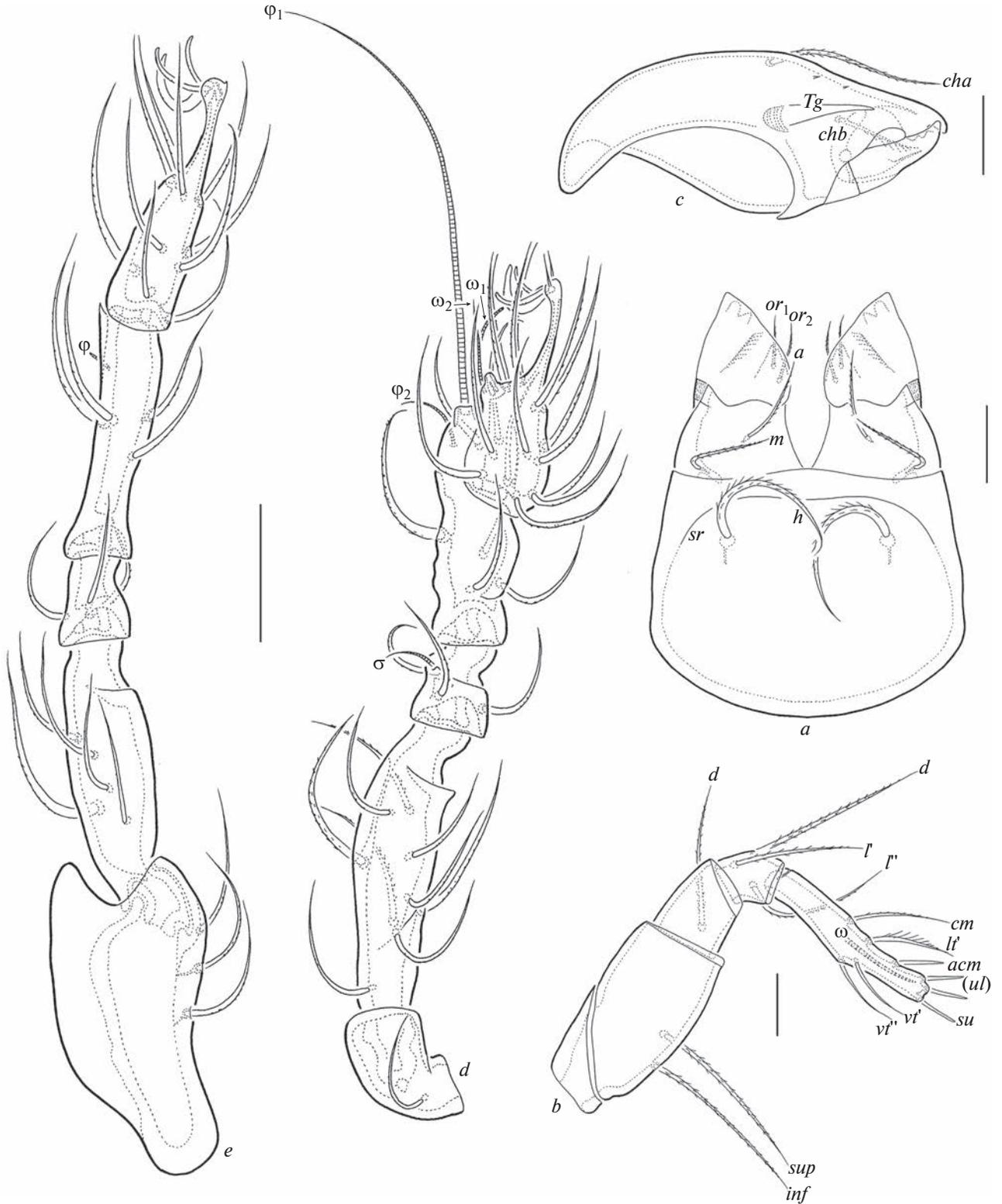


Fig. 4. *Plateremaeus bifurcatus* sp. n., adult: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – palp, left, paraxial view; *c* – chelicera, left, paraxial view; *d* – leg I, right, antiaxial view; *e* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar, μm : *a*, *c* – 25; *b* – 10; *d*, *e* – 50.

Table 2. Leg setation and solenidia of adult *Plateremaeus bifurcatus* sp. n.

| Leg | <i>Tr</i> | <i>Fe</i> | <i>Ge</i> | <i>Ti</i> | <i>Ta</i> |
|-----|---|---|---|---|--|
| I | <i>v'</i> | <i>d</i> , (<i>l</i> ₁), (<i>l</i> ₂), (<i>v</i> ₁), <i>v</i> ₂ "', <i>bv</i> " | (<i>l</i>), <i>v'</i> , σ | (<i>l</i>), (<i>v</i>), ϕ_1 , ϕ_2 | (<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), (<i>pl</i>), <i>v'</i> , <i>l</i> "', ε , ω_1 , ω_2 |
| II | <i>v'</i> | <i>d</i> , (<i>l</i> ₁), (<i>l</i> ₂), (<i>v</i> ₁), <i>v</i> ₂ "', <i>bv</i> " | (<i>l</i>), <i>v'</i> , σ | <i>d</i> , (<i>l</i>), (<i>v</i>), ϕ | (<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), <i>l</i> "', ω_1 , ω_2 |
| III | <i>d</i> , <i>l</i> ' ₁ , <i>l</i> ' ₂ , <i>v'</i> | <i>d</i> , <i>l</i> ' _a , <i>l</i> ' _b , <i>v'</i> , <i>ev'</i> | <i>d</i> , <i>l'</i> , <i>v'</i> , σ | <i>d</i> , <i>l'</i> , (<i>v</i>), ϕ | (<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>) |
| IV | <i>v</i> ' ₁ , <i>v</i> ' ₂ , <i>v</i> ' ₃ | <i>d</i> , <i>l</i> ' _a , <i>l</i> ' _b , <i>v'</i> , <i>ev'</i> | <i>d</i> , <i>l'</i> , <i>v'</i> | <i>d</i> , <i>l'</i> , (<i>v</i>), ϕ | <i>ft</i> "', (<i>tc</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>) |

Notes. See Table 1 for explanation.

tous structures; notogastral setae with cerotegument. Surface with dense granulate microsculpturing.

Prodorsum. Rostrum broadly rounded. Enantio-physis absent. Propodolateral apophysis large, thorn-like, bifurcate. Rostral (94–101) and lamellar (75–86) setae setiform, indistinctly roughened; interlamellar seta (7–9) spiniform, smooth; bothridial seta (165–177) subflagellate, indistinctly roughened; exobothridial seta absent.

Notogaster. Dorsal side flat. Exuvial scalps absent in all specimens. Humeral process not developed. Four pairs of setiform, indistinctly roughened setae (*lp*, *p*₁, *p*₂, *p*₃: 45–49) present.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 131–135 × 94; mentum with transverse ridge; subcapitular (*a*, *m*: 34–37; *h*: 64–67) and adoral (19–22) setae setiform, barbed; *h* thickest. Palp length: 94–97; setation: 0–2–1–3–8(+ ω); postpalpal seta (7) spiniform, indistinctly roughened. Chelicera length: 131–135; seta *cha* (64–67) setiform, barbed, *chb* (30–32) setiform, shortly ciliate in mediobasal part.

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral setal formula: 10–7–7–11; setae *1e*, *2a*, *3a* (6) needle-form, others (*1b*: 60–67; *1c*: 77–86; *1d*: 86–94; others: 34–45) setiform, indistinctly roughened. Parastigmatic tubercle *Sa* absent, *Sp* slightly developed. Discidium broadly rounded.

Anogenital region. Genital (two pairs of median setae: 11; others: 22–26), aggenital (24–26), anal (24–26), and adanal (45–49) setae setiform, indistinctly roughened; seven pairs of genital setae present; five pairs (two paratypes with six pairs) of adanal setae present; adanal setae *ad*₂ and *ad*₃ located close to anal aperture.

Legs. Median claw large, lateral claws thin, all slightly barbed dorsally. Trochanter IV with large dorsodistal triangular process; tibiae III, IV with small dorsodistal triangular tooth. Porose area and sacculle not observed on segments. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–9–3–4–20) [1–2–2], II (1–9–3–5–14) [1–1–2], III (4–5–3–4–13) [1–1–0], IV (3–5–3–4–10) [0–1–0]; homologies of setae and solenidia indicated in Table 2. Famulus on tarsus I sunken in cup-like cuticular deepening; both setae *p* absent

on tarsi II–IV; solenidion ϕ_1 on tibia I subflagellate; other solenidia rod-like or thickened.

Remarks. *Plateremaeus bifurcatus* sp. n. differs from all other species of the genus in having a bifurcate (versus simple) propodolateral apophysis and in the absence (versus presence) of notogastral setae of *h*-row.

Etymology. The species name (*bifurcatus*) refers to the bifurcate propodolateral apophysis.

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank two anonymous reviewers for valuable comments and Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing.

FUNDING

This research was partially supported by the cooperative agreement № FEWZ-2021-0004 from the Russian Ministry of Science and Higher Education.

REFERENCES

- Akrami M.A., Bayartogtokh B., 2022. A new species of the oribatid mite genus *Epilohmannia* (Acari: Oribatida: Epilohmanniidae), with a key to known species from Iran // Systematic and Applied Acarology. V. 27. P. 1901–1910.
- Aoki J., 1965. Notes on the species of the genus *Epilohmannia* from the Hawaiian Islands (Acarina: Oribatei) // Pacific Insects. V. 7. P. 309–315.
- Balogh J., Balogh P., 2002. Identification keys to the oribatid mites of the Extra-Holarctic regions. V. 1. Miskolc: Well-Press Publishing Limited. P. 453 p.
- Bayoumi B.M., Mahunka S., 1976. Contribution to the knowledge of the genus *Epilohmannia* Berlese, 1916 (Acari: Oribatida) // Folia Entomologica Hungarica. V. 29. P. 5–21.
- Berlese A., 1908. Elenco di generi e specie nuove di Acari // Redia. V. 5. P. 1–15.
- Berlese A., 1916. Centuria seconda di Acari nuovi // Redia. V. 12. P. 125–177.
- Corpuz-Raros L.A., 2010. Philippine soil mites of the family Epilohmanniidae // Asia Life Sciences. V. 19. P. 191–206.

- Ermilov S.G., Starý J.*, 2021. New faunistic and taxonomic data on oribatid mites of the superfamily Plateremaeoidea (Acari, Oribatida) of Bolivia // *Systematic and Applied Acarology*. V. 26. P. 1361–1373.
- Ermilov S.G., Yurtaev A.A.*, 2023. New species of Plateremaeoidea (Acari, Oribatida) from Mexico // *Acarologia*. V. 63. P. 390–410.
- Liu C.-L., Chen Y.-N., Liang C., Chen J.*, 2023. Three new species of oribatid mites (Acari: Oribatida) from an apple orchard in Beijing, China // *Systematic and Applied Acarology*. V. 28. P. 521–533.
- Norton R.A.*, 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // *Dindal D.L.*, ed. *Biology of oribatid mites*. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A., Behan-Pelletier V.M.*, 2009. Oribatida // *A Manual of Acarology (TX)*. Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Norton R.A., Metz L.J., Sharma G.D.*, 1978. Observations on *Epilohmannoides* Jacot, 1936 (Acarina: Oribatei), with the description of a new species // *Journal of the Georgia Entomological Society*. Vol. 13. P. 134–148.
- Palacios-Vargas J.G., Iglesias R.*, 2004. Oribatei (Acari) // *Bousquets J.L., Morrone J.J., Ordoñez O.Y., Fernández I.V.*, eds. *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. México, D.F.: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. V. IV. P. 431–468.
- Paschoal A.D.*, 1987. A revision of the Plateremaeidae (Acari: Oribatei) // *Revista Brasileira de Zoologia*. V. 3. P. 327–356.
- Shtanchaeva U.Ya.*, 1996. The world fauna of oribatid mites of the family Epilohmanniidae // *Zoologicheskyy Zhurnal*. V. 75. P. 516–532.
- Subías L.S.*, 2022. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los Ácaros Oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles) // *Monografías Electrónicas S.E.A.* № 12. P. 1–538.
- Subías L.S.*, 2023. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). 18ª actualización. P. 1–540. Available from: http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf (accessed February 2023)
- Subías L.S., Shtanchaeva U.Ya.*, 2021. Contribución al conocimiento de la distribución de los ácaros oribátidos (Acari, Oribatida) tropicales // *Revista Ibérica de Aracnología*. V. 38. P. 69–80.
- Vázquez-González M.M., May Uicab D.A., Alamilla-Pastrana E.B.*, 2016. Riqueza específica y biodiversidad de Cozumel, Quintana Roo, México // *Teoría y Praxis*. V. 19. P. 137–171.
- Wallwork J.A.*, 1962. Sexual dimorphism in the genus *Epilohmannia* Berlese 1916 (Acari: Oribatei) // *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*. V. 65. P. 90–96.

ДВА НОВЫХ ВИДА ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI, ORIBATIDA) ИЗ МЕКСИКИ

С. Г. Ермилов*

Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Описаны два новых вида панцирных клещей (Oribatida), *Epilohmannia mexicana* sp. n. (Epilohmanniidae) и *Plateremaeus bifurcatus* sp. n. (Plateremaeidae), собранных из листовенного опада тропического леса в Мексике.

Ключевые слова: *Epilohmannia*, *Plateremaeus*, морфология, таксономия, Неотропическая область

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ И БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ИПАТКИ (*FRATERCULA CORNICULATA*, ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2023 г. Е. Ю. Голубова*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
Магадан, 685000 Россия

*e-mail: elena_golubova@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2023 г.

После доработки 20.06.2023 г.

Принята к публикации 01.09.2023 г.

Представлены результаты изучения в 1989–2019 гг. биологии размножения ипатки (*Fratercula corniculata*) на о-ве Талан, расположенном в Тауйской губе Охотского моря. Оценка численности ипатки, произведенная в начале 1990-х и 2007, 2008 гг. (90–100 и 75–112 тыс. особей, соответственно), не показала ее динамику, вследствие того, что были использованы различные методические приемы, однако данные по плотности гнездования в эти периоды указывали на ее повышение более чем на 30%. В последующие годы на поверхности модельных осыпей были зафиксированы более высокие показатели плотности птиц. С учетом этих данных, максимальная численность ипатки на острове может составить 166 тыс. ос. В зависимости от ледовой обстановки даты начала откладки яиц варьировали между 6 июня в 1990 и 17–18 июня в 1987, 1999 и 2001 гг. (средняя многолетняя 11 июня). Вылупление птенцов в разные годы начиналось в период с 17 по 29 июля (средняя многолетняя 22 июля). Однодневные птенцы весили от 35 до 53 г (в среднем 47.2). Средний вес месячных птенцов в 1999–2006 гг. составлял 145–329 г, при индивидуальном разбросе от 80 до 410 г. Средний возраст сходящих молодых птиц составил 44.7 сут. Первых из них отмечали в разные годы в конце августа и в начале сентября. По косвенным оценкам наиболее активно сход птиц проходит с 10 по 20 сентября и заканчивается в конце сентября–начале октября. Средний вес слетков, пойманных на пути следования к морю в 1987, 1988, 1989 и 1991 гг., составил 349, 338, 347 и 318 г, соответственно. Длина крыла варьировала от 153 до 156 мм. Успех размножения ипатов варьировал от 10.3 до 90.5% (в среднем 56.4%), успех инкубации – от 19.8 до 95.2% (в среднем 75.5%), успех птенцового периода – от 26.7 до 100% (в среднем 74.6%). В многолетнем аспекте успех размножения чаще всего был достаточно высоким, за исключением 2001, 2009–2012 и 2014, 2015 гг., когда этот показатель у птиц был ниже среднемноголетней оценки. Из наземных млекопитающих основную угрозу для живущих на острове взрослых ипатов, их кладок и сходящих в море птенцов представляют лисы, однако они не оказывают существенного влияния на состояние популяции вида. Эти хищники малочисленны и контролируют лишь определенные участки острова, в то время как ипатки рассредоточены практически повсеместно по его территории и чаще всего неуязвимы. Полевки выступают в качестве утилизаторов уже брошенных яиц. Тихоокеанские чайки и бороны не нападают на взрослых ипатов, но охотно подбьдают уже погибших птиц, а также погибших или живых птенцов во время их схода в море. Взрослых птиц добывают, хотя и редко, белоплечие орланы.

Ключевые слова: ипатка, *Fratercula corniculata*, численность популяции, фенология, успех размножения, вес слетков, хищничество, остров Талан, Охотское море

DOI: 10.31857/S0044513423110065, **EDN:** QLBWHD

Ипатка (*Fratercula corniculata* Naumann 1821) – типичный широко распространенный вид чистиковых птиц, обитающий на островах и побережьях Северной Пацифики. В американской части ареала гнездится на всем протяжении от северо-западного побережья Аляски до северной оконечности о-ва Ванкувер в Британской Колумбии. Самые крупные колонии сосредоточены в северо-западной части залива Аляска и на Алеутских

о-вах (Семиди, Шумагина, Агайк, Санак, Кейтикек, Саклик, Амагат, Большой Конюжий, Човиет, Булдырь), на некоторых островах Берингова и Чукотского морей (Прибылова, Св. Матвея, Св. Лаврентия, Малый Диомид, Чемиссо, Пуффин), а также на нескольких прибрежных и островных колониях вдоль материковой части Аляски. Всего в Северной Америке насчитывается 628 гнездовых колоний этого вида, где обитает

около 1 млн птиц (939750). Численность мировой популяции оценивается в 1088500–1200000 особей (Byrd et al., 1993; Piatt, Kitaysky, 2002; Denlinger, 2006).

В российской части ареала самое северное гнездование ипатки отмечено на островах Врангеля (мыс Уэринг) и Геральд. По северному побережью Чукотского п-ова колонии этого вида известны на о-ве Колючин, а также на мысах Сердце Камень, Икугур, Волнистый, Инчоун, Кекурный. На востоке Чукотского п-ова ипатка гнездится на о-ве Ратманова (Большой Диомид) и практически на всем побережье от мыса Верблюжий до островов Кынкай, Ыттыгран, Аракамчечен и Нуанган, а также по его южному побережью полуострова до мыса Беринга. Побережье от Анадырского залива до Олюторского до сих пор детально не обследовано. Но в этой части ареала известно гнездование ипатки на небольшом о-ве Алюмка, расположенном в вершине Анадырского лимана, а также на участке побережья от мыса Гинтера до мыса Наварин (Головкин, Флинт, 1975; Кондратьев, 1986; Кондратьев и др., 1987; Велижанин, 1987; Портенко, 1939, 1973; Придатко, 2010; Харитонов, 1990; Стишов и др., 1991; Копушков et al., 1998). На Олюторском побережье и далее вдоль восточного побережья Камчатки ипатку отмечали практически повсеместно на мысах и прибрежных островах, таких как Василия, Богослова, Верхотурова, Карагинский, Маньчжур, Столбовой, Уташуд, Старичков и др. (Вяткин, 1986, 2000, 2008, 2016; Лобков, 2009; Зеленская, 2010). На Командорах ипатка гнездится главным образом на островах Медный и Беринга и очень редко на о-ве Арий Камень (Артюхин, 1999; Зеленская, 2001, 2004).

В Охотском море ипатка гнездится на западном побережье Камчатки от мыса Островской до о-ва Камбальный, возможно в Пенжинской губе и достоверно на береговых и островных колониях п-ова Тайгонос в Гижигинской губе (о-в Телан, мыс Халпили о-ва Халпили), на участке материкового побережья залива Шелихова от мыса Горки до мыса Островной, на о-ве Тайночин, на островах Ямского архипелага (Матыкиль, Атыкан, Баран, Хатемалью), на Кони-Пьягинском участке побережья, в Тауйской губе (острова Умара, Талан, Шеликан, Спафарьева, Завьялова, мыс Островной), а также вдоль западного побережья и, в частности, на мысе Москвитина (п-ов Онара), в районе мыса Дуга-Западная (п-ов Лисянского), на мысе Кекурный, о-ве Ионы, Мальминских о-вах, о-ве Нансикан, Шантарских о-вах, у восточного побережья Сахалина на п-ове Шмидта, на о-ве Тюлений (в прошлом), мысах Терпения и Делиль-де-ла-Кройера. В Японском море гнездовья ипаток отмечали в Татарском проливе — на о-ве Монерон (в прошлом), мысе Кузнецова (юго-западный Сахалин) (в прошлом) и в заливе

Чихачева на мысе Орлова (Гизенко, 1955; Велижанин, 1975, 1978; Яхонтов, 1975, 1975а, 1979; Харитонов, 1980; Вяткин, 1986, 2008; Лобков, Алексеев, 1987; Лейто, Мянд, 1991; Нечаев, 1991; Кондратьев и др., 1992, 1993; Росляков, 1986; Росляков, Росляков, 1996; Трухин, Кузин, 1996; Шибаев, Литвиненко, 1996; Голубова, Плещенко, 1997; Утехина, 2006, 2008; Зеленская, 2006, 2009, 2012, 2013, 2018, 2022; Андреев, Ван-Пельт, 2007; Блохин, Тиунов, 2005, 2007; Трухин, 2006; Андреев, 2012; Андреев, Слепцов, 2013; Андреев и др., 2010, 2012; Андреев А.В., личн. сообщ.).

На Курилах ипатка отмечена только на северных островах, но практически повсеместно от о-ва Атласова до о-вов Черные Братья и северной части о-ва Уруп. Самые крупные колонии расположены на островах Шиашкотан и Черные Братья (Велижанин, 1972; Артюхин и др., 2001).

Согласно данным Портенко (1973), в 30-х гг. на о-ве Врангеля гнезилось только несколько пар ипаток. Позднее появились сведения (Стишов и др., 1991; Придатко, 2010), о численности ипаток на островах Врангеля и Геральд в период с 1978 по 1988 гг. в 160 особей, здесь же отмечалось, что непосредственно на о-ве Врангеля с 1976 по 1984 г. она сократилась в 5 раз. Согласно учетам 2020 г., на мысе Уэринг (о-в Врангеля) было обнаружено не более десятка птиц (5–9 особей) (Бабий, 2021). Численность ипатки на островах и береговых колониях Чукотки чаще всего варьировала от нескольких десятков до нескольких сотен особей. На о-ве Колючин этот показатель оценивался в 100–150 особей в 1938 г. и в 600 пар в 1985 г., на мысе Сердце Камень — 25 пар в 1970 г., а в целом в арктическом бассейне численность ипатки составляет, возможно, около 2000 птиц (Портенко, 1973; Головкин, Флинт, 1975; Кондратьев, 1986; Кондратьев и др., 1987; Kondratyev, 1991). На о-ве Алюмка численность ипатки составляла 2000–3000 особей в 1932 г. и 1500–2000 особей в 1983 г. (Портенко, 1939; Велижанин, 1987). Колонии от 1000 до 3000 особей отмечены на о-ве Кынкай, на мысах Столетия, Имтук, Уляхпэн, Якун, Кекилин. Самая крупная колония в этой части ареала находится на о-ве Ратманова (около 15 тыс. особей). Общая численность птиц на островах и побережье Чукотского п-ова оценивалась в 45000 особей (Копушков et al., 1998). Единичные особи или десятки птиц отмечены на Олюторском побережье и вдоль восточного берега Камчатки. В 1972–1984 гг. общая численность ипаток составляла здесь 1305 пар (805 и 500 пар, соответственно). Из них только на о-ве Верхотурова насчитывалось 400 пар, а на о-ве Карагинский — 250 пар. Согласно учетам 1994, 1995 и 2007 гг., количество птиц на этом участке побережья существенно не изменилось (1839 пар), однако на о-ве Верхотурова оно увеличилось до 1100–1500 пар, на о-ве Уташуд — до 26 пар. На о-ве Старичков

численность птиц была долгое время постоянной (не более 20 пар), но к 2008 г. она увеличилась до 68 пар. При этом на о-ве Карагинском количество ипаток сократилось до 50 пар (Вяткин, 1986, 2000, 2008, 2011, 2016; Герасимов, 1986; Лобков, 2009; Зеленская, 2010). На островах Медный и Беринга морских птиц учитывали в период с 1986 по 1994 гг., при этом численность ипаток оценивалась в 2000 и 1000 пар соответственно. На о-ве Арий Камень этих птиц отмечали только единично. Другие учеты в 1999 и 2000 гг. резких различий в распространении и численности ипаток на этих островах не выявили (Артюхин, 1999; Зеленская, 2001). Численность ипатки в Пенжинской губе неизвестна, а на западном побережье Камчатки встречаются единичные ипатки в колониях с другими морскими птицами (чуть более 40 пар) (Вяткин, 1986, 2008). На п-ове Тайгонос ипатка – также немногочисленный гнездящийся вид. Разными исследователями в 1994 и 2009 гг. ее численность была оценена в 200 и 1000 особей, соответственно (USFWS, 1999; Андреев, 2012). На о-ве Матыкиль численность ипатки в 1974 г. оценивалась в 15000–20000 особей, в 1988 и 2006 гг. одинаково в 15000–20000 особей. На островах Атыкан, Баран и Хатемалью в 2016 г. – как более 3000, более 3000 и более 2000 особей, соответственно. На Кони-Пьягинском участке побережья ипатка встречается единично и десятками особей и приурочены эти встречи были, главным образом, к п-ову Пьягина, а также южной части п-ова Кони (мысы Первый и Алевина) и к мысу Скалистый на севере. На последнем численность ипатки варьировала от 100–150 особей в 1974 г. до единичных птиц в 1996 г., а в начале 2000-х гг. ипатки здесь уже не отмечали вовсе. Стабильно высокая численность ипаток была на о-ве Талан (90000–100000 и 75000–120000 особей в 1988–1991 гг. и 2007, 2008 гг., соответственно) и стабильно низкой – на островах Завьялова (около 20 особей), Умара (не более 50 особей), Ионы (7 и 20 пар в 1974 и 2009 гг., соответственно). Сократилась численность ипатки на о-ве Шеликан (с 40 особей в 1987 г. до 12 в 2009 г.) и мысе Островной (с 40 особей в 1991 до 7 в 2009 г.). На Шантарских о-вах (Утичий, Птичий, Южный, Средний, Северный и др.) в 1982 г. гнезилось до 2000 пар, в 1986 г. – почти 3000 пар, а в 1992 г. – не более 1500 пар. На островах Монерон и Тюлений в конце 1940-х и 1950-х гг. гнезилось всего несколько пар ипаток, однако уже с начала 1990-х гг. их там не отмечали вовсе. На мысе Кузнецова (о-в Сахалин) ипатки не гнездились с 1974 по 1984 гг. На последнем, а также на о-ве Монерон и Шантарских о-вах ее современный гнездовой статус неизвестен. На Курильских о-вах численность ипатки оценивалась в 3000–4000 и 2500 особей в 1963 и 2000 гг. соответственно.

Существующие сведения по биологии размножения ипатки касаются, главным образом, птиц, обитающих у побережья Аляски, в частности на островах Булдырь, Семиди, Чисик, Св. Лаврентия и других (Sealy, 1969; Hatch, Hatch, 1990; Wehle, 1983; Harding et al., 2003). Для российской части ареала подавляющее большинство публикаций затрагивали вопросы распространения и численности вида, и все они были упомянуты нами выше. Некоторые аспекты поведения и гнездовой биологии вида были описаны только на островах Алюмка, Ионы, Монерон и мысе Халюсткаина, однако эти сведения крайне фрагментарны (Гизенко, 1955; Харитонов, 1980, 1990; Велижанин, 1987).

В настоящее время изучение биологии размножения ипатки проводится только в северной части Охотского моря, на о-ве Талан (59°18' с.ш., 149°04' в.д.), где с 1988 г. ведется долговременный мониторинг гнездящихся морских птиц. Некоторые данные по численности и биологии размножения ипатки на о-ве Талан были уже опубликованы (Kitaysky, 1996; Piatt, Kitaysky, 2002; Kitaysky, Golubova, 2000; Китайский, 1991; Голубова, 1992, 2002, 2007, 2010; Кондратьев и др., 1992; Кондратьев, 1993; Перемитин, 1999; Утехина, 1999; Голубова, Назаркин, 2009; Андреев и др., 2010; Кленова, Бахтурина, 2014). В представленной нами публикации сведения по численности и биологии размножения вида были существенно дополнены и обобщены за многолетний период наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Биологию размножения ипатки изучали в 1989–1993 гг. в период с 7 мая по 14 сентября и 1999–2012, 2014–2019 гг. с 1 июня по 2 сентября на о-ве Талан, расположенном в Тауйской губе Охотского моря (рис. 1). Данные за 1987, 1988, 1994, 1996 и 2013 гг. были получены из опубликованных источников (Kitaysky, 1996; Piatt, Kitaysky, 2002; Перемитин, 1999; Кленова, Бахтурина, 2014) и архивных материалов лаборатории орнитологии ИБПС ДВО РАН.

Тотальные учеты численности ипаток на о-ве Талан проводились автором совместно с другими исследователями в 2007 и 2008 гг., результаты которых были опубликованы ранее (Андреев и др., 2010). Применяемые нами методические подходы различались в зависимости от гнездового биотопа птиц. Ипаток, гнездящихся в каменистых осыпях, учитывали с использованием цифровой фотосъемки в пики наиболее высокой их активности. Такая активность, согласно данным предыдущих исследований (Harding et al., 2005), чаще всего наблюдается на о-ве Талан в вечернее время в период выкармливания птенцов. В качестве модельных участков в северной части острова были выбраны изолированные друг от друга и доступные

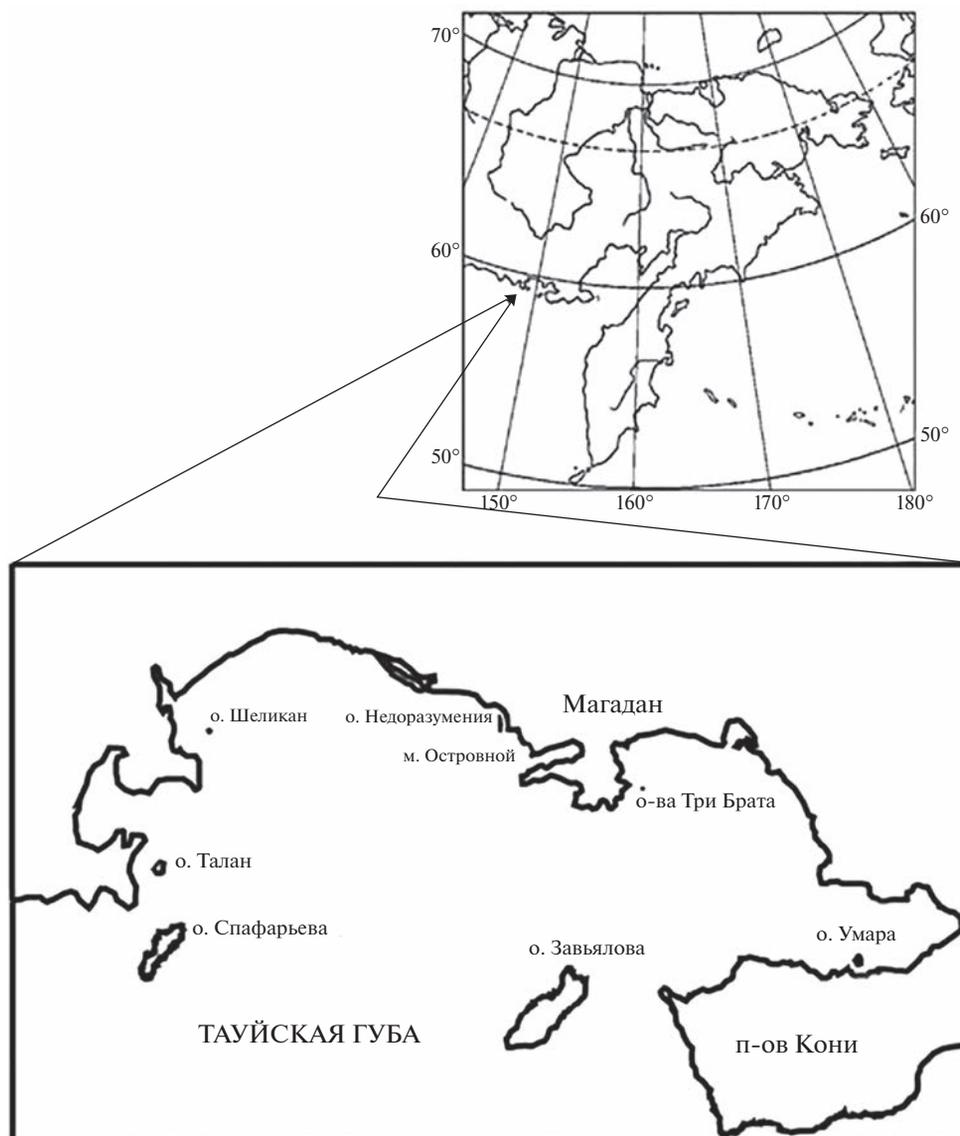


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

для учетов осыпи, для которых были произведены расчеты площадей (рис. 2). В течение сезона размножения птиц учитывали, по возможности, неоднократно, а при определении плотности гнездования птиц на 1 м^2 поверхности осыпи за основу брали результат с максимальным их количеством. В кочкарниках, где ипатки, как правило, малочисленны, на стандартных участках площадью 200 м^2 учитывали гнезда птиц. Для пересчета числа учтенных на осыпях птиц в общее количество пар мы использовали поправочный коэффициент 0.75, т.е. промежуточную оценку между всей численностью ($k = 1.0$) и ее половиной ($k = 0.5$). Полученные в различных биотопах данные по плотности гнездования птиц на 1 м^2 впоследствии экстраполировали на площади глыбовых осыпей

и кочкарников, вычисленных для всей территории острова и опубликованных ранее (Андреев и др., 2010). В дальнейшем некоторые проверочные учеты птиц на осыпях северного склона острова были произведены автором в 2009, 2011, 2016 и 2018 гг.

При изучении гнездовой биологии ипатки наблюдения проводились на склонах западной и северной экспозиции. С этой целью в западной части острова мы регулярно обследовали полосу склона над основанием пляжа высотой 15–20 м и протяженностью около 500 м, в северной — отдельные осыпи в нижних и верхних участках склона, где были помечены и пронумерованы все обнаруженные за весь период исследований гнезда птиц. Участки затрагивают различные гнездо-

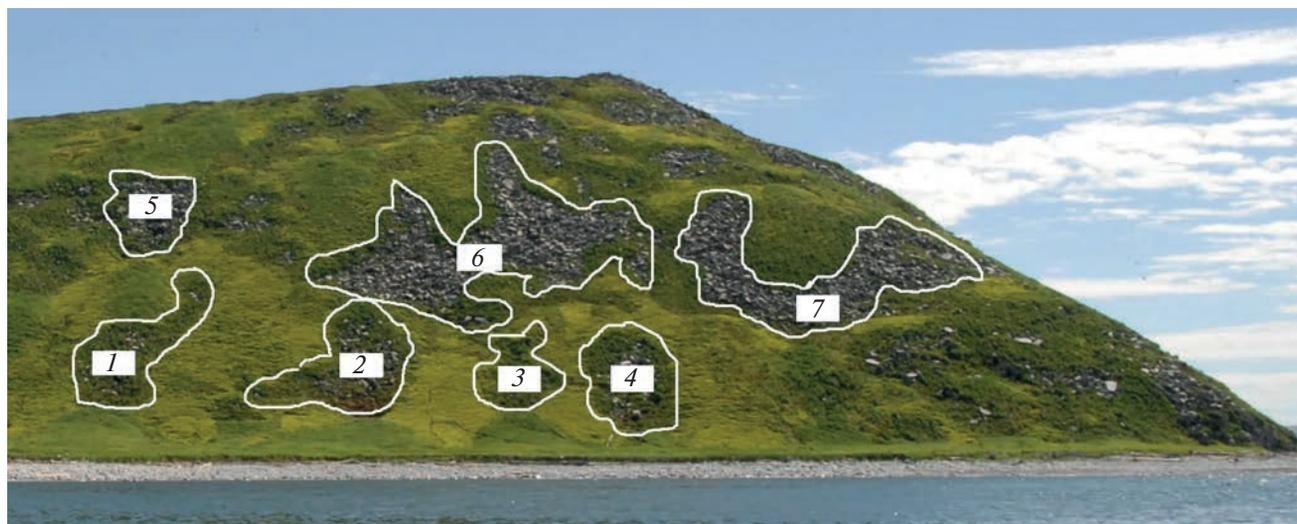


Рис. 2. Площадки для учета ипаток на северном склоне о-ва Талан.

вые биотопы ипатки, что позволяло получать репрезентативные данные. Для определения сроков начала откладки яиц в первую очередь проверялись известные с предыдущих сезонов гнезда, поскольку они заселяются птицами регулярно и на протяжении многих лет. В этот период такие обследования проводились по возможности ежедневно или через день. Параллельно этому осуществлялся поиск новых гнезд. Обнаруженные гнезда с кладками не беспокоили до конца инкубации и снова проверяли только накануне вылупления птенцов, а в дальнейшем с регулярностью 1–2 раз в неделю. Если в найденных гнездах птицы уже насиживали яйца, и дата их откладки была неизвестной, то ее рассчитывали косвенным путем, исходя из сроков вылупления птенцов и длительности инкубации, равной 41 сут. Кроме того, в обязательном порядке гнезда проверяли после циклонов и штормовых дней, поскольку в такие дни чаще всего отмечалась гибель птенцов и кладок. В результате таких наблюдений были установлены ежегодные сроки откладки яиц, вылупления и схода птенцов, продолжительность инкубации и различные параметры продуктивности вида. Для периодов откладки яиц и вылупления птенцов вычисляли среднюю дату.

Успех инкубации для ипатки определяли по отношению числа вылупившихся птенцов к числу отложенных яиц, успех птенцового периода — по отношению числа сошедших птенцов в море птенцов к общему числу вылупившихся, успех размножения — по отношению числа сошедших в море птенцов к числу отложенных яиц. Сходящих оперенных птенцов из наблюдаемых нами гнезд мы отмечали только в 1989–1991 гг. Начиная с 1999 г., полевые исследования на о-ве Талан обычно завершались в конце августа, когда сезон размно-

жения ипаток все еще продолжался, а возраст находящихся в гнездах птенцов в зависимости от сроков их вылупления широко варьировал. Так, например, в 1999–2006 гг. он колебался от 10 до 42 сут ($n = 320$), при этом птенцы в возрасте менее и более 20 сут составляли 7.5 и 92.5% соответственно. Считается (Sealy, 1973; Wehle, 1980; Harding et al., 2003), что птенцы этого вида погибают чаще всего в возрасте 10 сут и меньше, но те, кто выживают в течение 2–3 недель, обычно доживают до схода в море. В наших исследованиях возраст погибших или рано сошедших птенцов варьировал от 2 до 29 сут ($n = 96$), причем смертность в возрасте до 10 и до 20 сут была примерно одинаковой и составила в целом 75%. В связи с этим для расчета показателей продуктивности за “выживших” мы принимали всех оставшихся в контрольных гнездах птенцов, возраст большинства из которых был уже более 20 сут, что вполне адекватно должно было отражать общий итог гнездования ипаток. Сроки схода молодых птиц, не покинувших гнезда к моменту нашего отъезда с острова, устанавливали косвенным образом, исходя из средней ($44.7 \text{ сут} \pm 1.2 \text{ SE}$) продолжительности пребывания их в гнезде, установленной для о-ва Талан в предыдущих исследованиях (Kitaysky, 1996).

Динамику роста птенцов, путем измерения их веса, изучали в 1999–2006 гг. Для того чтобы зафиксировать начальную массу птенцов, по мере доступности взвешивали только что вылупившихся птенцов, а также птенцов с известными датами вылупления по истечении 3–5 сут, когда они находились в гнездах уже без родителей. По возможности взвешивание повторяли каждые 3 дня, в одно и то же время суток и при отсутствии у птенцов корма. Накормленных птенцов взвешивали

вали позднее в течение текущего дня или уже на следующие сутки. Во время дождей и циклонов гнезда не посещали, поэтому интервалы между взвешиванием в такие периоды увеличивались. Прирост веса рассчитывали по отношению массы тела птенца к его возрасту. В качестве показателя массы использовали разницу между весом птенца накануне выхода из гнезда и весом в момент вылупления. Если вес вылупившегося птенца известен не был, использовали средний показатель, полученный для птенцов из других гнезд. В разные годы возраст птенцов на момент последнего измерения их веса варьировал от 25 до 38 сут. С целью единообразия и корректного сравнения весовых параметров птенцов и прироста их веса в течение наблюдаемого периода, мы анализировали птиц в возрасте не более 30 сут (30 ± 4). К этому моменту, как известно (Harding et al., 2003), происходит быстрое увеличение веса тела, после чего, примерно к 38-суточному возрасту, следует период медленного набора массы, а в дальнейшем, к моменту полного оперения птенца, наблюдается короткий период ее падения. С начала исследования динамики роста птенцов под наблюдением находилось всего 106 гнезд. К моменту завершения работ только в 59 из них птенцы оставались еще живыми.

Частоту кормления птенцов изучали 13 и 17 августа 1999 и 8, 10, 21 и 25 августа 2000 гг. путем дистанционных наблюдений из укрытия одновременно за группой выбранных гнезд. Также в отдельных гнездах каждые два часа проводили взвешивание каждого птенца и прощупывание его пищевода, с целью выяснения наличия или отсутствия порции корма. Все работы проводили в светлое время суток с 6:00 до 24:00. Всего в эти годы под наблюдением находилось 14 (1999 г.) и 23 (2000 г.) гнезда с птенцами, соответственно.

В ходе исследований измеряли и взвешивали доступные яйца ипаток и погибших взрослых птиц. Причины гибели яиц в гнездах и стадии развития в них эмбрионов устанавливали по окончании сезона размножения, разбивая их. Причины гибели взрослых птиц определяли по характеру повреждений, также выясняли по возможности их пол и гнездовой статус по наличию наседных пятен. В 1993 г. на одной из осыпей острова проводился отлов взрослых ипаток, с целью их кольцевания и проведения стандартных измерений. В 1988, 1989 и 1991 гг. с участием нескольких исследователей проводили массовый отлов на территории острова сходящих в море молодых птиц, у которых, как и у взрослых птиц, измеряли вес, длину сложенного крыла, цевки, клюва и хвоста.

Линейные промеры и взвешивания яиц и птиц выполнены с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0.01 мм и весов “Pesola” — до 1 г. В тексте и таблицах средние величины при-

ведены как среднее $\pm SD$ (стандартное отклонение). Все расчеты выполнены в программе “Excel” с использованием описательной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика местообитаний и динамика численности

О-в Талан — небольшой горный останец общей площадью 2.5 км², находящийся в 8 км от побережья. Южный склон острова преимущественно скалистый и крутой, а с восточной стороны он представлен скалистыми от основания берегами и обширными крупноглыбовыми каменистыми осыпями в предвершинных его участках. Высота обрывов в разных частях острова варьирует от 180 до 220 м. Склоны северной и западной экспозиции более пологие с каменистыми осыпями и задернованными участками, где преобладают вейниковые и разнотравно-вейниковые луга, а также кочкарники. При этом на северном склоне заметная доля луговых биотопов приходится на папоротниковые и папоротниково-морошковые заросли. Северный склон острова постепенно переходит в морскую террасу высотой 3–6 м над ур. м., шириной 150–200 м, окаймленную береговым каменистым валом и пляжем с нагромождениями плавника. С западной стороны к острову примыкает узкий каменистый пляж, ширина которого на всем его протяжении при максимальном приливе варьирует от 2 до 10 м.

Ипатка гнездится по всему периметру и всему высотному профилю острова, благодаря разнообразию пригодных для гнездования биотопов. Главным образом это крупноглыбовые каменистые осыпи, которые занимают на острове 24 га и составляют около 14% от суммарной площади (175 га) всех его биотопов (Андреев и др., 2010). Наиболее многочисленные поселения ипаток расположены на западном и восточном склонах острова, где площадь осыпей составляет около 8 и 9 га, соответственно. На склонах северной и южной экспозиций количество ипаток не столь высоко, поскольку такие биотопы занимают меньшую площадь (около 3 и 4 га, соответственно). Не многочисленны, но обычны гнезда ипаток в завалах крупных камней в небольших бухтах и на пляжах острова, на участках склонов, задернованных и проросших вейником Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorfii*), а также по периферии осыпей, зарастающих растительностью. Некоторое количество ипаток селится в предвершинной части острова, среди заросших кедровым стлаником (*Pinus pumila*) выступающих камней и небольших осыпей, а также в возвышающихся на вершинном плато острова двух кекурах. Практически везде в этих биотопах они образуют при разных соотношениях общие колонии с большой конюгой (*Aethia*

Таблица 1. Максимальное количество учтенных ипатов и их плотность на модельных участках северного склона острова Талан в разные годы

| № участка | Площадь участка, м ² | Годы | | | | |
|-----------|---------------------------------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|
| | | 2007–2008 | 2009 | 2011 | 2016 | 2018 |
| 1 | Около 600 | 52/0.08 | 101/0.17 | 104/0.17 | 82/0.14 | 119/0.20 |
| 2 | 856 | 114/0.13 | 250/0.29 | 210/0.24 | 130/0.15 | 108/0.13 |
| 3 | Около 300 | 34/0.11 | 28/0.09 | 53/0.18 | 36/0.12 | 45/0.15 |
| 4 | 677 | 102/0.15 | 160/0.24 | 185/0.27 | 95/0.14 | 90/0.13 |
| 5 | Около 800 | 185/0.23 | 328/0.41 | 369/0.46 | 216/0.27 | 233/0.29 |
| 6 | Около 2500 | 654/0.26 | 1502/0.60 | 1450/0.58 | 816/0.33 | 998/0.40 |
| 7 | Около 2000 | 543/0.27 | 1300/0.65 | 1114/0.56 | 690/0.34 | 632/0.32 |

Примечания. Данные по годам представлены как число особей/плотность на поверхности осыпей на 1 м². Номера модельных участков соответствуют номерам на рис. 2.

crisatella), топорком (*Lunda cirrhata*), стариком (*Synthliboramphus antiquus*) и белобрюшкой (*Aethia psittacula*). Небольшие группы птиц или одиночные пары гнездятся также в расщелинах скалистых обрывов на южной и восточной оконечностях острова, где с ними соседствуют два вида кайр (*Uria aalge*, *U. lomvia*), моевка (*Rissa tridactyla*), реже топорок, белобрюшка и большая конюга.

В 2007 и 2008 гг. общее количество птиц на поверхности осыпей северного склона варьировало с плотностью от 0.08 до 0.27 особей/м² (табл. 1). Более высокая их численность была отмечена в крупноглыбовых осыпях, расположенных в срединной части склона (рис. 2, участки 5–7), где их плотность варьировала от 0.23 до 0.27 особей/м² (в среднем 0.253 ± 0.020 особей/м²). В нижних зарастающих растительностью осыпях плотность ипатов варьировала от 0.08 до 0.15 особей/м² (в среднем 0.117 ± 0.029 особей/м²) (рис. 2, участки 1–4). По усредненным оценкам, птицы распределялись по поверхности осыпей северного склона с плотностью 0.175 особей/м². Экстраполируя эту плотность на всю площадь осыпей острова (245634 м²), мы получили численность птиц в 42986 особей. Общая площадь задернованных участков на острове составила 610983 м² (Андреев и др., 2010). При этом гнездовая плотность ипатов в них варьировала от 0 до 7 пар/200 м², или от 0 до 0.03 пар/м². В среднем она составила 0.021 ± 0.012 пар/м² и в соответствии с этим на таких участках острова могло гнездиться 12830 пар, или 25660 особей. Кроме того, около 4–5 тыс. птиц были визуальными учтены на камнях и кекурах вершинного плато острова. В итоге общая численность ипатки в 2007 и 2008 гг., согласно прямому подсчету, составила 73646 особей. С применением поправочного коэффициента ($k = 0.75$) для птиц, гнездящихся на склонах и вершинном плато острова, она составила 48819 пар, или 97638 особей. Эти данные несколько расходятся с ранее

опубликованными суммарными данными (56.2 тыс. пар, или 112.5 тыс. особей; Андреев и др., 2010), что связано с некоторыми неточностями в предыдущих расчетах, однако оба результата достаточно близки и определяют общую численность ипатов примерно в 100 тыс. особей.

В некоторые из последующих годов, когда проводились учеты, количество ипатов на поверхности модельных осыпей в северной части острова оказалось в 1.5–2 раза выше, при этом максимальная плотность на отдельных из них варьировала от 0.18 до 0.65 особей/м² и в среднем составила 0.378 ± 0.191 особей/м² (табл. 1). Согласно новым расчетам, выполненным по аналогии с предыдущими, численность ипатов только на осыпях острова возрастает примерно до 140 тыс. особей, а в целом по острову – до 166 тыс. особей, и это при условии, что количество птиц на вершинном плато и в задернованных участках острова остается прежним, поскольку новых учетов здесь не проводили. В данном случае мы не можем, вероятно, говорить об общем увеличении численности птиц этого вида. Скорее всего, нам не всегда удавалось зафиксировать ее относительный максимум на отдельных участках, поскольку в разные годы учеты были не систематическими, а выборочными, при этом состояние наиболее высокой численности птиц в некоторые дни оценивалось сугубо субъективно. Тем не менее, эти данные показывают более реалистичную плотность птиц, населяющих каменистые осыпи острова. Вполне вероятно также, что в какой-то из учетов мы могли зафиксировать практически полную численность обитающих на участке птиц и в таком случае установленный нами в 2007 и 2008 гг. поправочный коэффициент (0.75) становится нецелесообразным. Следуя последнему предположению, численность ипатов только на осыпях может составить около 93000 особей, а в целом по острову – около 124 тыс. особей. В итоге мы приходим к выводу, что в последнее десятилетие

тие численность ипатки на о-ве Талан могла составлять 124–166 тыс. особей, или 62–83 тыс. пар. По оценкам 1988 и 1989 гг., численность ипатки на о-ве Талан составляла 45–50 тыс. пар, или 90–100 тыс. особей, при этом плотность ее гнездования в некоторых осыпях северного склона достигала 0.15 гнезд/м², или 0.30 особей/м² (Кондратьев и др., 1992; Китайский, 1991). Этот показатель был лишь немного ниже среднего значения, установленного для острова в последние годы, но практически в два раза отличался от максимальных значений, что указывает, несомненно, на рост численности ипатки в последние 30 лет.

Морфологическое описание взрослых птиц

По окраске оперения самки и самцы ипатов, как и других чистиковых птиц, не различаются. Однако различия среди самцов и самок хорошо видны по морфометрическим параметрам и, прежде всего, таким как длина и высота клюва (табл. 2). У самцов клюв длиннее и выше, чем у самок, и эта особенность позволяет иногда безошибочно идентифицировать птиц по полу даже визуально. В числе других признаков — длина крыла и хвоста, которая также больше у самцов. Значительные различия по этим признакам прослеживаются и у птиц из других колоний (Piatt, Kitaysky, 2002). По длине плюсны самцы и самки ипатки, как в наших, так и других исследованиях, существенно не различались. В дополнение к этим морфологическим признакам половой диморфизм ипатки хорошо проявляется при измерении некоторых частей скелета. Показано (Piatt, Kitaysky, 2002), что 16 из 20 костей скелета самцов значительно крупнее, чем у самок. Средние показатели по весу птиц также существенно отличаются самцов ипатов от самок (табл. 2). При этом в представленной нами сводной таблице средние данные варьировали у разных авторов, что может быть связано как с размером представленной выборки, так и с методом сбора полученной информации. Например, в 1993 г. измеряли живых птиц, тогда как наши данные были получены при обработке уже погибших, главным образом от хищников, птиц. В их числе могли быть ослабленные или молодые особи. К тому же необходимо учитывать потери веса, которые произошли между моментами их смерти и обнаружения.

Как показали исследования (Piatt, Kitaysky, 2002), весовые и морфометрические параметры, в частности длина клюва и крыла, статистически различаются не только у самцов и самок, но и у ипатов в различных частях их ареала. Птицы с о-ва Талан по этим признакам оказались легче и мельче птиц с побережья Чукотского (мыс Томпсон) и Берингова (острова Св. Лаврентия, Прибылова, Командорские) морей, крупнее птиц с

Алеутских о-вов и достаточно схожими с птицами, обитающими вдоль западного и восточного побережья п-ова Аляска.

Биология размножения

Фенология. Весной первые группы ипатов зарегистрированы у о-ва Талан между 18 и 22 мая (в 1988 г. — 21.05, в 1989 г. — 18.05, в 1990 г. — 20.05, в 1991 г. — 22.05, в 1998 г. — 18.05, в 2003 г. — 20.05, 2017 — 20.05) (Кондратьев и др., 1992; Утехина, 1999; наши данные). Дата начала откладки яиц варьировала между 6 июня в 1990 и 17–18 июня в 1987, 1999 и 2001 гг., но чаще всего она приходилась на 9–13 июня. Стабильно раннее гнездование птиц отмечалось только в начале 1990-х годов. В соответствии с известными сроками прилета и началом яйцекладки, предгнездовой период ипатки в некоторые годы занимал от 18 до 24 дней. Средняя дата начала откладки яиц в 1987–2019 гг. приходилась на 11 июня (10.89 ± 2.84 , $n = 29$) (рис. 3). Откладка яиц у птиц продолжалась обычно до конца июня (24.06). Поздние в сезоне кладки были отмечены 7 и 16 июля. В последнем случае это наблюдалось лишь дважды (в 2006 и 1999 гг.) и, возможно, было связано либо с поздним началом гнездования птиц, либо с повторной кладкой, которая хотя и редко, но среди ипатов отмечается через 10–21 день после исчезновения яйца (Wehle, 1980, 1983). В ранние по срокам размножения годы средняя дата периода откладки яиц варьировала между 12 и 20 июня, а в поздние сезоны, как например в 1999 и 2001 гг., она приходилась на 25 и 21 июня, соответственно. За весь период исследований — 17 июня (16.9 ± 2.98 , $n = 20$).

В кладке ипатки всего одно яйцо. Его длина варьировала от 62.1 до 75.3 мм (в среднем 67.86 ± 2.86 мм, $n = 54$), ширина от 40.9 до 49.4 мм (в среднем 45.64 ± 1.67 мм, $n = 54$) (наши данные). Согласно другим исследованиям, выполненным на о-ве Талан, размеры яйца в среднем составили 67.4 ± 0.27 мм \times 45.9 ± 0.14 мм ($n = 91$), масса свежееотложенного — 75.9 ± 0.68 г ($n = 78$) (Piatt, Kitaysky, 2002), а также $62.8–75.3 \times 44.8–49.4$ мм (в среднем 67.4 ± 1.37 мм $SE \times 46.6 \pm 0.63$ мм, $n = 8$), масса свежееотложенного — 69–78 (в среднем 71.3 ± 1.25 г, $n = 8$) (Перемитин, 1999). В течение инкубационного периода потери массы яйца составляют 17.6 ± 0.83 г SE , или около 23% ($n = 39$) (Piatt, Kitaysky, 2002).

Как и у других чистиковых птиц (Gaston, Powel, 1989; Кондратьев, 1993), период инкубации у разных пар ипатов варьирует. Обычно почти сразу после откладки яйца самка улетает в море и возвращается на гнездо по истечении нескольких часов, но иногда птицы не приступали к насиживанию в течение 1–3 сут, также они могли оставлять гнезда на некоторое время и во время инкубации.

Таблица 2. Морфометрические параметры взрослых особей и слетков ипатки с острова Талан

| Показатель | Среднее | <i>SD</i> | <i>n</i> | min–max | Годы | Источник |
|----------------------|---------|-----------|----------|-------------|-----------|------------------------|
| Самцы | | | | | | |
| Вес, г | 520.95 | 54.9 | 21 | 390–580 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 529.9 | 48.5 | 35 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| | 539 | – | 30 | 475–620 | 1987–1992 | Кондратьев и др., 1992 |
| Длина крыла, мм | 194.0 | 4.29 | 22 | 184–201 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 190.2 | 6.1 | 35 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| Длина хвоста, мм | 70.71 | 7.8 | 22 | 61–85 | 1997–2018 | Наши данные |
| Длина цевки, мм | 29.72 | 1.82 | 22 | 26.84–34.21 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 31.3 | 1.9 | 35 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| Длина клюва, мм | 48.85 | 2.04 | 22 | 41.3–52.45 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 49.3 | 2.4 | 34 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| Высота клюва, мм | 42.07 | 1.47 | 16 | 38.5–44.0 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 40.8 | 3.6 | 8 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| Самки | | | | | | |
| Вес, г | 479.65 | 74.96 | 20 | 328–625 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 512.5 | 49.1 | 32 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| | 520 | – | 27 | 440–620 | 1987–1992 | Кондратьев и др., 1992 |
| Длина крыла, мм | 190.52 | 5.38 | 21 | 180–199 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 185.7 | 6.5 | 32 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| Длина хвоста, мм | 68.95 | 6.49 | 21 | 60–82 | 1997–2018 | Наши данные |
| Длина цевки, мм | 29.70 | 2.17 | 20 | 27.23–35.5 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 30.2 | 1.7 | 32 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| Длина клюва, мм | 46.54 | 3.81 | 20 | 33.4–51.2 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 47.5 | 1.8 | 32 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| Высота клюва, мм | 39.55 | 2.09 | 12 | 35.9–42.86 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 40.9 | 1.9 | 9 | – | 1987–1989 | Kitaysky, 1996 |
| Самцы + самки | | | | | | |
| Вес, г | 495.55 | 68.49 | 45 | 328–625 | 1997–2018 | Наши данные |
| | 521.15 | 34.7 | 39 | 455–605 | 1993 | Архив лаборатории |
| | 520.9 | – | 67 | – | 1987–1989 | Piatt, Kitaysky, 2002 |
| Длина крыла, мм | 191.90 | 5.01 | 51 | 180–201 | 1987–2018 | Наши данные |
| | 188.10 | 6.20 | 39 | 174–200 | 1993 | Архив лаборатории |
| | 187.9 | – | 68 | – | 1987–1989 | Piatt, Kitaysky, 2002 |
| Длина хвоста, мм | 69.66 | 6.55 | 48 | 60–85 | 1987–2018 | Наши данные |
| Длина цевки, мм | 29.58 | 1.89 | 48 | 26.84–35.5 | 1987–2018 | Наши данные |
| | 30.31 | 1.90 | 39 | 27.3–34.6 | 1993 | Архив лаборатории |
| | 30.7 | – | 68 | – | 1987–1989 | Piatt, Kitaysky, 2002 |
| Длина клюва, мм | 47.61 | 3.01 | 49 | 33.4–52.45 | 1987–2018 | Наши данные |
| | 47.19 | 1.82 | 39 | 43.1–51.3 | 1993 | Архив лаборатории |
| | 48.3 | – | 67 | – | 1987–1989 | Piatt, Kitaysky, 2002 |
| Высота клюва, мм | 40.98 | 2.03 | 32 | 35.9–44.0 | 1987–2018 | Наши данные |
| | 39.04 | 1.45 | 39 | 36.1–42.1 | 1993 | Архив лаборатории |

Таблица 2. Окончание

| Показатель | Среднее | <i>SD</i> | <i>n</i> | min–max | Годы | Источник |
|------------------------|---------|-----------|----------|-----------|-----------|-----------------------|
| Слетки (самцы + самки) | | | | | | |
| Вес, г | 349 | — | — | — | 1987 | Kitaysky, 1996 |
| | 341 | — | — | — | 1988 | Kitaysky, 1996 |
| | 338.91 | 32.28 | 157 | 187–470 | 1988 | Архив лаборатории |
| | 348.83 | 29.87 | 139 | 285–450 | 1989 | Архив лаборатории |
| | 354 | — | — | — | 1989 | Kitaysky, 1996 |
| | 348.7 | — | 76 | — | 1987–1989 | Piatt, Kitaysky, 2002 |
| | 318.30 | 26.18 | 62 | 265–380 | 1991 | Архив лаборатории |
| Длина крыла, мм | 156.11 | 5.12 | 157 | 140–167 | 1988 | Архив лаборатории |
| | 155.92 | 5.32 | 138 | 143–168 | 1989 | Архив лаборатории |
| | 156.9 | — | 76 | — | 1987–1989 | Piatt, Kitaysky, 2002 |
| | 153.09 | 5.39 | 62 | 140–165 | 1991 | Архив лаборатории |
| Длина цевки, мм | 29.88 | 1.20 | 22 | 27.3–32.3 | 1988 | Архив лаборатории |
| | 30.2 | — | 74 | — | 1987–1989 | Piatt, Kitaysky, 2002 |
| Длина клюва, мм | 31.75 | 1.17 | 22 | 29.8–34 | 1988 | Архив лаборатории |
| | 31.8 | — | 74 | — | 1987–1989 | Piatt, Kitaysky, 2002 |
| Длина хвоста, мм | 48.90 | 3.12 | 21 | 43–55 | 1988 | Архив лаборатории |

Прочерк — нет данных.

Хотя в норме насиживание должно быть непрерывным, прерывание инкубации чаще всего не сказывалось на вылуплении птенца и его последующем развитии, однако влияло на продолжительность инкубации у отдельно взятых пар (Wehler, 1980, 1983; наши данные). На о-ве Талан, согласно данным Китайского (Piatt, Kitaysky, 2002), в 1987–1989 гг. период с момента откладки яйца и до вылупления птенца у ипатки варьировал от 38

до 45 сут и в среднем составил $39.6 \pm 0.53 SE$ ($n = 15$). Согласно нашим наблюдениям, в разные годы этот период составлял $40.5 \pm 1.29 SE$ (38–43, $n = 29$), при этом в 11 из 29 случаев птицы инкубировали яйца в течение 41 сут. По результатам исследований на о-ве Св. Лаврентия, период насиживания ипатки составлял 40–43 сут (в среднем 41.4, $n = 5$) (Sealy, 1969). На о-ве Баррен этот период составил в среднем 40.2 (39–42 сут для 2 гнезд), а на п-ове

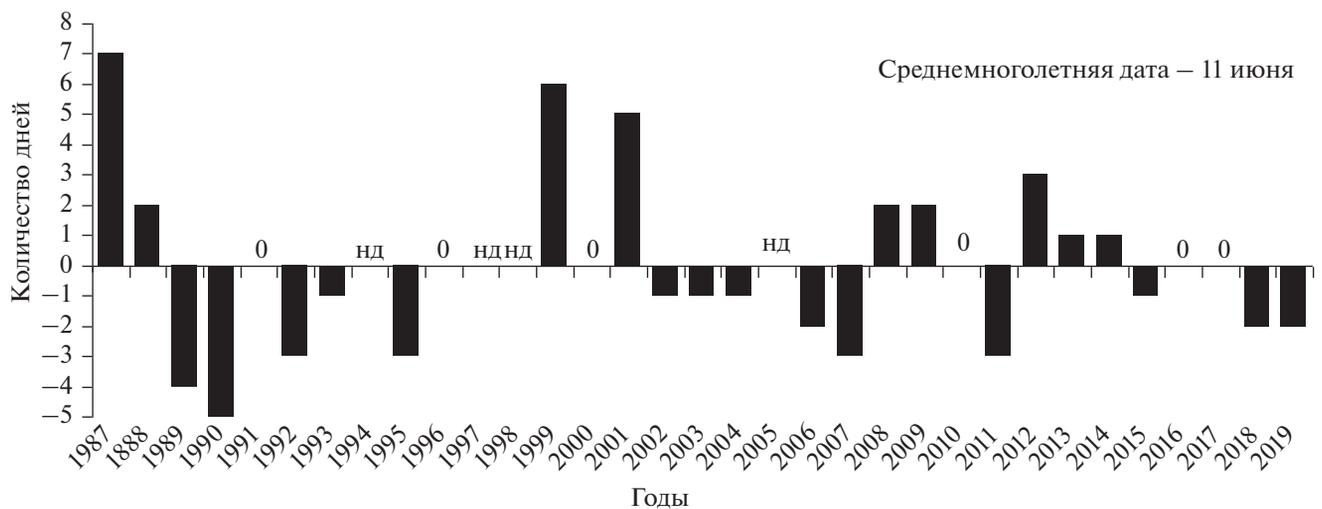


Рис. 3. Ежегодные отклонения от среднемноголетнего значения сроков начала откладки яиц у ипатки на острове Талан (нд — нет данных).

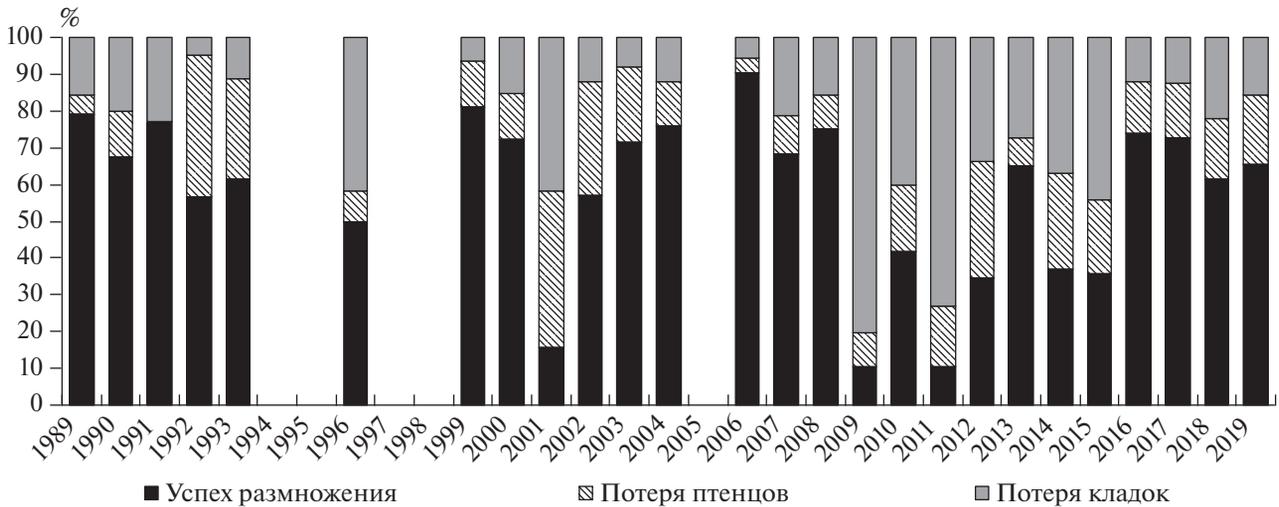


Рис. 4. Продуктивность ипатки на острове Талан в 1989–2019 годах. В 1994–1995, 1997–1998 и 2005 гг. данные отсутствуют.

Аляска – $41.2 \text{ сут} \pm 3.4 \text{ SD}$ ($n = 20$) (Amaral, 1977; Petersen, 1983).

В зависимости от сроков откладки яиц вылупление птенцов в разные годы начиналось в период с 17 по 29 июля (среднепогодная 22 июля (21.89 ± 2.84 , $n = 29$)). Наиболее поздним (23–29.07) оно было в 1987–1988, 1999, 2001, 2008–2009, 2013–2014 гг. В другие годы сроки начала появления птенцов отмечались в пределах среднепогодной отметки или были более ранними. Чаще всего это происходило 19–22 июля. В разные годы поздних недавно вылупившихся птенцов отмечали в период с 4 по 16 августа и в двух случаях – 26 августа. В разные годы средняя дата периода вылупления птенцов варьировала между 23 июля и 5 августа, а за весь период исследований она приходилась на 27 июля (27.15 ± 2.97 , $n = 21$).

Первых сходящих в море птенцов отмечали в конце августа (27–30.08) и начале сентября (2.09). По косвенным оценкам, наиболее активно сход птенцов на острове проходит с 10 по 20 сентября и заканчивается в конце сентября–начале октября. Например, в 1990 г. таких птиц наблюдали даже 2 октября, тогда как первых в этом сезоне отмечали 3 сентября (Кондратьев и др., 1992). Взрослые особи покидают остров постепенно, по мере схода молодых птиц.

Продуктивность. Успех размножения ипатки варьировал от 10.3 до 90.5% и в среднем за весь период наблюдений составил 56.4 ± 22.04 ($n = 29$; CV 40%), успех инкубации – от 19.8 до 95.2% (в среднем 75.5 ± 18.87 , $n = 28$; CV 25%), успех птенцового периода – от 26.7 до 100% (в среднем 74.6 ± 18.10 , $n = 26$; CV 24%) (табл. 3). В многолетнем аспекте успех размножения ипатки чаще все-

го был достаточно высоким. Исключение составили сезоны 1987, 1988, 1996, 2001, 2009–2012, 2014 и 2015 гг., когда этот показатель у птиц оказался ниже среднепогодной оценки. При этом в 1987, 1988 и 2001 гг. более высокие потери отмечали на стадии выкармливания птенцов, в 1996 г. – на стадии инкубации, тогда как 2001, 2009–2012, 2014 и 2015 гг. определялись одновременно высокой гибелью кладок и птенцов (рис. 4).

Число погибших яиц в разные годы варьировало от 4.8 до 80.2%. Частично это были свежесложенные яйца, которые не насиживались вообще, а также насиженные и брошенные на разных стадиях инкубации, которых было большинство (табл. 3). Многие из этих яиц со временем не находили вовсе, однако их исчезновение не всегда могло быть связано с деятельностью хищников (см. раздел “Хищничество”). Они могли выкатиться из гнездовой лунки и провалиться в осыпь во время активности птиц, поскольку гнезда даже уже с брошенными кладками посещаются ипатками до конца сезона размножения. Кроме того, яйца из гнезд, расположенных на нижних участках склона, иногда вымываются волнами во время штормов. Наибольшее количество погибших кладок было отмечено в 2009 и 2011 гг. Большинство из них были брошены птицами на последних стадиях насиживания, перед началом вылупления птенцов. Неоплодотворенные яйца (“болтуны”) встречались практически ежегодно, и их доля составляла от 1 до 5% от всех отложенных яиц или 2–33% от числа брошенных. Поскольку такие яйца могли быть и в числе исчезнувших, их количество, возможно, было бы больше. Некоторые кладки, вероятно, могли быть брошены или повреждены (надколотые или треснутые яйца) взрослыми птицами после или во время нашего

Таблица 3. Показатели продуктивности ипатки на контрольных площадках острова Талан в 1987–2019 гг.

| Показатель | 87 | 88 | 89 | 90 | 91 | 92 | 93 | 94 | 96 | 99 | 00 | 01 | 02 | 03 | 04 | 06 | 07 | 08 | 09 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | |
|------------------------------|----|----|------|------|------|------|------|----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|--|
| Всего гнезд | 27 | 30 | 19 | 40 | 44 | 62 | 62 | 20 | 12 | 96 | 98 | 103 | 107 | 136 | 142 | 179 | 179 | 141 | 116 | 125 | 153 | 113 | 40 | 57 | 106 | 108 | 113 | 109 | 101 | |
| Всего погибших яиц | – | – | 3 | 8 | 10 | 3 | 7 | – | 5 | 6 | 15 | 43 | 13 | 11 | 17 | 10 | 38 | 22 | 93 | 50 | 112 | 38 | 11 | 21 | 47 | 13 | 14 | 24 | 16 | |
| Причины гибели: | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Брошены, ненасиженные | – | – | 1 | 4 | 0 | 0 | 1 | – | 4 | 0 | 12 | 0 | 1 | 1 | 3 | 1 | 8 | 9 | 5 | 12 | 25 | 11 | 1 | 5 | 7 | 3 | 3 | 5 | 2 | |
| Брошены, насиженные | – | – | 2 | 4 | 10 | 3 | 6 | – | 1 | 6 | 3 | 43 | 12 | 10 | 14 | 9 | 30 | 13 | 88 | 38 | 87 | 27 | 10 | 16 | 40 | 10 | 11 | 19 | 14 | |
| из них: | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| “болтун” | – | – | – | 1 | 0 | 0 | 0 | – | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 2 | 4 | 3 | 2 | 0 | 2 | 5 | 3 | 0 | – | 2 | 0 | 3 | 1 | 2 | 1 | |
| повреждено (трещина) | – | – | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | – | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | – | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | |
| беспокойство | – | – | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | – | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | – | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| исчезли | – | – | 0 | 0 | 4 | 1 | 2 | – | 3 | 1 | 0 | 22 | 4 | 0 | 5 | 3 | 11 | 13 | 50 | 10 | 32 | 19 | – | 7 | 18 | 7 | 10 | 12 | 12 | |
| съедено полевками | – | – | 0 | 4 | 4 | 1 | 0 | – | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 5 | 1 | – | 0 | 2 | 1 | 3 | 1 | 0 | |
| Всего вылупилось птенцов | – | 16 | 32 | 34 | 34 | 59 | 55 | – | 7 | 90 | 83 | 60 | 94 | 125 | 125 | 169 | 141 | 119 | 23 | 75 | 41 | 75 | 29 | 36 | 59 | 95 | 99 | 85 | 85 | |
| Всего погибших птенцов | – | – | 1 | 5 | 0 | 24 | 17 | – | 1 | 12 | 12 | 44 | 33 | 28 | 17 | 7 | 19 | 13 | 11 | 23 | 25 | 36 | 3 | 15 | 21 | 15 | 17 | 18 | 19 | |
| Причины гибели | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| голодание (погибли в гнезде) | – | – | 1 | 3 | 0 | 11 | 3 | – | 0 | 7 | 6 | 34 | 17 | 14 | 12 | 5 | 14 | 9 | 4 | 14 | 13 | 34 | 3 | 8 | 7 | 3 | 9 | 9 | 11 | |
| исчезли (ранний сход) | – | – | 0 | 0 | 0 | 13 | 14 | – | 0 | 5 | 3 | 10 | 16 | 14 | 3 | 2 | 5 | 4 | 7 | 9 | 12 | 2 | – | 7 | 14 | 12 | 8 | 9 | 8 | |
| убиты | – | – | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | – | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | – | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| беспокойство | – | – | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | – | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | – | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| аномальное развитие | – | – | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | – | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | – | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Всего сошло птенцов | – | 15 | 27 | 34 | 34 | 35 | 38 | – | 6 | 78 | 71 | 16 | 61 | 97 | 108 | 162 | 122 | 106 | 12 | 52 | 16 | 39 | 26 | 21 | 38 | 80 | 82 | 67 | 66 | |
| Успех (%) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| инкубации | 89 | 77 | 84.2 | 80.0 | 77.3 | 95.2 | 88.7 | – | 58.1 | 93.7 | 84.7 | 58.2 | 87.8 | 91.9 | 88.0 | 94.4 | 78.8 | 84.4 | 19.8 | 60.0 | 26.8 | 66.4 | 72.5 | 63.1 | 55.7 | 87.9 | 87.6 | 77.9 | 84.1 | |
| птенцового периода | 25 | 43 | 93.7 | 84.4 | 100 | 59.3 | 69.1 | – | 85.7 | 86.7 | 85.5 | 26.7 | 64.9 | 77.6 | 86.4 | 95.8 | 86.5 | 89.1 | 52.2 | 69.3 | 39.0 | 52.0 | 89.6 | 58.3 | 64.4 | 84.2 | 82.2 | 78.8 | 77.6 | |
| размножения | 22 | 33 | 78.9 | 67.5 | 77.3 | 56.4 | 61.3 | 64 | 50.0 | 81.2 | 72.4 | 15.5 | 57.0 | 71.3 | 76.0 | 90.5 | 68.1 | 75.2 | 10.3 | 41.6 | 10.4 | 34.5 | 65.0 | 36.8 | 35.8 | 74.1 | 72.6 | 61.5 | 65.3 | |

Примечания. 1987–1988, 1994 гг. – данные А.С. Китайского (Kitaysky, 1996); 1996 г. – данные В.Г. Перемитина (Перемитин, 1999); 2013 г. – данные А.В. Кленовой (Кленова, Бахтурина, 2014); в 1995, 1997, 1998, 2005 гг. данные отсутствуют; прочерк – нет данных.

Таблица 4. Весовые показатели птенцов ипаток в возрасте 30 ± 4 сут на острове Талан в разные годы

| Год | Вес, г | Возраст, сут | Прирост веса, г/сут |
|------|---|-------------------------------------|---|
| 1999 | 233.00 ± 56.74 (170–310; $n = 5$) | 29.20 ± 1.92 (27–32; $n = 5$) | 6.39 ± 1.50 (4.66–8.31; $n = 5$) |
| 2000 | 252.22 ± 40.16 (180–310; $n = 9$) | 31.44 ± 1.87 (29–34; $n = 9$) | 6.49 ± 1.16 (4.41–8.2; $n = 9$) |
| 2001 | 145.33 ± 54.27 (80–214; $n = 6$) | 27.83 ± 1.83 (26–30; $n = 6$) | 3.37 ± 1.97 (1.11–6.3; $n = 6$) |
| 2002 | 235.6 ± 48.42 (168–300; $n = 5$) | 28.6 ± 1.34 (27–30; $n = 5$) | 6.56 ± 1.49 (4.49–8.44; $n = 5$) |
| 2003 | 270.0 ± 59.34 (200–360; $n = 8$) | 28.5 ± 1.30 (27–30; $n = 8$) | 7.83 ± 1.91 (5.51–10.47; $n = 8$) |
| 2004 | 295.83 ± 61.78 (220–390; $n = 12$) | 30.16 ± 2.32 (27–33; $n = 12$) | 8.21 ± 1.82 (6.02–11.42; $n = 12$) |
| 2006 | 329.28 ± 63.70 (215–410; $n = 14$) | 30.42 ± 2.59 (26–34; $n = 14$) | 9.20 ± 1.73 (6.21–11.64; $n = 14$) |

Данные представлены как среднее $\pm SD$ (min–max; n).

посещения гнезд, но такие случаи за весь период исследований были единичными.

Число погибших птенцов варьировало от 0 до 73.3% от общего числа вылупившихся. В условиях достаточно высокой ежегодной выживаемости птенцов часть из них погибала от голода. Как правило, это происходило в период продолжительных циклонов со штормовыми ветрами, которые затрудняли добычу корма, как это было, например, в 2001 г., когда отмечали самую высокую гибель птенцов за весь период исследований. Обычно мертвых птенцов мы обнаруживали непосредственно в норах или гнездовых камерах или уже на выходе из них, а некоторые исчезали вовсе. По возрасту среди последних были как уже подростки, так и совсем пуховые. Как показали наблюдения, при недостатке корма голодные птенцы всегда стремятся покинуть гнездо и сойти в море, однако в раннем возрасте они не имеют шансов на дальнейшее выживание. Такое поведение характерно и для обитающих на острове других чистиковых птиц, таких как топорок, большая конюга, белобрюшка. Как и в случае с кладками, птенцы погибали или исчезали из некоторых гнезд во время наката, в результате чего происходило затопление и нарушение целостности гнездовой камеры. В то же время непосредственно продолжительные ливневые дожди на выживаемость большинства птенцов влияния не оказывали, поскольку места гнездования ипаток расположены в достаточно хорошо дренированных каменистых осыпях. Гибель яиц и недавно вылупившихся птенцов из очень поздних кладок, происходила практически всегда. Случаи гибели птенцов по вине человека или хищника (учитывалось наличие телесных повреждений) регистрировались достаточно редко, хотя такие особи могли быть в числе исчезнувших из нор.

Развитие птенцов. На о-ве Талан однодневные птенцы ипатки весили от 35 до 53 г (в среднем 47.2 ± 0.94 , $n = 22$) (наши данные). Согласно другим проведенным на острове исследованиям (Piatt, Kitaysky, 2002), такие птенцы весили в среднем $47.9 \pm 1.02 SE$ г ($n = 15$), что согласуется и

с нашими данными, при этом длина клюва и цевки у них в среднем составила $18.9 \pm 0.22 SE$ мм ($n = 18$) и $20.7 \pm 0.25 SE$ мм ($n = 18$), соответственно.

Как показали экспериментальные исследования, средний вес месячных птенцов в разные годы колебался от 145.33 ± 54.27 до 329.28 ± 63.70 г, при индивидуальном разбросе от 80 до 410 г. (табл. 4). Наиболее высокие показатели прироста веса птенцов отмечали в 2003, 2004 и 2006 гг., что соответствовало и их достаточно хорошей весовой кондиции в данном возрасте. В другие годы вес птенцов достигал более низкой отметки, а экстремально низким он был в 2001 г. Практически ежегодно в первые 10–15 сут прирост веса у всех исследованных птенцов был достаточно равномерным и без существенных индивидуальных расхождений. В дальнейшем происходило постепенное увеличение массы, хотя скорость роста варьировала в зависимости от сезона (рис. 5). Исключениями были 1999 и 2001 гг., когда птенцы набирали вес лишь до 20-суточного возраста и далее он оставался практически на одинаково низком уровне, хотя показатели 1999 г. были все же выше. В 2002 г. скорость прироста веса была также достаточно низкой у птенцов при достижении 25-суточного возраста. Впоследствии наблюдалось ее существенное увеличение, но показатели конечного веса птенцов остались в итоге достаточно низкими для сезона.

По разным сведениям (Sealy, 1969; Wehle, 1980; Petersen, 1983; Gaston, Jones, 1998; Harding et al., 2003), в зависимости от обеспеченности кормовыми ресурсами молодые ипатки покидают колонии в возрасте 29–49 сут. Средний возраст сходящих птиц на о-ве Талан составил $44.7 \pm 1.2 SE$ сут (Kitaysky, 1996). Большинство из них были полностью оперенными, у некоторых же отмечали остатки пуха только на груди, горле, голове, затылке, спине, подхвостье, у других, он сохранялся по всему телу. По весу, а также показателям длины клюва, крыла и хвоста сходящие птицы значительно уступали взрослым птицам (табл. 2). По разным данным их вес составлял 61–71% от

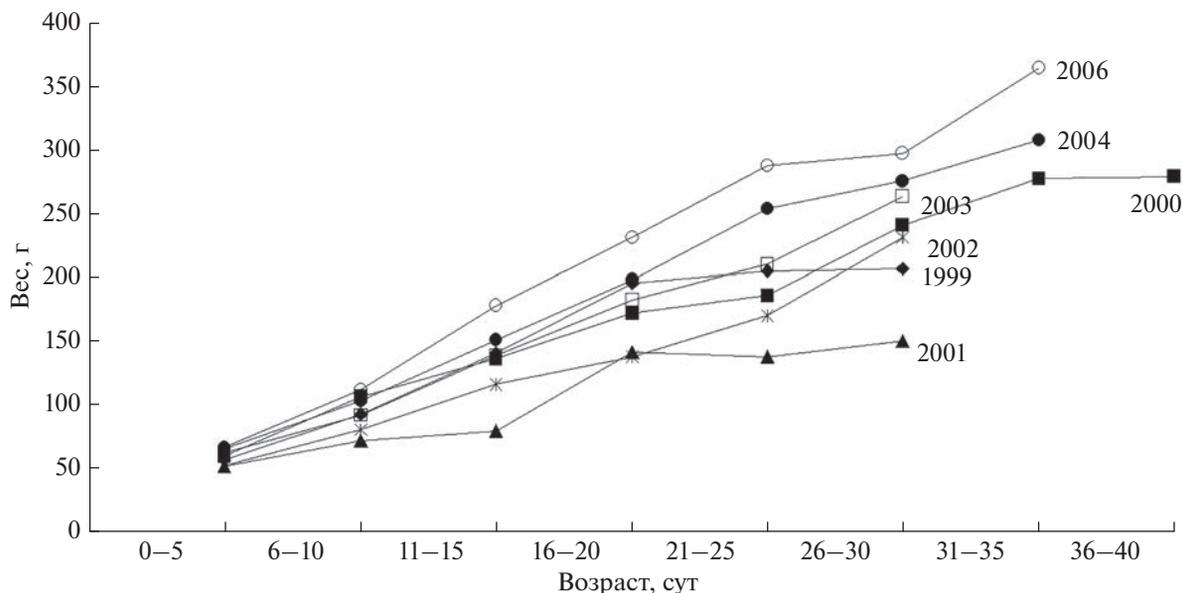


Рис. 5. Динамика роста птенцов ипатки на острове Талан в разные годы.

веса взрослой птицы, длина клюва — 65–67%, длина крыла — 79–83%. При этом у них была уже хорошо развита цевка, соответствующая параметрам взрослых птиц, что позволяет еще нелетным молодым птицам активно передвигаться по суше и водной поверхности. В 1987–1989 гг. вес сходящих на воду ипаток хотя и незначительно, но варьировал, однако показатели длины крыла, перьев спины, брюшка, хвоста и некоторых маховых были достаточно постоянными (Kitaysky, 1996). В 1991 г. такие птицы существенно уступали в развитии, что было хорошо видно по их весу и длине крыла (табл. 2).

Хищничество

Из наземных млекопитающих и пернатых хищников, которые могут в той или иной степени быть причастны к гибели взрослых ипаток, их птенцов и кладок, на острове постоянно обитают горностай (*Mustela erminea*), лисица (*Vulpes vulpes*) и три вида полевок — красно-серая (*Clethrionomys rufocanus*), красная (*C. rutilus*) и экономка (*Microtus oeconomus*), а также сапсан (*Falco peregrinus*), белоплечий орлан (*Haliaeetus pelagicus*), ворон (*Corvus corax*), тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus*). Полевки, как правило, выступают своего рода утилизаторами уже брошенных яиц. Они надгрызают яйцо по окружности и затем частично или полностью выедают его содержимое. От общего числа погибших яиц доля съеденных полевыми варьировала в разные годы от 1 до 50%. Вполне вероятно, что яйцами ипаток может питаться и горностай. Кроме того, нами был отмечен случай, когда взрослый горностай перетаскивал

в свое логово слетка ипатки, который по размерам превосходил его самого. Иногда мы отмечали в гнездах уже погибших травмированных пуховых птенцов, при этом вполне упитанных и даже накормленных, что могло произойти либо из-за укуса горностая, либо по вине взрослой птицы в результате беспокойства, вызванного приближением этого хищника. Большинство гнезд ипаток находятся глубоко среди камней, однако гнезда, устроенные в приповерхностных частях осыпей, вполне доступны для лис. Эти хищники достают из таких гнезд яйца даже при наличии взрослой птицы, которая в это время убегает. Подобные случаи наблюдались неоднократно, кроме того, мы часто находили яйца ипаток, прикопанные про запас. Жертвами лис становятся и взрослые птицы. На северной террасе острова они находят в траве идущих к морю птиц, которым по каким-то причинам не удалось благополучно слететь со склона. Но особенно уязвимы ипатки на вершинном плато острова. Гнездящиеся здесь птицы не имеют возможности совершить быстрый взлет, в отличие от тех, которые живут на склонах. При неожиданном появлении хищника или человека они предпочитают сразу прятаться в осыпи, а те, кто пытается в панике взлететь, не набирая высоты, часто падают в траву, где их и вылавливают лисы. Убитых ипаток мы встречаем достаточно много на так называемых “лисыих полянах”, где лисы проводят время со своими выводками. Находящиеся в гнездах птенцы ипаток, за редким исключением, недоступны для лис, однако во время схода, что происходит с начала сентября до начала октября, они становятся особенно уязвимыми, поскольку достигают моря пешком. В этот

период молодые ипатки, как и топорки, являются, по всей видимости, основным и легко доступным источником питания лис.

Тихоокеанская чайка, как правило, не нападет на взрослых ипатов, однако может питаться уже погибшими птицами. Их доля в составе питания чаек была невелика и составляла 1.9 и 0.7% в течение мая и июня, соответственно (Кондратьева, 2004). Находящиеся в гнездах птенцы обычно недоступны для чаек, однако погибшие или еще живые птенцы во время их схода в море становятся доступными для хищников. Содержание птенцов в питании чаек было также невысоким и составило в течение августа 1.9% от всех кормов. Таким же способом вполне могут добывать птенцов и вороны, хотя никакими данными мы не располагаем. В питании белоплечего орлана на о-ве Талан ипатка встречается достаточно редко. Так, в общей доле питания этого вида топорок и ипатка составляет 8.3% (Утехина, 2004). Случаев охоты взрослых сапсанов на ипатов мы никогда не отмечали, хотя молодые иногда были замечены в погоне за ними, но эти попытки были всегда нерезультативными. Скорее всего, такие действия можно расценивать как игровые или тренировочные для только что вылетевших из гнезда молодых сапсанов. Достаточно большой вес ипатки не позволяет соколу схватить и нести ее в лапах, но он, вероятно, способен сбить ее в полете. Мы иногда находили ипатов, у которых была прокутана шея и частично ошипана, как это делает сапсан со своими жертвами. Однако эти птицы были в итоге брошены. По сравнению с мелкими чистиковыми птицами, которых предпочитает добывать сапсан, у взрослых ипатов достаточно толстая и прочная шкура, которую, вероятно, трудно разорвать сапсану. В то же время, поздним летом и ранней осенью соколы, при отсутствии на острове привычного для них корма, находят на открытых пространствах и охотно подьедают молодых ипатов (и топорков), уже погибших от лис во время ночного схода. Нам приходилось находить ошипанных и частично съеденных птиц и непосредственно наблюдать в этот момент самих сапсанов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Среди гнездящихся на о-ве Талан чистиковых птиц ипатки появлялись в числе последних, при этом сроки их прилета были достаточно близкими из года в год, а даты откладки яиц существенно не отклонялись от среднесезонной отметки. Исключение составляли лишь годы с повышенной ледовитостью Охотского моря, что выражалось в поздних сроках разрушения ледовых полей в северной его части, как например в 1999 и 2001 гг. (Устинова и др., 2002). В некоторые, относительно малоледовитые сезоны, например 2008,

2009 и 2012 гг., ледовая обстановка у берегов острова усугублялась ветрами южных румбов, которые в течение первой декады июня удерживали льды в прибрежной зоне Тауйской губы, что также задерживало откладку яиц у ипатов. Положительная корреляция между датами разрушения льда и начала откладки яиц у ипатки была отмечена нами в более ранних исследованиях (Голубова, 2007). Достаточно стабильные сроки гнездования ипатов, включая даты прилета, отмечались и в других отдельно взятых колониях, хотя в пределах ареала, в колониях, находящихся в низких и высоких широтах, разница в этих сроках может достигать одного месяца (Wehle, 1980; Evans et al., 2019; Youngren et al., 2019; Mudge et al., 2019). Известно, что на о-вах Семииды (южное побережье Аляски) среди гнездящихся морских птиц ипатки также прилетают позже всех (Hatch, Hatch, 1990). Состояние снежного покрова, которое может оказать влияние на сроки начала гнездования у таких видов, как топорок и большая конюга, практически не сказывается на ипатке, поскольку откладка яиц у последней проходит уже в отсутствие снега в регионе (Голубова, 2007). Как известно, ипатка кормится в прибрежных водах (от 1–2 км) и во многом зависит от подхода молодежи пелагических рыб и их обилия. Питание ипатов вблизи колоний часто связывают с локальной высокой продуктивностью акваторий в районах гнездования птиц и предпочтительным обитанием на мелководьях тихоокеанской песчанки (*Ammodytes hexapterus*), хотя в поисках доступной для них этой и другой рыбы ипатки могут совершать и более длительные перелеты (Piatt, Kitaysky, 2002; Harding et al., 2003). У нас нет данных по питанию взрослых ипатов с о-ва Талан, однако известно (Piatt, Kitaysky, 2002), что в период размножения основу питания этого вида составляют одни и те же кормовые объекты. Согласно нашим исследованиям (Голубова, Назаркин, 2009), встречаемость тихоокеанской песчанки в питании птенцов ипатки на о-ве Талан достаточно высока и превосходит ее содержание у экологически близкого ей рыбоядного вида – топорка. Песчанка является одним из немногих видов рыб, нерест которой растянут с ноября по июнь, в связи с чем ее молодь появляется в акватории Тауйской губы уже в июне. В непосредственной близости от о-ва Талан наибольшие концентрации песчанки отмечены в Амахтонском и Мотыклейском заливах, восточнее и западнее о-ва Спафарьева (Черешнев и др., 2001). В то же время, обилие песчанки и характерные для нее вертикальные и горизонтальные миграции во многом зависят от степени прогрева поверхности моря (Abookige et al., 2000). В условиях низкой температуры воды ее доступность и обилие заметно снижаются для морских птиц. На наш взгляд, эти особенности биологии песчанки, как главного кормового ресурса

са ипатки, объясняют позднее гнездование этих птиц как на о-ве Талан, так и в других колониях.

Успех размножения ипатки в многолетнем аспекте оказался достаточно вариabельным, однако сезоны или периоды с относительно высоким его показателем отмечались все же чаще. В целом, по среднему значению этого показателя ипатки с о-ва Талан сопоставимы с птицами из других колоний, где ведется многолетний мониторинг продуктивности вида. Так, на островах Булдырь этот показатель колебался от 23 до 71% (в среднем 48%, $n = 31$), Айттак – от 29 до 77% (в среднем 56%, $n = 17$), Човиет, по разным данным от 5 до 74% (в среднем 37%, $n = 14$) и от 34 до 77% (в среднем 59%, $n = 7$), Семиди – от 31 до 70% (в среднем 56%, $n = 8$) (Hatch, Hatch, 1990a; Byrd et al., 1993; Piatt, Kitaysky, 2002; Harding et al., 2003; Evans et al., 2019; Youngren et al., 2019; Mudge et al., 2019). Как было отмечено (Piatt, Kitaysky, 2002), до начала 2000-х гг. вариabельность успеха размножения на таких островах, как Чисик, Семиди и Булдырь была достаточно низкой (CV 24–30%). На о-ве Талан в 1987–1994 гг. коэффициент вариации (CV) был чуть выше и составил 35% (Piatt, Kitaysky, 2002). С начала 2000-х гг. колебания успеха размножения ипаток на этих и других островах стали более заметными, а сезоны с успехом размножения ниже среднемноголетней отметки стали отмечаться чаще (Dragoo et al., 2020). В этот период неблагоприятными для гнездящихся на о-ве Талан ипаток стали 2009–2015 гг., что, на наш взгляд, могло быть связано с океанографическими изменениями в регионе и, следовательно, с доступностью кормовых ресурсов. Причем этот период стал еще более неблагоприятным для таких гнездящихся на острове рыбоядных птиц, как моевки и топорки (Голубова, 2018; наши данные). Наши исследования, проведенные в 1987–2004 гг., показали тесную статистическую связь между гидрологическим режимом акватории Тауйской губы с динамикой населяющих их гидробионтов, составом питания и успехом размножения морских птиц (Kitaysky, Golubova, 2000; Голубова, 2007). В годы с ранним разрушением ледового покрова и высокой температурой поверхностных вод успешнее размножались рыбоядные птицы (топорок, ипатка), чему способствовали повышение биомассы мезопланктона и увеличение концентрации молоди пелагических рыб в акватории Тауйской губы. Сезоны с поздним разрушением льда и низкой температурой поверхностных вод благоприятствовали размножению холодноводного макропланктона, в частности эвфаузиид, и, таким образом, повышали успешность размножения планктоноядных видов (большая конюга, белобрюшка). В 2009–2015 гг., как и в другие годы (1999, 2001), были отмечены сезоны с относительно более поздним разрушением льда в акватории Тауйской губы, что обуславливало, как указыва-

лось выше, некоторую задержку в откладке яиц у ипатки. Позднее, в летний период, температура поверхности воды в эти годы была ниже среднемноголетней отметки (https://gp5.ru/Архив_погоды_на_о.Спафарьева). Все эти факторы могли косвенным образом определить снижение показателей успеха размножения ипатки в эти годы, как мы и показали в предыдущих исследованиях (Kitaysky, Golubova, 2000; Голубова, 2007). Однако в этот же период, а затем и в последующие годы мы наблюдали снижение успеха размножения большой конюги, что несколько не вписывается в наши ранее высказанные предположения (Голубова, 2021). Все это указывает на постоянную динамичность океанографических процессов, происходящих в настоящее время в Мировом океане в результате климатических изменений. В связи с этим эта тема станет для нас предметом дополнительных исследований и анализов. В то же время, нельзя исключать местные погодные факторы, такие как практически ежегодные продолжительные циклоны со штормовыми ветрами, которые затрудняют добычу кормовых ресурсов морскими птицами, и ипатками в частности, что сказывается на выживаемости их птенцов в эти периоды.

Изучение динамики роста птенцов ипатки в 1999–2006 гг. на о-ве Талан показало существенные колебания их веса в многолетнем аспекте. Темп прироста массы птенцов и успех размножения были исключительно низкими в 2001 г. При этом успех размножения вида в равной степени определялся одинаково высокой потерей кладок и птенцов, что, несомненно, было связано с дефицитом кормовых ресурсов в акватории Тауйской губы в течение всего репродуктивного периода. Такие же низкие его показатели мы наблюдали и у топорка. На наш взгляд, та часть молодых ипаток, которые сходили в этом году в море, в дальнейшем были нежизнеспособными в естественной среде обитания, а многие могли погибнуть еще на суше. В последующие годы подобная ситуация проявилась еще в 2009 и 2011 гг. Исследования (Голубова, Назаркин, 2009) по питанию птенцов в эти годы показали, что основу их рациона составляли песчанка, сельдь (*Clupea pallasii*) и мойва (*Mallotus villosus catervarius*), при этом содержание (в процентах от общей массы корма и по частоте встречаемости), а также линейные, весовые и возрастные характеристики этих видов рыб ежегодно варьировали. В 1999–2002 гг., в годы с низкими показателями веса птенцов и успехом размножения от 15 до 81.2%, средняя масса порции корма варьировала от 8.92 до 10.55 г (0.1–35.0), а среднее количество рыб в пробе – от 1.14 до 4.77 шт. (1–45). По нашим данным, частота (раз/сутки) кормления птенцов в 1999 и 2000 гг. составила 3.3 ± 1.15 (2–6, $n = 10$) и 2.21 ± 1.38 (1–5, $n = 23$) соответственно. Согласно другим источникам, частота их кормления

может варьировать от 1 до 9 раз в день. В частности, 2–6 на о-ве Баррен; $3.0 \pm 1.0 SD$ (1–5, $n = 19$) и $6.1 \pm 2.1 SD$ (3–9, $n = 10$) на о-ве Чисик в 1997 и 1996 гг. соответственно; 5–7 на о-ве Угайушак (Wehle, 1980, 1983; Piatt, Kitaysky, 2002). В другие годы (2003–2006) исследуемого нами периода вес месячных птенцов на о-ве Талан также варьировал, хотя и был несколько выше. При этом средняя масса порции корма варьировала от 10.21 до 14.02 г ($0.3–51.3$, $n = 14$), а среднее количество рыб в ней – от 3.17 до 6.67 шт. (1–61) (Голубова, Назаркин, 2009). В эти годы успех размножения варьировал от 71 до 90% и был достаточно высоким для популяции ипаток, хотя в годы с наиболее высокими его показателями весовые характеристики птенцов были также высоки. Таким образом, на фоне высоких показателей успеха гнездования масса молодых ипаток оказалась более вариативной. То же касается и имеющихся у нас данных по весу сходящих море птенцов в 1987–1991 гг. Вес слетков в годы с высокими и низкими показателями успеха размножения был достаточно сопоставимым. Некоторые исследования биологии размножения вида на других островах также привели к подобным результатам, при этом отмечается (Kitaysky, 1996; Erikstad et al., 1997; Harding et al., 2002, 2003), что ипатка способна выкармливать птенцов до схода даже в условиях сокращения кормовой базы и дальних кормовых перелетов. Она “регулирует” частоту кормления птенцов и количество приносимых рыб в порции корма в зависимости от их потребностей. При этом в условиях сокращения частоты кормления уровень метаболизма птенцов может снизиться на 47.4%. При увеличении кормовой ситуации птенцы вновь быстро набирают темп развития. Тем не менее гибель птенцов от голода отнюдь не редкость, и этот показатель способен оказать заметное влияние на успех гнездования. Следует также подчеркнуть, что птенцы, не набравшие достаточного веса ко времени схода на воду, оказываются в очень невыгодном положении и, вероятно, большей частью гибнут до того, как научатся успешно добывать себе корм.

Как и другие исследователи, мы считаем, что темп роста птенцов, в частности прирост веса, а также их вес накануне или в момент схода в море являются достаточно показательными и служат индикаторами состояния кормовой базы ипатки в период размножения. В связи с этим вес птенцов, как и успех размножения, должны учитываться при мониторинге популяции ипатки в том или ином регионе. Экологическая пластичность ипатки очевидна в сравнении с другими близкими видами. Например, у топорка отмечаются более широкие межгодовые и географические вариации успеха размножения (Piatt, Kitaysky, 2002a; Голубова, 2010). У тупика (*Fratercula arctica*), экологически близкого вида, обитающего в Север-

ной Атлантике, наряду с более низкими показателями успеха размножения в некоторых колониях, были отмечены и случаи полного отказа от гнездования из-за нехватки кормовых ресурсов (Anker-Nilssen, 1987; Barrett et al., 1987; Baillie, Jones, 2003).

Из наземных млекопитающих основную угрозу для ипаток, живущих на о-ве Талан, представляют лисы, однако они не оказывают существенного влияния на состояние их популяции. Вследствие своей малочисленности, эти хищники контролируют лишь определенные участки острова, в то время как ипатки рассредоточены практически повсеместно по его территории, где в большинстве случаев неуязвимы. На других островах лисы являются причиной гибели взрослых птиц и их птенцов. На о-ве Большой Конюжий например, ипатки составляют 50% их диеты. Кроме того, в местах размножения ипатки страдают от песцов (*Vulpes lagopus*), серых крыс (*Rattus norvegicus*), канадских выдр (*Lontra canadensis*) (Мое, 1977; Bailey, Kaiser, 1993; Piatt, Kitaysky, 2002; Denlinger, 2006). По сравнению с другими гнездящимися на о-ве Талан морскими птицами, ипатки в меньшей степени подвержены прессу и со стороны пернатых хищников. Находящиеся в гнездах кладки и птенцы чаще всего недоступны для воронов и крупных чаек, что также отмечено в других исследованиях (Hatch, Hatch, 1990a). Однако случаи их гибели по вине этих хищников в природе все же встречаются (Amaral, 1977; Wehle, 1980). Ипатки практически неуязвимы для сапсана. Кроме того, несмотря на высокую численность ипаток и кажущуюся легкую доступность их для белоплечих орланов, эти хищники предпочитают охотиться на кайр и моевок (Утехина, 2004). Содержание ипаток в их диете не существенно, как и у белоголовых орланов (*Haliaeetus leucocephalus*) на о-ве Большой Конюжий, где этот показатель достигает 13% (Мое, 1977). В то же время, для о-ва Большой Конюжий подсчитано, что в результате общего хищничества орланов, соколов и лис изымается ежегодно около 2% размножающейся здесь популяции ипаток.

Как и все морские птицы, большую часть своей жизни ипатки проводят в открытом море. В связи с этим эта категория птиц особенно уязвима к разливам нефти и использованию дрейфтерных сетей в промышленном рыболовстве. Сведения о случаях гибели ипаток в результате этого немногочисленны, например, количество птиц, погибших в дрейфтерных сетях в северной части Тихого океана с 1950-х по 1990-е гг., исчислялось десятками тысяч. В последующие годы потери птиц сократились существенно, поскольку такой промысел на некоторых территориях был полностью ликвидирован. В российских водах Охотского и Берингова морей дрейфтерный лов рыбы велся в 1989–2015 гг. и был закрыт в 2016 г.

Исследования (Артюхин и др., 1999, 2000, 2001а) в этой области показали, что смертность ипаток была все же на порядки ниже по сравнению с такими рыбадными видами, как топорок, толстоклювая и тонкоклювая кайры. На наш взгляд, это вполне объясняется образом жизни ипатки и ее тяготению к прибрежной зоне во время добычи кормов, в результате чего она не столь уязвима, по сравнению с другими морскими птицами, а в числе погибших вероятно основную часть составляли неразмножающиеся особи. Во время осенне-зимних миграций в северо-восточной части Тихого океана были отмечены случаи массовой гибели морских птиц, в т.ч. и некоторого количества ипаток, от истощения, что возможно связано с широкомасштабными климатическими изменениями и снижением доступности их кормовых ресурсов (Piatt, Kitaysky, 2002; Jones et al., 2019).

В целом, ипатку мы можем отнести к вполне благополучному и процветающему на о-ве Талан виду птиц. На это указывают стабильно высокая ее численность, которая поддерживается на острове уже десятки лет, и достаточно высокие показатели успеха размножения по сравнению с показателями других рыбадных морских птиц. По данным 2008–2015 гг. выживаемость взрослых ипаток на о-ве Талан составила 81.3%, и этот показатель оказался самым высоким среди таких видов, как большая конюга, белобрюшка и топорок. В 1988–1991 гг. он был ниже (63.4%), однако на полученных результатах могло сказаться слишком малое количество окольцованных в тот период птиц (Зубакин, Зубакина, 1991; Vodolazova et al., 2016; Водолазова и др., 2021). Кроме того, продолжительность жизни этого вида может достигать более 20 лет (Gaston, Jones, 1998). Для тупика, например, зарегистрирован максимальный возраст 40 лет (Gaston, Jones, 1998; Fransson et al., 2010). До сих пор неизвестно, характерна ли для ипатки, как вида, натальная филопатрия. Однако если предположить, что выросшие на острове птенцы вновь возвращаются сюда по достижении половой зрелости, то сезоны с низкой продуктивностью вида, периодически отмеченные на о-ве Талан, никаким образом не могут повлиять на состояние ее популяции. В случае, если пополнение колоний происходит за счет иммиграции молодых птиц, то состояние численности и продуктивности ипатки в других колониях таковы, что могут только способствовать положительной ее динамике на о-ве Талан.

Основываясь на приведенных нами опубликованных данных, мы можем предположить, что в российской части ареала обитает более 200 000 (213 387) особей ипаток, при этом около 155 000 (154 709) птиц зарегистрировано в Охотском море, включая Курильские о-ва. Эти данные несколько отличаются от приведенных ранее други-

ми авторами, в частности около 285 000 в РФ, согласно Шунтову (1998), а также 148 750 и 119 330 в РФ и в Охотском море, соответственно, согласно оценкам американских орнитологов (Piatt, Kitaysky, 2002). С учетом североамериканских птиц мировая популяция ипатки может составлять 1 153 137 особей, что в общем-то вписывается в порядок цифр, предложенный для этого вида в более ранних публикациях. Согласно более уточненным и современным данным, в дальневосточных морях обитает около 20% птиц от этой популяции, а не 30%, как считалось ранее (Конюхов, 2010). Тренд численности ипаток в тех или иных регионах ее обитания в большинстве случаев не известен. В колониях российской части ареала данные свидетельствуют либо о стабильности численности, либо об ее увеличении. В американском секторе численность ипатки в результате изменений климата и кормовой базы снижалась во многих колониях до конца 90-х гг., а с начала 2000-х гг. ее тенденция неизвестна из-за несуществующих данных о современной ее численности.

В пределах всего ареала ипатка гнездится практически повсеместно на береговых обрывах и прибрежных островах, при этом количество гнездящихся птиц в той или иной колонии полностью определяется наличием гнездовых биотопов. По берегам в качестве гнездовых ипатки используют расщелины в скалах и селятся небольшими группами или отдельными парами совместно с другими морскими птицами. В силу ограниченности подходящих для гнездования мест в таких биотопах она немногочисленна. Однако, несмотря на небольшую плотность гнездования, суммарная их численность оказывается достаточно высокой, что обусловлено большой протяженностью береговых обрывов, например, на Чукотском п-ове. Наиболее высокие численность и плотность гнездования этого вида наблюдаются все же на островах и участках побережья с крупноглыбовыми каменистыми осыпями. Такие биотопы, как правило, привлекают больших конюг и конюг-крошек, поэтому в местах их массового гнездования зачастую отмечается и высокая численность ипатки. Например, в Беринговом море это о-в Большой Диомид и прибрежные участки на мысах Ягночымло, Уляхпэн, Имтук, Кекилин. В Охотском море это острова Ямского архипелага и Талан. На последнем популяция ипатки составляет 78 и 56% от ее численности в Охотском море и РФ в целом, а оба эти участка поддерживают 95 и 70% их численности, соответственно. Хотя средний размер колонии ($n = 201$) на побережье Охотского моря по данным (USFWS, 1999; Piatt, Kitaysky, 2002) на 1999 г. составлял всего 10 птиц. Подобная ситуация отмечается и в Северной Америке, где большая часть (80%) птиц этого вида обитает на п-ове Аляска, при среднем размере колонии 48 птиц.

При этом проведенное нами и другими исследователями обследование колоний ипатки в российской части ареала не может в полной мере достоверно отражать состояние ее численности. Скрытый характер гнездования, сильно выраженные суточные и сезонные колебания численности присутствующих в колониях птиц зачастую определяют значительный недоучет. Подобные аспекты гнездового поведения ипатов хорошо отслеживаются во время мониторинговых работ, однако они проводятся не везде (Hatch, 2002; Harding et al., 2005; Конюхов, 2010). Большинство данных по численности ипатов базируется на разовых маршрутных учетах птиц на воде или скалах, где количество учтенных особей принималось за количество гнездящихся пар. В крупных колониях проводили пересчеты — применяли поправочные коэффициенты различной величины, исходя из субъективной оценки исследователей. То же самое верно и в отношении о-ва Талан. В настоящее время плотность гнездования ипатки как визуально, так и согласно расчетам, увеличилась в некоторых местах на порядок. В то же время, оценка общей численности вида в конце 1980-х и в последующие годы не столь наглядно отражает его повышение, что, безусловно, связано с методиками учетов. Как в наших, так и предыдущих исследованиях (Кондратьев и др., 1992; Андреев и др., 2010) количество или плотность гнездования птиц, учтенных на модельных участках, экстраполировались на всю территории острова. Какими показателями плотности птиц и площади биотопов руководствовались исследователи при проведении более ранних учетов — нам не известно, и поэтому оценки численности ипатов в эти и последующие годы становятся несопоставимы. Вполне вероятно, что ее численность в конце 1980-х гг. могла быть несколько завышенной. В настоящее время численность и плотность гнездования ипатки на о-ве Талан отслеживаются нами на модельных участках, а произведенные в 2008 г. расчеты площадей гнездовых биотопов (Андреев и др., 2010) позволяют проводить экстраполяцию полученных данных на всю территорию острова. В результате этого мы можем получать сравнимые данные о численности этого вида и отслеживать ее динамику.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю огромную благодарность А.В. Андрееву, А.В. Кондратьеву, Ю.А. Слепцову за содействие и помощь в организации полевых исследований на о-ве Талан, А.В. Кленовой за предоставление дополнительной информации по успеху размножения ипатки в 2007 и 2011 гг., А.И. Обушенковой, И.И. Хардани, А.С. Плешенко, в разные годы принимавшим участие в сборе материала, а также волонтерам И.А. Кудряшовой,

П.В. Тимофеевой, С.А. Строеву за всестороннюю помощь в полевые сезоны 2018 и 2019 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., 2012. Птицы береговой полосы п-ова Тайгонос (Гижигинская губа, Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 20–32.
- Андреев А.В., Ван-Пельт Т., 2007. Размещение и численность птиц в прибрежных водах зал. Шелихова (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 4–17.
- Андреев А.В., Слепцов Ю.А., 2013. Материалы к изучению островных биот Тауйской губы: биотопическая структура и фауна птиц о. Спафарьева // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 4. С. 82–89.
- Андреев А.В., Голубова Е.Ю., Зубакин В.В., Харитонов С.П., 2010. Численность морских птиц на колониях о. Талан: двадцатилетний тренд // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 30–42.
- Андреев А.В., Харитонов С.П., Слепцов Ю.А., 2012. Колонии морских птиц острова Ионы (Охотское море) // Зоологический журнал. Т. 91. № 7. С. 843–855.
- Артюхин Ю.Б., 1999. Кадастр колоний морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Диалог-МГУ. Вып. 1. С. 25–35, 139–144.
- Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., Вяткин П.С., 1999. Случайная гибель морских птиц в дрейферных сетях на промысле лосося японскими судами в исключительной экономической зоне России в 1993–1998 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Диалог-МГУ. Вып. 1. С. 93–111.
- Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., Заочный А.Н., Никулин В.С., 2000. Смертность морских птиц в дрейферных сетях на японском промысле лососей в российских водах Берингова моря в 1993–1999 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Россельхозакадемия. Вып. 2. С. 110–126.
- Артюхин Ю.Б., Трухин А.М., Корнев С.И., Пуртов С.Ю., 2001. Кадастр колоний морских птиц Курильских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 3–59.
- Артюхин Ю.Б., Заочный А.Н., Корнев С.И., Никулин В.С., Тестин А.И., 2001а. Смертность морских птиц в дрейферных сетях на японском промысле лососей в российских водах Берингова моря в 2000–2001 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 81–85.
- Бабий У.В., 2021. Орнитофауна // Летопись природы государственного природного заповедника “Остров Врангеля”. С. 63–95.
- Блохин А.Ю., Тиунов И.М., 2005. Мыс Делиль-де-ла-Кройера (остров Сахалин) — новая точка гнездования морских птиц // Биология моря. Т. 31. № 1. С. 61–62.
- Блохин А.Ю., Тиунов И.М., 2007. Колонии птиц залива Чихачева и перспективы их сохранения // Современные проблемы природопользования, охотове-

- дения и звероводства: Материалы междунар. науч.-практ. конф. Киров: ВНИИОЗ. С. 50–51.
- Велижанин А.Г., 1972. Морские колониальные птицы Курильских островов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 28 с.
- Велижанин А.Г., 1975. Птичьи базары Ямских островов // Охота и охотничье хозяйство. № 7. С. 18–19.
- Велижанин А.Г., 1978. Размещение и состояние численности колоний морских птиц на Дальнем Востоке // Актуальные вопросы охраны природы на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 154–173.
- Велижанин А.Г., 1987. Заметки о морских птицах острова Алюмка (Чукотский автономный округ) // Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 39–42.
- Водолазова Д.С., Клёнова А.В., Зубакин В.А., Зубакина Е.В., 2021. Демографические и этологические характеристики закрытогнездящихся чистиковых птиц (Alcidae, Charadriiformes) колонии острова Талан (Охотское море): изменения за 20 лет // Зоологический журнал. Т. 100. № 11. С. 1262–1275.
- Вяткин П.С., 1986. Кадастр гнездовой колониальных птиц Камчатской области // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 20–36.
- Вяткин П.С., 2000. Кадастр гнездовой колониальных морских птиц Корякского нагорья и восточного побережья Камчатки // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 2. С. 7–15.
- Вяткин П.С., 2008. Размещение и численность морских колониальных птиц на юге Камчатки // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 8. С. 12–17.
- Вяткин П.С., 2011. Морские колониальные птицы о. Уташуд (Юго-Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тез. докл. XII междунар. науч. конф. П.-Камчатский: Камчатпресс. С. 211–214.
- Вяткин П.С., 2016. Остров Верхотурова // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России (под ред. Ю.Б. Артюхина). М.: РОСИП. С. 47–48.
- Герасимов Н.Н., 1986. Морские колониальные птицы острова Карагинский // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 57–65.
- Гизенко А.И., 1955. Птицы Сахалинской области. М.: Изд-во АН СССР. 328 с.
- Головкин А.Н., Флинт М.В., 1975. Колониальные гнездовья морских птиц в районе мыса Сердце Камень (Чукотка) // Колониальные гнездовья околоводных птиц и их охрана. М.: Наука. С. 171–173.
- Голубова Е.Ю., 1992. Изучение успешности размножения чистиковых птиц // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН. С. 197–203.
- Голубова Е.Ю., 2002. Состояние кормовой базы и успех размножения топорка и ипатки в северной части Охотского моря // Экология. № 5. С. 378–387.
- Голубова Е.Ю., 2007. Морские колониальные птицы северной части Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 22 с.
- Голубова Е.Ю., 2010. Особенности сезона размножения морских птиц на о. Талан (Тауйская губа Охотского моря) в 2009 г. на фоне многолетних исследований // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XI международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. Петропавловск-Камчатский: “Камчтпресс”. С. 319–322.
- Голубова Е.Ю., 2018. Численность популяции, фенология и продуктивность моевки (*Rissa tridactyla*, Charadriiformes, Laridae) в Тауйской губе Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 97. № 1. С. 32–55.
- Голубова Е.Ю., 2021. Биология размножения большой конюги (*Aethia cristatella*, Alcidae, Charadriiformes) в северной части Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 100. № 4. С. 385–408.
- Голубова Е.Ю., Назаркин М.В., 2009. Экология питания топорка (*Lunda cirrhata*) и ипатки (*Fratrercula corniculata*) в северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Вып. 158. С. 303–323.
- Голубова Е.Ю., Плещенко С.В., 1997. Колонии морских птиц северной части Охотского моря // Видовое разнообразие и состояние популяций околоводных птиц Северо-Востока Азии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 141–162.
- Зеленская Л.А., 2001. Распределение и численность морских колониальных птиц на Командорских островах в 1999–2000 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 64–71.
- Зеленская Л.А., 2004. Результаты учетов морских колониальных и гусеобразных птиц на побережье острова Медного, Командорские острова // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 6. С. 79–84.
- Зеленская Л.А., 2006. Динамика изменений в колонии морских птиц о. Умара (северное Охотоморье) // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып. 7. М.: Изд-во центра охраны дикой природы. С. 100–106.
- Зеленская Л.А., 2009. Численность и распределение птиц на острове Матькиль (Ямские острова, Охотское море) // Зоологический журнал. Т. 88. № 5. С. 546–555.
- Зеленская Л.А., 2010. Морские птицы острова Старичков (Авачинский залив) // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 9. С. 82–90.
- Зеленская Л.А., 2012. Численность и распределение гнездящихся морских птиц // остров Завьялова (геология, геоморфология, история, археология, флора и фауна). М.: ГЕОС. С. 179–183.
- Зеленская Л.А., 2013. Колонии морских птиц Тауйской губы и п-ова Кони (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 87–100.
- Зеленская Л.А., 2018. Морские открытогнездящиеся птицы Ямских островов (Охотское море). Численность и распределение // Зоологический журнал. Т. 97. № 5. С. 572–581.

- Зеленская Л.А., 2022. Морские птицы острова Тайо-чин // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 112–117.
- Зубакин В.А., Зубакина Е.В., 1991. Гнездовой консерватизм, выживаемость и постоянство пар у четырех чистиковых птиц Охотского моря // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Витебск, 17–20 сент. 1991 г. Книга 1. Ч. 1. Мн.: Навука і тэхніка. С. 73–74.
- Китайский А.С., 1991. Экологические взаимоотношения чистиковых птиц на о-ве Талан (Охотское море) // Материалы 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17–20 сент. 1991 г. Книга 1. Ч. 2. Мн.: Навука і тэхніка. С. 277–278.
- Кленова А.В., Бахтурина Д.С., 2014. Особенности сезонной активности и успех размножения колониальных чистиковых птиц на о. Талан в 2013 г. (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 83–87.
- Кондратьев А.Я., 1986. Колонии морских птиц на арктическом побережье крайнего Северо-Востока СССР // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 37–47.
- Кондратьев А.Я., 1993. Ржанкообразные Северо-Восточной Азии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. 47 с.
- Кондратьев А.Я., Коровин М.М., Бодяк Н.Д., 1987. Численность и структура колоний морских птиц на острове Колочин (Чукотское море) // Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 22–35.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.В., Голубова Е.Ю., Кондратьева Л.Ф., Харитонов С.П., Китайский А.С., 1992. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН. С. 72–109.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Харитонов С.П., Тархов С.В., Харитонова И.А., 1993. Изучение птичьих базаров островов Магдыль и Коконце (Ямские острова) и полуострова Пьягина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 98. Вып. 5. С. 21–31.
- Кондратьева Л.Ф., 2004. Особенности летнего рациона тихоокеанской чайки *Larus schistisagus* Stejneger на острове Талан, Охотское море // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Центр охраны дикой природы. Вып. 6. С. 91–96.
- Конюхов Н.Б., 2010. Суточные и сезонные изменения количества ипатов (*Fraterecula corniculata*) по учетам при помощи фотографирования // Зоологический журнал. Т. 89. № 9. С. 1118–1124.
- Лейто А., Мянд Р., 1991. Состав и численность орнитофауны морского побережья // Исследование экосистем полуострова Кони (Магаданский заповедник). Талин: Академия наук Эстонии. С. 166–177.
- Лобков Е.Г., 2009. Фауна, население птиц и их роль в экосистеме острова Старичков // Труды Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский. Вып. 8. С. 280–340.
- Лобков Е.Г., Алексеев С.А., 1987. Размещение и численность морских колониальных птиц на крайнем юге полуострова Камчатка // Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 36–38.
- Нечаев В.А., 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО АН СССР. 748 с.
- Перемитин В.Г., 1999. Результаты размножения чистиковых птиц на острове Талан в 1996 году // Морские птицы Берингии. Вып. 4. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 7–11.
- Портенко Л.А., 1939. Фауна Анадырского края. Птицы. Ч. 2. Л.: Изд-во Главсевморпути. 198 с.
- Портенко Л.А., 1973. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Ч. 2. Л.: Наука. 323 с.
- Придатко В., 2010. Морские колониальные птицы островов Врангеля и Геральда (экология, охрана). Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Киев: ИЗ АН УССР, 1986, 26 с. (Переиздание 3-е, авторское. Киев: Моя Арктика..., 2010 <<http://vasylprydatko.org.ua/>>).
- Росляков Г.Е., 1986. Птицы морских побережий Шантарских островов // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 66–70.
- Росляков Г.Е., Росляков А.Г., 1996. К орнитофауне создаваемого национального парка “Шантарские острова” // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: ДВО РАН. С. 86–92.
- Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В., 1991. Птицы острова Врангеля. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 254 с.
- Трухин А.М., 2006. Состояние птичьего базара на острове Тюлений (Охотское море) в условиях роста численности ластроногих // Русский орнитологический журнал. Т. 15. (Экспресс-вып. 328). С. 794–798.
- Трухин А.М., Кузин А.Е., 1996. Многолетняя динамика видового состава и численности морских птиц, гнездящихся на острове Тюлений (Охотское море) // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: ДВО РАН. С. 214–221.
- Устинова Е.И., Сорокин Ю.Л., Хен Г.В., 2002. Межгодовая изменчивость термических условий Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 130. С. 44–51.
- Утехина И.Г., 1999. Заметки о пролете птиц на о. Талан весной 1998 г. // Морские птицы Берингии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. Вып. 4. С. 16–19.
- Утехина И.Г., 2004. Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811) на северном побережье Охотского моря: распространение, численность, экология, миграции. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Утехина И.Г., 2006. К распределению колоний морских птиц на северном побережье Охотского моря // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 7. С. 95–99.
- Утехина И.Г., 2008. К распределению птиц на морском побережье полуострова Лисянского, Северное Охотоморье // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 8. С. 112–114.
- Харитонов С.П., 1980. Материалы по птицам острова Ионы // Орнитология. Вып. 15. С. 10–15.

- Харитонов С.П., 1990. Ипатка // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 164–173.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В., 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 197 с.
- Шибяев Ю.В., Литвиненко Н.М., 1996. Современное состояние и проблемы охраны морских колониальных птиц острова Монерон (Южный Сахалин) // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: ДВО РАН. С. 93–102.
- Шунтов В.П., 1998. Птицы дальневосточных морей России. Владивосток: ТИПРО-центр. Т. 1. 423 с.
- Яхонтов В.Д., 1975. Птичьи базары Пенжинской губы и их состояние // Колониальные гнездовья околоводных птиц и их охрана. М.: Наука. С. 185–186.
- Яхонтов В.Д., 1975а. Остров Нансикан // Колониальные гнездовья околоводных птиц и их охрана. М.: Наука. С. 186–187.
- Яхонтов В.Д., 1979. Птицы Пенжинского района // Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 135–162.
- Abookire A.A., Piatt J.F., Robards M.D., 2000. Nearshore fish distributions in an Alaskan Estuary in Relation to stratification, temperature and salinity // Estuarine, costal and shelf science. V. 51. P. 45–59.
- Amaral M.J., 1977. A comparative breeding biology of the Tufted and Horned puffin in the Barren Islands, Alaska. Master's thesis, Univ. of Washington, Seattle.
- Anker-Nilssen T., 1987. The breeding performance of Puffins *Fratercula arctica* on Røst, northern Norway in 1979–1985 // Fauna Norv. Ser. C. V. 10. P. 21–38.
- Bailey E.P., Kaiser G.W., 1993. Impacts of introduced predators on nesting seabirds in the northeast Pacific // The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific. Can. Wildl. Serv. Special Publ., Ottawa, ON. P. 218–226.
- Baillie S.M., Jones I.L., 2003. Atlantic Puffin (*Fratercula arctica*) chick diet and reproductive performance at colonies with high and low capelin (*Mallotus villosus*) abundance // Canadian Journal of Zoology. V. 81. P. 1598–1607.
- Barrett R.T., Anker-Nilssen T., Rikardsen R., Valde K., Røv N., Vader W., 1987. The food, growth and fledging success of Norwegian puffin chicks *Fratercula arctica* in 1980–1983 // Ornis Scandinavica. V. 18. P. 73–83.
- Byrd G.V., Murphy E.C., Kaiser G.W., Kondratiev A.Y., Shibaev Y.V., 1993. Status and ecology of offshore fish-eating alcids (murres and puffins) in the North Pacific // The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific. Can. Wildl. Serv. Special Publ., Ottawa. P. 176–186.
- Denlinger L.M., 2006. Alaska Seabird Information Series. Unpubl. Rept., U.S. Fish and Wildl. Serv., Migratory Bird Management, Nongame Program, Anchorage, AK.
- Dragoo D.E., Renner H.M., Kaler R.S.A., 2020. Breeding status and population trends of seabirds in Alaska, 2019. U.S. Fish and Wildlife Service Report AMNWR 2020/01. Homer, Alaska.
- Erikstad K.E., Asheim M., Fauchald P., Dahlhaug L., Tveraa T., 1997. Adjustment of parental effort in the Puffin: the roles of adult body condition and chick size // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 40. P. 95–100.
- Evans S.A., Schultz D.J., Galvan R., Rojek N.A., 2019. Biological monitoring at Buldir Island, Alaska in 2019. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/15. Homer, Alaska.
- Fransson T., Kolehmainen T., Kroon C., Jansson L., Wenninger T., 2010. EURING list of longevity records for European birds.
- Gaston A.J., Jones I.L., 1998. The auks: Alcidae // Bird families of the world. V. 4. New York: Oxford University Press. Inc. 349 p.
- Gaston A.J., Powell D.W., 1989. Natural incubation, egg neglect, and hatchability in the Ancient murrelet // Auk. V. 106. P. 433–438.
- Harding A.M.A., Piatt J.F., Byrd G.V., Hatch S.A., Konyukhov N.B., Golubova E.U., Williams J.C., 2005. Variability in colony attendance of crevice-nesting Horned Puffins: implications for population monitoring // Journal of Wildlife Management. V. 69. № 3. P. 1279–1296.
- Harding A.M.A., Pelt T.J., Piatt J.F., 2002. Reduction of provisioning effort in response to experimental manipulation of chick nutritional status in the Horned Puffin // Condor. V. 104. P. 842–847.
- Harding A.M.A., Piatt J.F., Hamer K.C., 2003. Breeding ecology of Horned Puffins (*Fratercula corniculata*) in Alaska: annual variation an effects of El Nino // Canadian Journal of Zoology. V. 1. P. 1004–1013.
- Hatch S.A., 2002. Activity patterns and monitoring numbers of Horned Puffins and Parakeet Auklets // Waterbirds. V. 25. № 3. P. 348–357.
- Hatch S.A., Hatch M.A., 1990. Breeding seasons of oceanic birds in a subarctic colony // Canadian Journal of Zoology. V. 68. P. 1664–1679.
- Hatch S.A., Hatch M.A., 1990a. Components of breeding productivity in a marine bird community: key factors and concordance // Canadian Journal of Zoology. V. 68. P. 1680–1690.
- Jones T., Divine L.M., Renner H., Knowles I.S., Lefebvre K.A., Burgess H.K., Wright Ch., Parrish J.K., 2019. Unusual mortality of Tufted puffins (*Fratercula cirrhata*) in the eastern Bering Sea // Plos One. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216532>
- Kitaysky A.S., 1996. Behavioural, physiological and reproductive responses of alcids (Alcidae) to variation in food availability: Ph.D. Thesis. IRVIWE: University of California, USA.
- Kitaysky A.S., Golubova E.Yu., 2000. Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids // Journal of Animal Ecology. V. 69. P. 248–262.
- Kondratyev A.Ya., 1991. Status of the seabirds nesting in Northeast U.S.S.R // Seabird status and conservation: a supplement. International Council for Bird Preservation Technical Publication. Cambridge. № 11. P. 165–173.
- Konyukhov N.B., Bogoslovskaya L.S., Zvonov B.M., Van Pelt T.I., 1998. Seabirds of the Chukotka Peninsula, Russia // Arctic. V. 51. № 4. P. 315–329.
- Moe R.A., 1977. The summer diets of three predator species on Big Koniuji Island, Alaska. Unpubl. rep., U.S. Fish Wildl. Serv., Anchorage, AK.

- Mudge M.L., Pietrzak K.W., Rojek N.A., 2019. Biological monitoring at Chowiet Island, Alaska in 2019. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/16. Homer, Alaska.
- Petersen M.R., 1983. Horned Puffin (*Fratercula corniculata*) // The breeding biology and feeding ecology of marine birds in the Gulf of Alaska (P.A. Baird and P.J. Gould, eds). U.S. Dep. Commer., Natl. Ocean. Atmos. Admin., OCSEAP. Final Rep. 45. P. 401–426.
- Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002. Horned Puffin (*Fratercula corniculata*) // The Birds of North America. № 603 (A. Poole and F. Gill, eds). The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA.
- Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002a. Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*) // The Birds of North America. № 708 (A. Poole and F. Gill, eds). The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA.
- Sealy S.G., 1969. Incubation and nesting periods of the Horned Puffin // Condor. V. 71. P. 81.
- Sealy S.G., 1973. Breeding biology of the Horned Puffin on St. Lawrence Island, Bering Sea, with zoogeographical notes on the North Pacific puffins // Pacific Science. V. 27. № 2. P. 99–119.
- Vodolazova D.S., Klenova A.V., Zubakin V.A., Zubakina E.V., 2016. Twenty years changes in survival rates of banded auks (Alcidae) on Talan island, Russia // 5th International Eurasian Ornithology congress, 10–13 May 2016, Çanakkale, Turkey. P. 53.
- Wehle D.H.S., 1980. The breeding biology of the puffins: Tufted Puffin (*Lunda cirrhata*), Horned Puffin (*Fratercula corniculata*), Common Puffin (*F. arctica*) and Rhinoceros Auklet (*Cerorhinca monocerata*). Ph.D. diss., Univ. of Alaska, Fairbanks.
- Wehle D.H.S., 1983. The food, feeding and development of young Tufted and Horned puffins in Alaska // Condor. V. 85. P. 427–442.
- Youngren S.M., Rapp D.C., Rojek N.A., 2019. Biological monitoring at Aiktak Island, Alaska in 2019. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/14. Homer, Alaska.
- USFWS, 1999. Beringian seabird colony catalog: Computer database and colony status record files. Anchorage, Alaska.

STATE OF POPULATIONS AND BREEDING BIOLOGY OF THE HORNED PUFFIN (*FRATERCULA CORNICULATA* ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

E. Yu. Golubova*

Institute of the Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia
*e-mail: elena_golubova@mail.ru

The breeding biology of the Horned Puffin, *Fratercula corniculata*, was studied in 1989–2019 on Talan Island, Tauiskaya Bay, Sea of Okhotsk. Even though the estimates of the population size of the Horned Puffin made in the early 1990s and 2007–2008 (90–100 and 75–112 thousand individuals, respectively) failed to reveal its dynamics due to different study methods applied, data on the nesting density in these periods indicated its increase by more than 30%. In subsequent years, higher bird densities were recorded on the surface of model screens. Taking into account these data, the maximum numbers of horned puffins on the island could reach 166 thousand individuals. Depending on ice cover conditions, the dates of the onset of egg laying varied between June 6 in 1990 and June 17–18 in 1987, 1999 and 2001, the average long-term date being June 11. Chicks in different years started hatching between July 17 to 29, the average long-term being July 22. The weight of hatchlings varied from 35 to 53 g (mean 47.2). The average weight of monthly chicks in 1999–2006 ranged from 145 to 329 g, in some individuals from 80 to 410 g. The average age of the young birds captured on the ground was 44.7 days. The first individuals were recorded in different years at the end of August (August 27–30) and at the beginning of September (September 2). According to indirect estimates, fledglings left nest burrows between September 10 and 20, to end in late September to early October. The average weight of fledglings heading to the sea in 1987, 1988, 1989 and 1991 was 349, 338, 347 and 318 g, respectively. The wing length varied from 153 to 156 mm. The reproductive success of horned puffins varied from 10.3 to 90.5% (on average 56.4%), the hatching success from 19.8 to 95.2% (on average 75.5%), the fledging success from 26.7 to 100% (on average 74.6%). In the long-term aspect, the breeding success was most often quite high, with the exception of 2001, 2009–2012 and 2014–2015, when this indicator was lower than the long-term average. Among terrestrial mammals, red foxes cause the main threat to adult horned puffins living on the island, as well as to their clutches and chicks descending to the sea, but foxes fail not render a significant impact on the state of the horned puffin population. Due to their small numbers, these predators control only a certain parts of the island, while horned puffins are dispersed almost throughout its territory, where in most cases they are safe from fox predation. Voles act as utilizers of already abandoned eggs. Slaty-backed gulls and ravens do not attack adult horned puffins, but willingly eat adult birds found dead, as well as dead or still alive chicks during their descent to the sea. Adult birds are also taken, albeit rarely, by Steller's sea eagles.

Keywords: Horned puffin, *Fratercula corniculata*, population numbers, phenology, reproductive success, fledging weight, predation, Talan Island, Sea of Okhotsk

УДК 598.279.23:591.9(5–012)

АМЕРИКАНСКИЙ ЛУНЬ (*CIRCUS HUDSONIUS* (LINNAEUS 1766), ACCIPITRIDAE, AVES) – НОВЫЙ ВИД В АВИФАУНЕ РОССИИ

© 2023 г. Л. С. Зиневич^а, *, П. С. Томкович^б, **

^аФГБУ Всероссийский научно-исследовательский институт охраны
окружающей среды (ВНИИ Экология), Москва, 117628 Россия

^бНаучно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

*e-mail: lzinevich@gmail.com

**e-mail: pst@zmmu.msu.ru

Поступила в редакцию 30.07.2023 г.

После доработки 06.08.2023 г.

Принята к публикации 13.08.2023 г.

У полевого луня (*Circus cyaneus* (Linnaeus 1766)) прежде различали два подвида, населяющих раздельно Евразию и Северную Америку, но теперь им все чаще придают видовой статус на основании различий по комплексу морфологических, генетических и биологических характеристик. По перьям птицы, собранным на юго-востоке Чукотки, с помощью генетического анализа и при изучении окраски и рисунка оперения определена их видовая принадлежность. Оказалось, что перья принадлежат неарктическому виду – американскому луню (*Circus hudsonius* (Linnaeus 1766)), считавшемуся ранее подвидом полевого луня. Среди музейных экземпляров луней с севера Дальнего Востока американский лунь не обнаружен. Выявление американского луня на Чукотке по перьям – первое доказательство залёта данного вида птиц не только на Чукотку, но и в Россию.

Ключевые слова: американский лунь, *Circus hudsonius*, полевой лунь, *Circus cyaneus*, Чукотка, залёт

DOI: 10.31857/S0044513423100094, **EDN:** PTLKLW

В ходе полевых работ в окрестностях с. Мейны-пильгыно (62°32' с.ш., 177°03' в.д.) на юго-востоке Чукотского автономного округа, на приморской равнине с лишайниково-кустарничковой тундрой 05.06.2021 обнаружена развеванная ветром россыпь перьев, судя по их форме и окраске, принадлежавших хищной птице средних размеров. По нашим наблюдениям, в том же месте этой россыпи перьев не было до начала августа 2020 г. Некоторые перья были собраны (рис. 1) для дальнейшего определения видовой принадлежности птицы. Впоследствии попытки определить вид по разным полевым определителям (Won, 1993; MacKinnon, Phillips, 2000; Brazil, 2009) и по иллюстрациям в Интернете не увенчались успехом (1) из-за несоответствия окраски с рисунком и (или) размеров перьев видам птиц Дальнего Востока России и (2) из-за значительной вариабельности окраски оперения хищных птиц, которым наиболее соответствовали собранные нами перья. В итоге предпринята попытка выделения ДНК из части собранных перьев. Попытка оказалась успешной как в отношении получения ДНК, так и определения на этом основании вида птицы, которой принадлежали перья. Птица оказалась американ-

ским лунем (*Circus hudsonius* (Linnaeus 1766)), близким видом к полемому луню (*Circus cyaneus* (Linnaeus 1766)).

Полевой лунь – широко распространенный вид хищных птиц не только в России (на гнездовании от субарктических тундр до степей), но и шире – в Евразии, а до недавнего времени считалось – что и в Северной Америке (Thiollay, 1994; Alderfer, Dunn, 2014; Sibley, 2014 и др.). При этом у полевого луня по морфологическим признакам выделяли два подвида (*C. c. cyaneus* и *C. c. hudsonius*), населяющих Палеарктику и Неарктику, соответственно (Thiollay, 1994; MacWhirter, Bildstein, 1996; Степанян, 2003; Alderfer, Dunn, 2014). Однако в последнее время появились результаты генетических исследований, на основании которых вместе с различиями в окраске оперения и в морфометрических характеристиках предложено считать прежние подвиды полевого луня полноценными самостоятельными монотипичными видами (Wink, Sauer-Gurth, 2004; Oatley et al., 2015; Etherington, Mobley, 2016; Sangster et al., 2016). Следует признать, что и ранее были попытки считать полевого луня Северной Америки отдельным видом, но по данному поводу существовали



Рис. 1. Собранные на Чукотке перья, послужившие для определения видовой принадлежности птицы (для крупных перьев вид снизу).

разногласия (о дискуссии об этом у Etherington, Mobley, 2016). Существенно также, что в исследовании филогении луней по фрагменту митохондриальной ДНК и трем ядерным генам оказалось, что *C. hudsonius* и *C. cinereus* (южноамериканский лунь, отдельный вид) более близки друг к другу, чем к *C. cyaneus* (Oatley et al., 2015).

В настоящее время все больше исследователей признают видовую самостоятельность рассматриваемых луней, в т.ч. за счет разностороннего основательного сравнения многих их биологических характеристик помимо внешней морфологии (рассмотрены у Etherington, Mobley, 2016). При этом полевой лунь *C. cyaneus* сохранил традиционное английское название Hen Harrier, а *C. hudsonius* – принятое в Северной Америке название Northern Harrier. Для последнего предложено русское название американский лунь (Волков, Коблик, 2021). В данном исследовании мы обосновываем залёт американского луна в Россию.

МЕТОДЫ

Выделение ДНК осуществляли из мезенхимной пульпы перьев (Hogváth et al., 2005) с помощью набора “ДНК-Экстран-2” (Синтол, Россия) по протоколу производителя. В качестве маркера видовой принадлежности был выбран фрагмент митохондриального гена *cyt b*. Для амплифика-

ции и секвенирования использовали вновь сконструированные при помощи программного пакета Lasergene (DNASar, США) и опубликованной последовательности гена цитохрома *b* (далее: *cyt b*) полного митохондриального генома *Circus cyaneus* (GenBank KU237286.1:13679-14821) праймеры: СН_{cytb1F} (5'-CACCCACCAAACATCTCTGC-3') и СН_{cytb1R} (5'-TAGGGGTCGGAAAGTTATTGTGC-3') для амплификации фрагмента длиной 895 пар нуклеотидов (далее: п.н.), а также их комбинации с праймерами на более короткие фрагменты: СН_{cytb2R} (5'-AGGGTGGGGTTGTCTACTGAAAAT-3', длина фрагмента 459 п.н.) и СН_{cytb3F} (5'-GAGGGGGATTTTCAGTAGACA-3', длина фрагмента 467 п.н.), соответственно.

Полимеразная цепная реакция (далее: ПЦР) выполнена с помощью SynTaq-ДНК-полимеразы и вспомогательных реактивов по протоколу производителя (Синтол, Россия). Секвенирование по Сэнгеру каждого ПЦР-продукта проводили с прямого и обратного праймеров при помощи коммерческого набора реактивов GenSeq (Синтол, Россия) и восьмиканального генетического анализатора “Нанофор 05” (Синтол, Россия). Обработку результатов секвенирования осуществили с помощью программного пакета Lasergene (DNASar, США). Полученные последовательности сравнивали с имеющимися в базе данных GenBank последовательностями гена *cyt b* *Circus*

cyaneus и *Cyrcus hudsonius* с помощью алгоритма BLAST (NCBI, США).

Молекулярное определение пола выполнено с помощью праймеров HHCHD1FOR (5'-AGCA-GAGTATCTGAAGTATCG) и HHCHD1REV (5'-TCAATGCCCTTTTATGATCC), ранее разработанных специально для полевого луня (Henderson et al., 2013). Визуализацию ПЦР-продуктов проводили в 3% агарозном геле с бромистым этидием.

Дополнительное морфологическое обоснование видовой принадлежности собранных перьев базируется на сравнении их рисунка и окраски с имеющимися детальными описаниями в литературе для полевых и американских луней (MacWhirter, Bildstein, 1996; Mullarney, Forsman, 2010; Etherington, Mobley, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате выделения ДНК из перьев, ПЦР и секвенирования были получены последовательности фрагмента митохондриального гена *cyt b* длиной 792 п.н. (GenBank OR166363) и двух более коротких фрагментов длиной 395 (GenBank OR166364) и 443 п.н. (GenBank OR166365). По результатам использования алгоритма BLAST все последовательности показали 100% совпадение с ранее опубликованными маркерными последовательностями гена *cyt b* *C. hudsonius* (GenBank KX453167–KX453169) (Etherington, Mobley, 2016). По результатам ПЦР с праймерами для определения пола был получен один продукт ПЦР размером более 500 п.н., что соответствует длине интрона гена *CHD1* на Z-хромосоме (рис. 2). Таким образом, по результатам молекулярного анализа перья, собранные нами на Чукотке в начале июня 2021 г., были определены как перья самца американского луня.

Как можно видеть на рис. 1, из этих собранных на Чукотке перьев, судя по форме, большинство крупных перьев представляют собой маховые из крыльев хищной птицы, самые крупные из них — это явно первостепенные маховые. У полевого и американского луней ярко выраженная поперечная полосатость таких перьев характерна для молодых птиц и взрослых самок. Все крупные и мелкие собранные перья оказались свежими без признаков изношенности, в т.ч. не изношены и вершины маховых перьев, которые изнашиваются в первую очередь. Также среди перьев нет растущих. Поскольку линька у взрослых полевых луней происходит с июля до октября (Дементьев, 1951), а у американских луней смена полетных перьев — в мае–июне (MacWhirter, Bildstein, 1996), то полностью свежее состояние собранных нами перьев указывает на их принадлежность, скорее всего, молодой птице первого календарного года жизни. Это же подтверждает и “светлая желто-

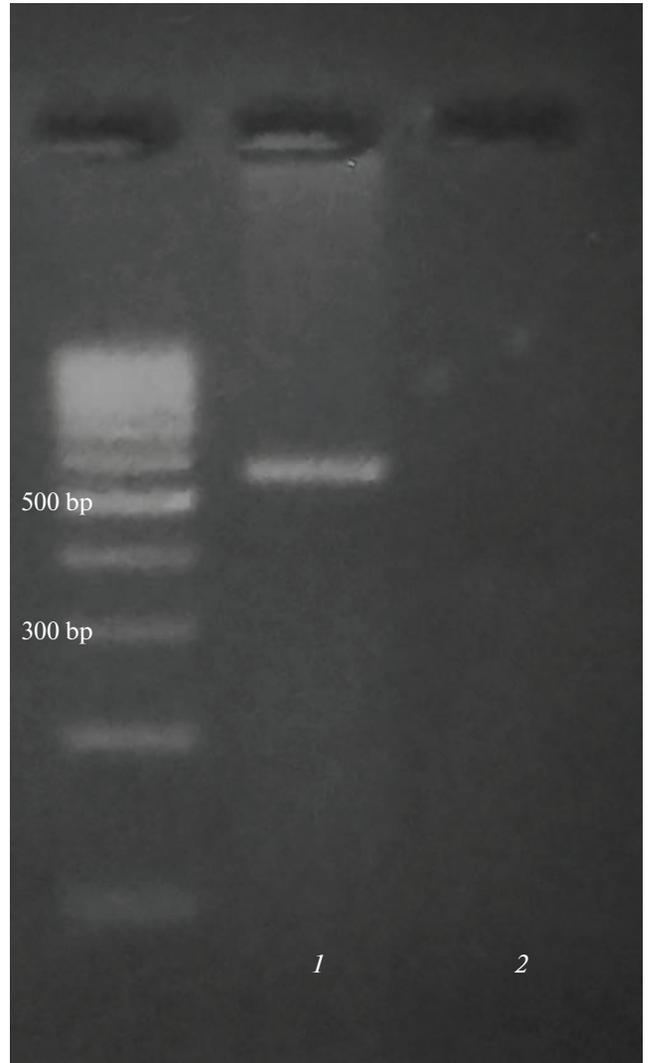


Рис. 2. Результаты молекулярного определения пола птицы по собранным на Чукотке перьям по размеру интронов гена *CHD1* (Henderson et al., 2013): 1 — образец ДНК, полоса размером 550 п.н. соответствует ПЦР-продукту Z-хромосомы (т.е. самца); 2 — отрицательный контроль.

коричневая” окраска имеющихся мелких покровных перьев (RGB 187, 139, 84 по шкале цветов <https://colorscheme.ru/color-names.html>), которая соответствует вариантам словесного описания окраски нижней стороны тела именно молодых американских луней (MacWhirter, Bildstein, 1996; Mullarney, Forsman, 2010; Sibley, 2014; Etherington, Mobley, 2016).

Среди морфологических характеристик видовой принадлежности рассматриваемых видов луней важным признаком считается число темных полос (помимо наличия темной вершины) на нижней поверхности крупных первостепенных маховых перьев (Mullarney, Forsman, 2010; Etherington, Mobley, 2016). На наиболее крупных из со-

бранных нами перьев крыла легко насчитываются от 6 до 7 таких полос (рис. 1), что указывает на принадлежность перьев молодой птице или взрослой самке американского луня, при этом полевой лунь имеет 3–5, крайне редко 6 полос (Mullarney, Forsman, 2010).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашего ДНК анализа надежно указывают на принадлежность собранных на Чукотке перьев самцу американского луня. Об этом же (кроме пола птицы) свидетельствует окраска собранных перьев. Судя по всему, это была молодая птица, залетевшая на Чукотку из Северной Америки осенью 2020 г. В связи с таким видовым определением птицы нами предпринята попытка собрать сведения о лунях на северо-востоке Азии (Чукотка и соседние регионы) в поисках других возможных залётов американского луня в Россию.

В основных музейных коллекционных собраниях (Зоологический ин-т РАН, Зоологический музей МГУ и Дарвиновский музей) найден единственный экземпляр самки луня с Чукотки, сохраняемый в Зоологическом музее МГУ (экз. R-42416), который упомянут еще Портенко (1939). Это самка, добытая Н.П. Сокольниковым в среднем течении р. Анадырь 24.08.1905 старого стиля (= 06.09.1905). Свежее оперение без присутствия обношенных перьев указывает на то, что это молодая птица, а особенности рисунка оперения нижней стороны птицы (в первую очередь, 5 темных полос на нижней поверхности наиболее крупных маховых перьев и крупные пестрины на боках, брюхе и подхвостье) свидетельствуют о том, что это полевой лунь из Евразии (рис. 3).

В орнитологической литературе имеются сведения о том, что полевых луней наблюдали (местами ежегодно) в верховьях р. Алазеи и в районе нижнего течения р. Колымы в Якутии с мая по середину сентября и там предполагали его размножение, а в августе выраженный пролет полевых луней на юг проходил на западе Чукотки по р. Омолон (Кречмар и др., 1978, 1991). Имеется также сообщение о выраженном осеннем пролете на юг полевых луней в тундре среднего течения р. Рауча на северо-западе Чукотки, где за сентябрь 2004 г. были учтены 27 этих луней (Еналеев, Чаплашкин, 2004).

Восточнее на Чукотке луней никогда не наблюдали севернее Полярного круга (Портенко, 1972; Соловьева, 2012; Архипов и др., 2014 и др.), а в бассейне р. Анадырь за многолетний период исследований помимо экземпляра Н.П. Сокольникова луней видели в долине того же среднего течения реки только дважды — 09.06.1988 и 03.07.1980 (Кречмар и др., 1991). Помимо этого,

одиночные луни встречены в окрестностях с. Мейныпильгыно у оз. Ваамычгын на юго-востоке Чукотки 15.06, 19.06 и 04.07.2001 (не исключено, что это были наблюдения одной и той же птицы), но не в последующие 20 лет (неопубликованные данные Русского общества сохранения и изучения птиц). Для всех указанных наблюдений отсутствуют документальные подтверждения видовой или подвидовой принадлежности птиц за счет добытых экземпляров, фотоснимков или хотя бы описания признаков, послуживших основанием для определения луней. Наблюдения на юго-востоке Чукотки сделаны Р. Пробстом (Remo Probst), который знал о различиях между полевым и американским лунями, но не помнит, чтобы рассматривал тогда встреченных птиц как американских луней, на основании чего осторожно предполагает, что наблюдал именно полевых луней (R. Probst, личное сообщение).

Южнее, на Камчатке и в Магаданской обл. полевые луни не представляют большой редкости на пролете, при большей их общности в Магаданской обл., где их размножение предполагается в долине р. Колымы (Кишинский, 1968; Артюхин и др., 2000; Кречмар, 2014). По окрасочным характеристикам, все 6 коллекционных экземпляров луней, добытых в бассейне р. Колымы от Нижнеколымска до верховьев реки (экз. № MCZ 64026 из музея Университета Аляски и 5 экз. Зоологического музея МГУ: №№ R-28943, R-28956, R-31395, R-49225 и R-51230), без сомнения относятся к евразийскому полевому луню. В Зоологическом ин-те РАН хранятся наиболее восточные экземпляры самок луней, добытых И.Г. Вознесенским “на пути к мысу Лопатка” в августе 1847 г. (экз. ZIN 118286) и Н.А. Гребницким на о-ве Беринга на Командорских о-вах 03.12.1886 (экз. ZIN 118287). По фотоснимкам этих двух экземпляров, любезно предоставленных В.Г. Высоцким, обе птицы отчетливо могут быть определены как молодые полевые луни, судя по крупным пестринам на перьях всей их нижней стороне тела и по числу темных полос ($n = 5$) на нижней поверхности наиболее длинных маховых перьев крыла.

Во всех отечественных публикациях (под)вид наблюдавшихся луней обозначен как тот, который обитает в Евразии. Полезно отметить, что на о-ве Св. Лаврентия в Беринговом проливе луни ни разу не были встречены (Lehman, 2019). Для цепи Алеутских о-вов предположительно считается, что залёты на западные и центральные острова относятся к полевому луню, а залёты на восточные острова — к американскому (Gibson, Bird, 2007). В Евразии единичные регистрации американского луня известны из Великобритании, Ирландии (Mullarney, Forsman, 2010) и из Японии (Brazil, 2009; Tanuma et al., 2018 и др.),



Рис. 3. Экземпляр полевого луня сбора Н.П. Сокольниковым от 24.08.1905 (ст. стиля) в среднем течении р. Анадырь на Чукотке.

но до сих пор не было регистраций этого вида в России.

Можно подытожить, что полевой лунь достоверно известен на восток до среднего течения р. Анадырь на Чукотке (экземпляр Н.П. Сокольников) и до Командорских о-вов в Камчатском крае (экземпляр Н.А. Гребницкого). Судя по регулярности встреч луней на северо-востоке Якутии и на западе Чукотки, а также по их крайней редкости восточнее на Чукотке, скорее всего, там

находится край ареала полевого луня, что подтверждает прежнее представление о распространении вида (Дементьев, 1951). Остается неизвестным, какие из луней (полевые или американские) были единично отмечены наблюдателями в центре и на юго-востоке Чукотки. Таким образом, собранные нами перья американского луня в окрестностях с. Мейньпильгыно — это первая достоверная регистрация данного вида не только для Чукотки, но и для России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам Зоологического музея МГУ, П.А. Смирнову и Е.А. Коблику, за их тщательные изначальные попытки помочь с определением видовой принадлежности экзотической птицы по собранным перьям; П.А. Смирнову, И.В. Фадееву и особенно В.Г. Высоцкому за информацию о коллекционных экземплярах луней в Дарвиновском музее, Москва, и в Зоологическом институте РАН, С.-Петербург; И.Р. Еналееву и Р. Пробсту (Remo Probst, Австрия) за предоставление личных сведений о наблюдениях луней; Д.Р. Жигир за помощь с фотосъемкой, а также Д.Н. Рожковой за помощь с секвенированием. Ценные литературные источники и сведения о некоторых регистрациях луней получены от Дж. Уитроу (Jack Withrow, Музей Университета Аляски, Фэрбенкс). Полезные рекомендации были даны двумя анонимными рецензентами. Перья, послужившие для регистрации нового вида для России, собраны в экспедиции на Чукотку Русского общества сохранения и изучения птиц (РОСИП).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Молекулярный анализ выполнен Л.С. Зиневич на базе сектора генетики ФГБУ “ВНИИ Экология” в рамках государственного задания ФГБУ “ВНИИ Экология” № 051-00147-23-03. Работа П.С. Томковича по подготовке рукописи осуществлена в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюхин Ю.Б., Герасимов Ю.Н., Лобков Е.Г., 2000. Класс Aves – Птицы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Отв. Ред. Моисеев Р.С., Токранов А.М. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С. 73–99.
- Архипов В.Ю., Ноак Т., Кошкар С., Кондрашов Ф.А., 2014. Птицы мыса Шмидта и окрестностей // Русский орнитологический журнал. Т. 23. № 1076. С. 3771–3797.
- Волков С.В., Коблик Е.А., 2021. Птицы Мира: рекомендуемые русские названия видов [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://zmmu.msu.ru/files/publications/Recommended_Russian_Names_Birds.pdf. Дата обновления: 30.11.2021.
- Дементьев Г.П., 1951. Отряд хищные птицы // Птицы Советского Союза. Т. 1. Отв. Ред. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. М.: Советская Наука. С. 70–341.
- Еналеев И.Р., Чаплашкин А.М., 2004. Отчет по условиям размножения. Среднее течение р. Рауча, Чукотка, Россия, 2004 // “Птицы Арктики”: программа сбора данных об условиях размножения арктических птиц [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.arcticbirds.ru/info04/ru198ru35104r.html>. Дата обновления: 11.12.2008.
- Портенко Л.А., 1939. Фауна Анадырского края. Птицы. Ч. II // Труды НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Серия “Промысловое хозяйство”. Вып. 6. Л.: Изд-во Главсевморпути. 198 с.
- Портенко Л.А., 1972. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Л.: Наука. 424 с.
- Кищинский А.А., 1968. Птицы Колымского нагорья. М.: Наука. 189 с.
- Кречмар А.В., 2014. Экология и мониторинг птиц приохотской равнинной лесотундры на примере ландшафтов бассейна реки Кава. Владивосток: Дальнаука. 288 с.
- Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.В., 1978. Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР. М.: Наука. 196 с.
- Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.В., 1991. Птицы северных равнин. М.: Наука. 288 с.
- Соловьева Д.В., 2012. Многолетняя динамика фауны птиц дельты рр. Чаун-Пучевеем (Западная Чукотка) и возможные причины изменения численности отдельных видов // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 4. С. 57–65.
- Степанян Л.С., 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Изд-во ИКЦ “Академкнига”. 808 с.
- Alderfer J., Dunn J.L., 2014. National Geographic complete birds of North America (Second edition). Washington, D.C.: National Geographic Society. 744 p.
- Brazil M., 2009. Field Guide to the Birds of East Asia: Eastern China, Taiwan, Korea, Japan and Eastern Russia. London: Christopher Helm. 529 p.
- Etherington G.J., Mobley J.A., 2016. Molecular phylogeny, morphology and life-history comparisons within *Circus cyaneus* reveal the presence of two distinct evolutionary lineages // Avian Research. V. 7. № 1. Article 17. P. 1–12.
- Gibson D.D., Bird G.V., 2007. Birds of the Aleutian Islands, Alaska. Series in Ornithology. № 1. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithological Club, and Washington, D.C.: The American Ornithologists’ Union. 351 p.
- Henderson A., Lee C., Mistry V., Thomas M., Iyengar A., 2013. Reliable and robust molecular sexing of the hen harrier (*Circus cyaneus*) using PCR-RFLP analysis of the CHD 1 gene // Journal of Forensic Sciences. V. 58. № 2. P. 491–494.
- Horváth M.B., Martínez-Cruz B., Negro J.J., Kalmár L., Godoy J.A., 2005. An overlooked DNA source for non-invasive genetic analysis in birds // Journal of Avian Biology. V. 36. № 1. P. 84–88.
- Lehman P.E., 2019. The birds of Gambell and St. Lawrence Island, Alaska. Studies of Western Birds. № 4. Camarillo, California: Western Field Ornithologists. 360 p.
- MacKinnon J., Phillips K., 2000. A field guide to the birds of China. New York: Oxford Univ. Press. 585 p.
- MacWhirter R.B., Bildstein K.L., 1996. Northern Harrier (*Circus hudsonius*). Birds of North America. № 219. Poole A., Gill F. (Eds). Philadelphia, PA: The Academy of Natural Sciences, and Washington, D.C.: The American Ornithologists’ Union. 32 p.
- Mullarney K., Forsman D., 2010. Identification of Northern Harriers and vagrants in Ireland, Norfolk and Durham // Birding World. V. 23. № 12. P. 509–523.

- Oatley G., Simmons R.E., Fuchs J., 2015. A molecular phylogeny of the harriers (*Circus*, Accipitridae) indicate the role of long distance dispersal and migration in diversification // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 85. P. 150–160.
- Sangster G., Collinson J.M., Crochet P.-A., Kirwan G.M., Knox A.G. et al., 2016. Taxonomic recommendations for Western Palearctic birds: 11th Report // *Ibis*. V. 158. № 1. P. 206–212.
- Sibley D.A., 2014. *The Sibley Guide to Birds* (Second edition). New York: Alfred A. Knopf. 624 p.
- Tanuma H., Yoshiya O., Kensuke T., Hideaki A., 2018. Observation record of Northern Harrier *Circus hudsonius* in Kamisu City, Ibaraki Prefecture, central Japan // *Strix*. V. 34. P. 139–145.
- Thiollay J.M., 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles) // *Handbook of the Birds of the World*. V. 2. New World Vultures to Guinea-fowl. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. (Eds). Barcelona: Lynx Editions. P. 52–205.
- Wink M., Sauer-Gurth H., 2004. Phylogenetic relationships in diurnal raptors based on nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear marker genes // *Raptors Worldwide*. Chancellor R.D., Meyburg B.-U. (Eds). Berlin: WWGBP. P. 483–498.
- Won P.-O., 1993. *A field guide to the birds of Korea*. Seoul, Korea: Gongdeok-dong, Mapo-gu. 463 p.

THE NORTHERN HARRIER (*CIRCUS HUDSONIUS* (LINNAEUS 1766), ACCIPITRIDAE, AVES), A SPECIES NEW TO RUSSIA'S AVIFAUNA

L. C. Zinevich¹*, P. S. Tomkovich²**

¹All-Russian Research Institute for Environment Protection, Moscow, 117628 Russia

²Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

*e-mail: lzinevich@gmail.com

**e-mail: pst@zmmu.msu.ru

Feathers of an unknown bird of prey were collected on the coastal plain tundra near Meinypil'gyno (62°32' N, 177°03' E), SE Chukotka on June 5, 2021. An analysis of the mitochondrial cytochrome *b* gene and sex chromosome *CHDI* gene fragments from DNA isolated from the feathers showed with full confidence that the feathers belonged to a male of the Nearctic Northern Harrier (*Circus hudsonius* (Linnaeus 1766)), formerly considered as being a subspecies of the Holarctic Hen Harrier (*C. cyaneus* (Linnaeus 1766)). No specimens of the American Harrier from the northern Far East of Russia are contained in the collections of the Zoological Museum of Moscow State University and the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Few other known visual observations of harriers in Chukotka are not properly documented for their correct species identification. The revealed vagrant American Harrier documents the first record of this species in Russia generally and in Chukotka in particular.

Keywords: Hen Harrier, vagrancy, *Circus hudsonius*, Chukotka, *Circus cyaneus*, Northern Harrier

ВОКАЛИЗАЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ ЗЛАТОГУЗОГО (*RYCNONOTUS AURIGASTER*), ПЕСТРОЩЁКОГО (*RYCNONOTUS CONRADI*) И ПЕСТРОГОРЛОГО (*RYCNONOTUS FINLAYSONI*) БЮЛЬБЮЛЕЙ (*RYCNONOTIDAE, AVES*) НА ЮГЕ ВЬЕТНАМА

© 2023 г. Ю. А. Колесникова^{a, b, *}, Нгуен Ван Линь^b, А. С. Опаев^a

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

^bСовместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский
и технологический центр, Южное Отделение, 70000 № 3,
улица 3/2, квартал 11, район 10, Хошимин, Вьетнам

*e-mail: j.kolesnikova@list.ru

Поступила в редакцию 25.04.2023 г.

После доработки 01.09.2023 г.

Принята к публикации 07.09.2023 г.

Бюльбюли (семейство Rycnonotidae) – группа тропических птиц Старого Света, играющая важную роль в распространении семян растений. Поведение и вокализация бюльбюлей изучены лишь у немногих видов. Целью данной работы являлось изучение акустического и социального поведения трех видов бюльбюлей рода *Rycnonotus*: златогузого бюльбюля (*P. aurigaster*), пестрошекого бюльбюля (*P. conradi*) и пестрогорлого бюльбюля (*P. finlaysoni*). Полевые исследования проведены с ноября 2021 г. по май 2022 г. в национальном парке Катъен (провинция Донгнай, Вьетнам), где все три вида обитают симпатрично, тяготея к нарушенным биотопам. Единицей анализа в работе было “наблюдение”: одновременная регистрация особи или группы особей данного вида. Во время каждого наблюдения (всего около 800) описывали поведение птиц и, по возможности, записывали вокализацию. Суммарная длительность полученных фонограмм трех видов составила около 227 мин. Златогузые и пестрошекие бюльбюли – социальные птицы. В течение всего года они держатся парами, которые могут (особенно во внегнездовой сезон) объединяться в более крупные группы. Члены пары и представители соседних пар постоянно поддерживают между собой акустический контакт. Для этого используются позывки: широкополосные (шумовые звуки без четкой структуры и с широким непрерывным частотным спектром) у пестрошеких бюльбюлей и тоновые (музыкальные звуки, имеющие одну четко выраженную частоту) у златогузых. Пение обоих видов удается услышать редко, что отчасти может быть связано с редукцией территориального поведения (в эксперименте птицы не реагировали на имитацию вторжения на их участок). Пестрогорлый бюльбюль отличается от других исследуемых видов: от этих птиц, наряду с позывками, часто слышно и пение, которое может использоваться для обозначения занятости участка. Мы полагаем, что территориальность у этого вида выражена в большей степени, чем у двух других. Однако даже пестрогорлые бюльбюли не проявляли выраженной реакции на имитацию территориального вторжения. Мы выяснили, что акустическая компонента играет первостепенную роль в коммуникации всех трех видов: те или иные звуки мы фиксировали практически при каждом наблюдении птиц. На фоне этого мы отметили общую интенсификацию вокальной активности в начале периода гнездования (февраль–март). В этот же период чаще всего мы отмечали и пение.

Ключевые слова: песня, позывки, бюльбюли, тропики

DOI: 10.31857/S0044513423110089, **EDN:** NIPKCA

Бюльбюли (семейство Rycnonotidae) – группа тропических птиц, распространенная в Азии и Африке и насчитывающая 158 видов (del Hoyo et al., 2016). Около половины видов обитают в Азии (Коблик, 2001), из них 39 – в Юго-Восточной Азии (Robson, 2005) и 23 – конкретно во Вьетнаме (Craik, Minh, 2018). В природе многие

виды держатся открыто, обладают яркой окраской и часто вокализируют, что делает их хорошо заметными. Среди бюльбюлей есть как лесные виды (на юге Вьетнама это, например, *Alophoixus ochraceus* и *Iole propinqua*), так и те, что населяют опушечные биотопы (как *Rycnonotus finlaysoni*) либо открытые участки с отдельными кустарни-

ками и небольшими деревьями (как *Pycnonotus aurigaster*). Некоторые обычны и в антропогенном ландшафте. В диете многих видов, особенно азиатских, наряду с членистоногими, важное место занимают плоды: выявлены морфо-функциональные особенности ротового аппарата этих птиц, свидетельствующие об исторически сформировавшихся адаптациях к потреблению прикормленного корма (Калякин, 1999). Таким образом, бюльбюли играют важную роль в экосистемах, распространяя семена разных видов растений (Fukui, 1995; Corlett, 2009).

Несмотря на относительную доступность для изучения, поведение и вокализация бюльбюлей изучены недостаточно (Опаев, 2021). Специальные исследования проводили лишь на нескольких видах рода *Pycnonotus*, центрального в данном семействе. Это оседлые либо кочующие моногамные виды с редуцированной или вообще отсутствующей территориальностью — во время гнездования участки разных пар могут широко перекрываться (Lambert, 1989; Peh, Ong, 2002). Соседние пары при этом часто селятся поблизости друг от друга, т.е. полукOLONиально. Пение нескольких изученных видов дискретное. Имеются отдельные песни, составленные из нескольких (2–10) тоновых звуков. В репертуаре каждого самца — один тип песни или несколько (не более 10) типов. У многих видов песни довольно мелодичны, т.к. включают удлиненные тоновые относительно низкочастотные звуки, приятные на слух. Упомянутые результаты получены главным образом на видах *Pycnonotus*, обитающих в Южной Африке (капский (*P. capensis*), чернолицый (*P. nigricans*) и темнолицый (*P. barbatus*) бюльбюли: Lloyd et al., 1996, 1999) и в Индии (красногузый бюльбюль (*P. cafer*): Kumar, 2004). При этом специальные исследования социального и вокального поведения бюльбюлей Вьетнама отсутствуют — имеются лишь фрагментарные данные (Калякин, 2002).

В настоящей работе мы приводим собранные на юге Вьетнама сведения о структуре дефинитивных репертуаров и социальном поведении трех видов *Pycnonotus*: это златогузый бюльбюль (*P. aurigaster*), пестрошекий бюльбюль (*P. conradi*) и пестрогорлый бюльбюль (*P. finlaysoni*) (русские названия видов даны в соответствии с рекомендациями Волкова и Коблика (2018)). О биологии этих видов известно немного. Их ареалы охватывают большую часть юго-восточной Азии и южный Китай (Robson, 2005). Половой диморфизм не выражен (Myers, 2016). Златогузый бюльбюль предпочитает открытые биотопы, заросшие кустарником, высокотравьем, с вкраплениями разреженных древостоев (Калякин, 2002; Myers, 2016); встречается и по окраинам городов (наши наблюдения). Эти птицы обычно держатся поодиночке либо парами (Wells, 2010). Гнездится с

марта по июнь (Robson, 2005). Есть данные о гибридизации этого вида с белобровым бюльбюлем (*P. goiavier*) (Peh, 2010). Пестрогорлый бюльбюль населяет опушки лесов, сады и другие варианты вторичной древесно-кустарниковой растительности, в т.ч. — на окраинах рисовых полей и чайных плантаций (Wells, 2010). Держатся поодиночке, парами либо небольшими группами (не более пяти особей). Гнездование начинается в феврале и длится, по разным данным, до июня либо даже до сентября (Калякин, 2002; Robson, 2005). Пестрошекий бюльбюль ранее считался подвидом бирманского бюльбюля (*P. blanfordi*), однако в настоящее время он выделен в отдельный вид (Garg et al., 2016). Эти два вида разграничены географически: бирманский бюльбюль в основном представлен в Мьянме, а пестрошекий распространен в Таиланде и восточнее (Garg et al., 2016). Поскольку детальных работ, посвященных отдельно пестрошекому бюльбюлю, в настоящий момент нет, мы в основном руководствовались литературными данными о бирманском бюльбюле. В работах Калякина (1999, 2002) рассматривался именно пестрошекий бюльбюль, т.к. автор собирал материал во Вьетнаме, где обитает данный вид (Garg et al., 2016). Бирманский бюльбюль может быть встречен в парках и садах, по окраинам полей и обочинам дорог, а также в открытых естественных местообитаниях. Попадает поодиночке, парами либо небольшими семейными группами (родители и слетки), однако на местах кормления (плодоносящие деревья) могут встречаться группы до 12 особей (Wells, 2010). Гнездовой сезон растянут с декабря по сентябрь (Калякин, 2002; Robson, 2005). Базовые особенности пения златогузого, пестрогорлого и бирманского бюльбюлей обсуждаются в работе Kamtaeja et al. (2012). Песни златогузого бюльбюля по сравнению с пением других рассматриваемых видов бюльбюлей наиболее короткие (около 0.4 с) и содержат наименьшее число элементов. Частота песен варьирует в узком диапазоне около 1.6 кГц. Сами песни состоят из ряда элементов, понижающихся по частоте, в среднем 2.5 элемента на песню. Минимальная частота около 1.9 кГц, максимальная — около 3.5 кГц (Kamtaeja et al., 2012). Песни пестрогорлых бюльбюлей состоят из различных частотно-модулированных элементов. Разнообразие элементов в песне пестрогорлого бюльбюля наиболее высокое среди рассматриваемых видов. Минимальная частота песен пестрогорлого бюльбюля около 1.2 кГц, максимальная — около 3.0 кГц (Kamtaeja et al., 2012). Пестрошекие и бирманские бюльбюли не имеют выраженных различий в вокализации (Garg et al., 2016). Бирманские бюльбюли исполняют трели, состоящие из однотипных коротких элементов (<0.1 с). Каждый элемент представляет собой резкий звук с восходящей частотной модуляцией и диапазоном

частот ~ 4.0 кГц (в среднем от 1.3 кГц в минимальной точке до 5.2 кГц в максимальной).

Итак, в настоящее время имеется описание частотно-временной структуры пения бюльбюлей. Детальные описания иных типов вокализаций (таких, как позывки) отсутствуют.

Таким образом, все перечисленные бюльбюли могут встречаться в антропогенном ландшафте. В местах обитания они являются распространителями семян деревьев. При этом социальное и акустическое поведение этих видов остаются практически не изученными. Свою задачу мы видели в том, чтобы отчасти восполнить этот пробел.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования

Полевые исследования проводили в национальном парке Каттхьен (провинция Донгнай, Вьетнам). Здесь симпатрично обитают все три вида бюльбюлей, населяющих открытые и опушечные биотопы. Всего мы наблюдали за птицами и записывали их голоса в течение 73 дней. Конкретные даты проведения исследования были следующими: 19.11–27.12.2021 г., 13.01.2021–18.03.2022 г., 30.03–19.05.2022 г. Таким образом, суммарно наши наблюдения охватили период в 6 месяцев, с декабря по май.

В декабре была выбрана основная контрольная площадка (ее локация: 11°24.271' с.ш., 107°23.826' в.д.). Размер площадки – около 100 × 100 м. Площадка была расположена в открытом биотопе. Это поле, заросшее высокой (до 1.5 м) травой, выкашиваемой на 30% площади, с отдельно стоящими кустами (6 шт.) и деревьями (2 шт.). На площадке имела также небольшая куртина древесно-кустарниковой растительности, покрывающая около 15% ее площади (рис. 1). В конце января один из кустов на площадке плодоносил ягодами, а с февраля по апрель на траве были сухие семена, которые птицы поедали. Наблюдения проводили утром, с 6:30 до 11:00, суммарно 42 дня. В течение 7 дней были проведены дополнительные наблюдения с 14:00 до 17:30, но они оказались малопродуктивными из-за низкой активности птиц. На нашей основной площадке мы могли наблюдать три изучаемых вида бюльбюлей, однако пестрогорлый бюльбюль, как наиболее лесной вид, встречался здесь довольно редко.

Дополнительные наблюдения проводили на двух маршрутах. Первый маршрут длиной 2.8 км пролегал по лесной дороге. По данному маршруту ходили 21 раз. Второй имел длину 4.4 км и включал разные биотопы (вырубку, молодые посадки, заросли бамбука и открытые биотопы) и заканчивался у основной площадки. Этот маршрут проходили 20 раз.

Единицей анализа в данной работе было наблюдение: это одновременная регистрация птицы или группы птиц данного вида. Во время каждого наблюдения регистрировали число птиц, описывали их поведение (перелеты, взаимодействия с конспецификами) и характер вокализации. Во всех случаях мы старались также записать голоса птиц. Суммарно выполнены 698 наблюдений. На основной площадке в первую очередь отмечали златогузого (153 наблюдения) и пестрощекого (392 наблюдения) бюльбюлей, реже – пестрогорлого бюльбюля (83 наблюдения). На дополнительных маршрутах сделаны 56 наблюдения за пестрогорлым бюльбюлем, 13 – за пестрощеким и всего одно – за златогузым.

Акустический анализ

Вокализацию птиц записывали одновременно с визуальными наблюдениями с помощью магнитофона Marantz PMD-660 и микрофона Sennheiser ME66-K6. Златогузые бюльбюли издавали звуки в 117 наблюдениях (76% всех наблюдений), пестрошекие бюльбюли – в 372 (92%), а пестрогорлые – в 110 (79%). Но записать вокализацию удалось далеко не во всех этих случаях. В общей сложности мы получили фонограммы 16 разных особей златогузых бюльбюлей (общей длительностью около 45 мин), 27 особей пестрошеких бюльбюлей (около 100 мин) и 22 особей пестрогорлого бюльбюля (около 82 мин).

Для изучения роли акустических сигналов в территориальном поведении проводили эксперименты с трансляцией конспецифичного пения. Для этого использовали Bluetooth-колонку Sony SRS-XB01. Ее подвешивали на ветку на высоте около 1.5 м над землей. Наблюдатель, находясь на расстоянии около 20 м от колонки и скрываясь в зарослях, дистанционно включал запись с помощью сопряженного с колонкой смартфона и регистрировал поведение птиц. Каждому из модельных видов проигрывали записи, скачанные из библиотеки Xeno-Canto (<https://xeno-canto.org/>). Поскольку записей пения данных видов из Вьетнама на момент проведения экспериментов в библиотеке не было, мы использовали голоса, записанные в ближайших к Вьетнаму локациях. В связи с редкостью пения рассматриваемых видов использование собственных записей не представлялось возможным из-за их небольшой длительности и зашумленности. Златогузым бюльбюлям проигрывали пение, записанное в Таиланде (запись XC784974), пестрощеким – в Мьянме (запись XC430264), пестрогорлым – также в Таиланде (запись XC784052). Всего были проведены 5 экспериментов с златогузыми бюльбюлями (два 7.12.2021 г. и по одному – 16.02.2022 г., 28.02.2022 г. и 4.03.2022 г.), 5 экспериментов с пестрошекими бюльбюлями (два 16.02.2022 и по одному –



Рис. 1. Основная наблюдательная площадка.

7.12.2021 г., 28.02.2022 г. и 28.02.2022 г.) и 7 экспериментов с пестрогорлыми (три эксперимента 1.03.2022 г. и по одному 7.12.2021 г., 16.02.2022 г., 4.03.2022 г. и 10.05.2022 г.).

Акустический анализ проводили в программе Raven Light 2.0.4 (Cornell Lab of Ornithology). В первую очередь мы составляли каталоги вокализаций каждой записи. Под вокализацией в данной работе мы понимали “единицу репертуара” (по терминологии: Опаев, 2021), т.е. единицу рекомбинации в данной акустической последовательности. Это могли быть типы песен либо единичные звуки (позывки) или слоги (комбинации

из 2–3 звуков). Далее, по этим каталогам, для каждой вокализации (песни или позывки) определяли следующие параметры: длительность (с точностью до 10 мс), число звуков, минимальное значение основной частоты (с точностью до 0.1 кГц), максимальное значение основной частоты (до 0.1 кГц) и глубину частотной модуляции (диапазон изменения основной частоты, до 0.1 кГц) (частотные параметры не измеряли для шумовых широкополосных звуков).

Вокализацию воробьиных птиц традиционно разделяют на простые позывки и более сложное пение (Catchpole, Slater, 2008). В настоящей рабо-

Таблица 1. Частотно-временные параметры тоновых позывков и песен златогузых бюльбюлей

| Тип вокализации | Длительность, мс | Число звуков в песне | Основная частота, кГц | | |
|-----------------|-------------------------------|-----------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| | | | минимальная | максимальная | глубина модуляции |
| Тоновая позывка | 250 (250, 130–450; $n = 39$) | 2 (2, 1–4; $n = 39$) | 2.2 (2.3, 1.4–3.0; $n = 39$) | 4.2 (4.1, 3.2–5.9; $n = 39$) | 2.0 (1.9, 1.0–3.4; $n = 39$) |
| Песня | 310 (300, 270–390; $n = 10$) | 3 (3, 2–4; $n = 10$) | 1.9 (1.6, 1.5–2.5; $n = 10$) | 5.0 (4.8, 4.2–6.0; $n = 10$) | 3.1 (3.1, 2.0–4.6; $n = 10$) |

Примечания. Приведены средние значения, в скобках медиана, разброс значений и число измеренных звуков (n).

те мы выделяли песни, основываясь на описаниях, приведенных в работе Kamtaeja et al. (2012). Все прочие звуки считали позывками.

Статистическая обработка

Статистическую обработку осуществляли с помощью языка программирования Python 3.9.13 (Van Rossum, Drake, 2009) в среде разработки Jupyter notebook (Kluyver et al., 2016) с использованием библиотеки Pandas 1.4.4 (McKinney et al., 2010). Для тестов Шапиро–Уилка и Стьюдента использовали библиотеку Pingouin 0.5.3 (Vallat, 2018), для теста Манна–Уитни – библиотеку SciPy 1.10.0 (Virtanen et al., 2020).

Чтобы выяснить, как изменялась частота вокализаций по месяцам, считали число вокализаций данного вида за день (под днем понимали период активности птиц с 6:30 до 11:00). Данный параметр назвали “частотой вокализации”. Далее строили модель линейной регрессии (метод наименьших квадратов, OLS), в которой частота вокализации была зависимой переменной, а месяц – категориальным предиктором (библиотека statsmodels: Seabold, Perktold, 2010). Данную модель строили как для каждого типа вокализаций отдельно (если позволял размер выборки), так и для всех вокализаций данного вида суммарно.

Для анализа динамики социальной активности по месяцам также использовали линейную регрессию. Для этого считали две переменные: общее число встреченных птиц и средний размер группы в каждый из дней наблюдений. Далее строили модель, где эти переменные выступали зависимыми, а номер месяца – предиктором.

Визуализацию результатов осуществляли с помощью библиотек Matplotlib (Hunter, 2007) и Seaborn (Waskom, 2021). Также для дополнительной визуализации использовали язык программирования R (R Core Team, 2022) с библиотекой “ggplot2” (Wickham, 2016) в среде разработки R Studio (RStudio Team, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Златогузый бюльбюль (*Pycnonotus aurigaster*)

Вокализация

В зависимости от структурной сложности вокализацию златогузых бюльбюлей можно разделить на два основных типа: тоновые позывки и песни. Мы записали 49 вокализаций этого вида, в т.ч. 39 позывков и 10 песен.

Тоновые позывки (рис. 2а) слышны чаще всего и в различных ситуациях. Бюльбюли издают их как в одиночестве, так и при социальном контакте (например, когда две птицы или более сидят неподалеку друг от друга и обмениваются звуковыми сигналами), а также в полете. Тоновые позывки длятся менее чем полсекунды и включают до четырех разных звуков (табл. 1), разделенных короткой паузой продолжительностью около 40 мс. Звуки тоновые, часто модулированные по частоте. Основная частота варьирует от 1.4 до 5.9 кГц, при этом глубина частотной модуляции в пределах одного звука изменяется в относительно узком диапазоне (глубина частотной модуляции 1.0–3.4 кГц, см. табл. 1).

Песни (рис. 2б) похожи на тоновые позывки, но в среднем длиннее и включают большее число звуков (табл. 1). Звуки модулированы по частоте: глубина частотной модуляции варьирует от 2.0 до 4.6 кГц (табл. 1). Основная частота конкретного звука варьирует от 1.5 кГц в “низшей” точке до 6.1 кГц в “высшей”. Песни удается услышать значительно реже позывков. Например, мы отмечали их в следующих ситуациях: птица срывается с ветки и летит вверх, издавая короткую последовательность из 6–10 песен, после чего замолкает и улетает на другую присаду. Такое поведение напоминает токовой полет. Также эти бюльбюли могут петь и сидя на присаде.

Анализ показал, что длительность и максимальное значение основной частоты песен имели распределение, отличное от нормального (тест Шапиро–Уилка, $p < 0.05$). Прочие параметры имели нормальное распределение. Мы сравнили тоновые позывки и песни по всем изученным параметрам. Достоверные различия удалось вы-

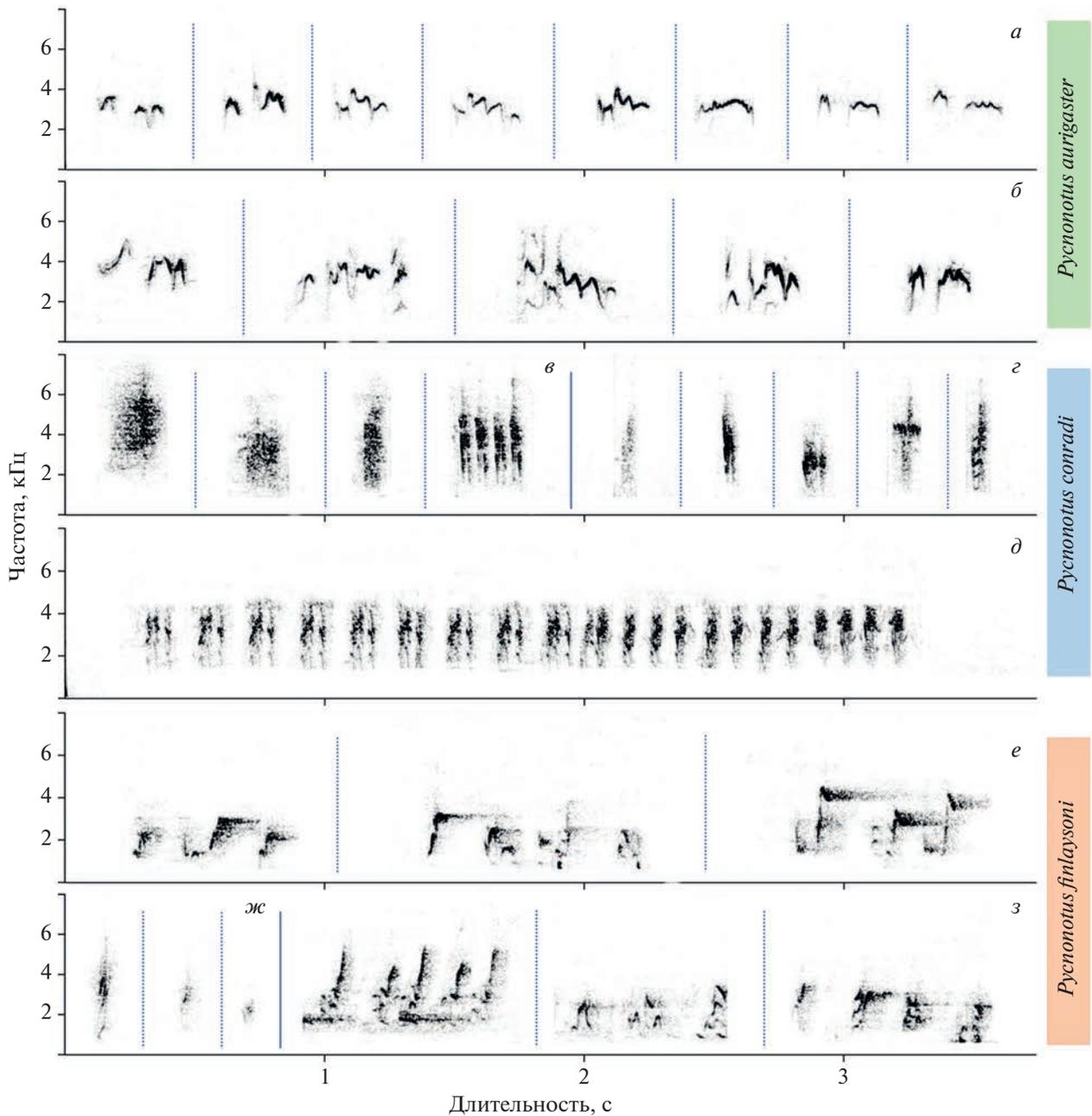


Рис. 2. Вокализации разных видов бьюльбюлей: златогузого (*a* – тоновые позывки, *b* – песни), пестрощёкого (*c* – треск, *d* – шелчки, *e* – песня) и пестрогорлого (*e* – песни, *ж* – шелчки, *з* – щебет). Пунктирные линии разделяют вокализации одного типа, записанные от разных особей; сплошные линии – разные типы вокализаций.

явить по четырем из них: глубина частотной модуляции (критерий Стьюдента, $t = -4.02, p < 0.01$), число звуков в песне (критерий Стьюдента, $t = -4.21, p < 0.01$), максимальное значение основной частоты (критерий Манна–Уитни, $U = 54, p < 0.01$) и длительность (критерий Манна–Уитни, $U = 47, p < 0.01$). Значения всех перечисленных параметров для песен выше, чем для позывков (рис. 3). Песни более продолжительны и состоят

из иных, нежели позывки, звуков, глубже модулированных по частоте.

Регрессионный анализ показал, что календарный месяц (с декабря по май) не влияет на среднее число вокализаций, зафиксированное нами за день наблюдений. Это справедливо как для песен и для позывков по отдельности, так для суммарного числа звуков обоих типов (OLS, $p > 0.05$). Таким образом, вокальная активность златогузых

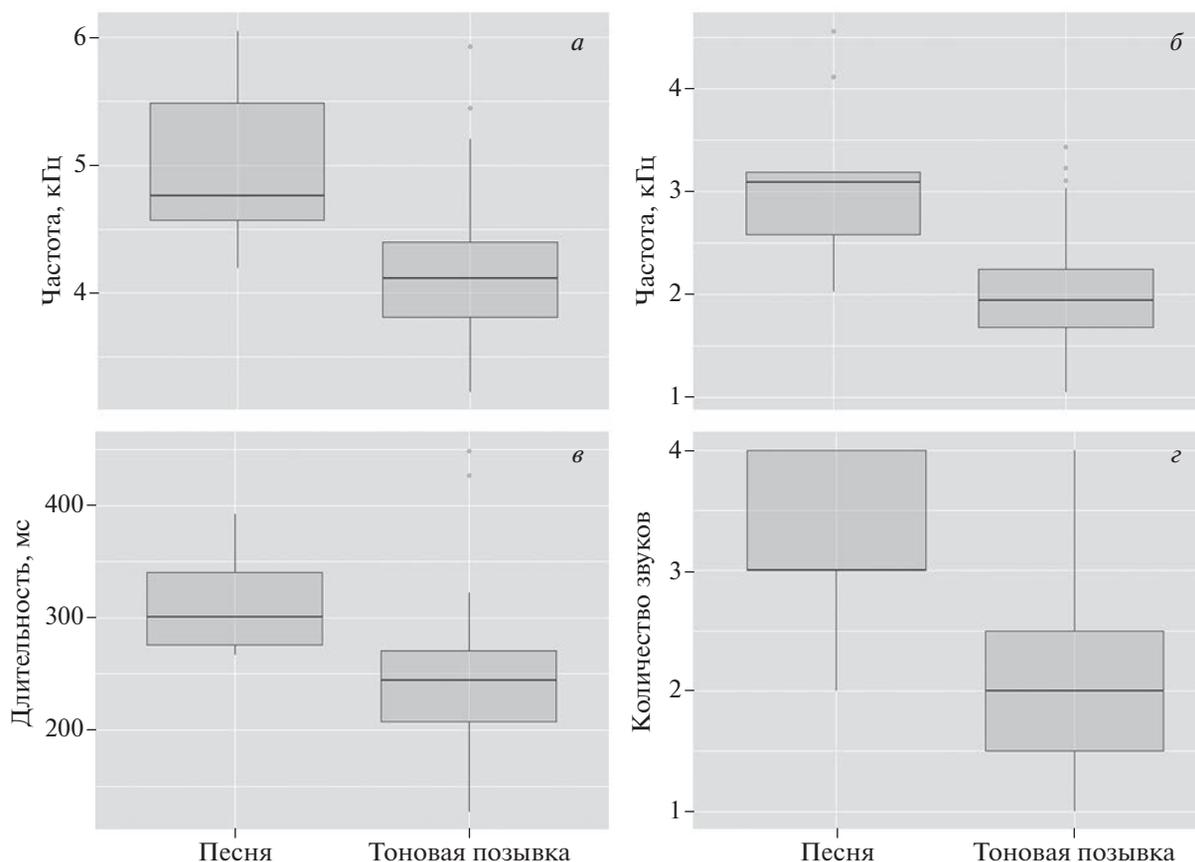


Рис. 3. Частотно-временные параметры двух типов вокализаций (песни и тоновые позывки) златогузых бьюльбюлей: максимальная (а) и минимальная (б) частоты, длительность (в) и число звуков в одной вокализации (г). Показаны медианы, кватили, разброс значений и уклоняющиеся значения (точки).

бьюльбюлей значимо не менялась на протяжении 6 месяцев наблюдений.

При трансляции конспецифичного пения не выявлено изменений в поведении (в т.ч. акустическом) у тестируемых птиц.

Особенности поведения

Златогузые бьюльбюли — социальные птицы. Нередко можно видеть их небольшие группы, особенно во внегнездовой сезон (ноябрь и декабрь). Обитающие в ближайших окрестностях особи часто поддерживают между собой вокальный контакт. Для этого используются тоновые позывки. Так, когда одиночные птицы издают эти звуки, им в аналогичной манере могут отвечать другие бьюльбюли, которые в данный момент не видны. Птицы переключаются подобным образом и в полете. Размер и состав групп, очевидно, может меняться. Например, мы могли наблюдать, как сначала появилась одна птица. Далее к ней присоединилась вторая, и они вместе улетали, а через некоторое время появлялись уже три птицы. Наконец, две из этих трех птиц могли про-

пасть из виду, и в поле зрения оставался только один бьюльбюль.

За период наблюдений мы встретили златогузых бьюльбюлей 146 раз. Одновременно удавалось наблюдать от 1 до 5 птиц (лишь однажды была встречена группа из примерно 10 особей). В 46% наблюдений одновременно наблюдалась только 1 птица, в 35% — 2 птицы, в 8% — 3 птицы; в остальных случаях (11%) одновременно отмечено 4 и более птиц.

Анализ не выявил зависимости числа встреченных птиц от месяца (OLS, $p > 0.05$). Единственное исключение — март. В этом месяце наблюдали незначительное, но достоверное снижение этого параметра: OLS, $p = 0.044$, coef. = -0.018 , Adj. R-squared = -0.03 . Возможно, это связано с началом периода гнездования и рассредоточением пар.

В 17 случаях мы наблюдали кормление бьюльбюлей. В большинстве случаев ($n = 14$) они поедали насекомых, в двух случаях птицы, возможно, потребляли цветы, а в одном — плоды.

Таблица 2. Частотно-временные параметры разных типов широкополосных сигналов пестрошеких бюльбюлей

| Тип вокализации | Длительность, мс | Основная частота, кГц | | |
|-----------------|---|--|--|--|
| | | минимальная | максимальная | глубина модуляции |
| Треск | 94 (85, 20–200; <i>n</i> = 99) | – | – | – |
| Щелчок | 40 (40, 20–60; <i>n</i> = 43) | 1.83 (1.77, 1.43–2.48; <i>n</i> = 43) | 2.79 (2.85, 2.28–3.39; <i>n</i> = 43) | 0.96 (0.93, 0.57–1.31; <i>n</i> = 43) |
| Песня | 3610 (3570, 2760–5040; <i>n</i> = 8) | 1.05 (1.18, 0.41–1.34; <i>n</i> = 8) | 4.66 (4.47, 3.61–6.21; <i>n</i> = 8) | 1.63 (1.45, 0.57–2.94; <i>n</i> = 8) |

Примечания. Приведены средние значения, в скобках медиана, разброс значений и число измеренных звуков (*n*). Частотные параметры не приведены для треска, имеющего исключительно шумовой спектр заполнения.

Пестрошекий бюльбюль (*Pycnonotus conradi*)

Вокализация

По нашим наблюдениям, основу вокализации пестрошекого бюльбюля составляют звуки иной акустической природы, нежели у златогузого бюльбюля. Это широкополосные звуки с преимущественно шумовым спектром заполнения, исполняющиеся либо как одиночные позывки, либо в составе единообразных серий. По особенностям структуры эти вокализации можно скорее отнести к категории позывок; типичное для бюльбюлей мелодичное пение в наших записях не выявлено. Частотно-временные параметры широкополосных звуков пестрошекого бюльбюля широко варьируют. Тем не менее, мы посчитали возможным выделить среди них три категории. Одна из них предположительно служит аналогом песни других видов.

Треск (рис. 2в, табл. 2) – короткий шумовой сигнал. Птицы могут издавать как единичные трески, так и довольно протяженные их серии, в которых собственно треск может перемежаться щелчками (см. ниже). Длительность единичных звуков этого типа варьирует от 20 до 200 мс. Наиболее длительные звуки этой категории (80 мс и больше) исполняются поодиночке (37 наблюдений), а более короткие (20–60 мс) – обычно плотными сериями, в которых паузы между последовательными звуками сопоставимы по продолжительности с самими звуками (62 наблюдения). Треск можно услышать в самых разных ситуациях: например, в полете или на присаде, в присутствии конспецифика или в одиночестве.

Щелчки (рис. 2г, табл. 2) похожи на треск и используются в аналогичных ситуациях, зачастую образуют с последними смешанные акустически секвенции. Основное отличие щелчков от треска – наличие у первых выраженной гармонической структуры звука (основная частота и гармоники). Кроме того, щелчки в среднем длиннее треска (табл. 1). Однако гармоническая структура щелчков бывает зашумлена, так что граница между

треском и щелчками условна. Щелчки часто исполняются сериями. Интересно, что, в отличие от треска, структура щелчков в составе одной серии имеет обыкновение плавно изменяться. Эти изменения могут касаться таких параметров, как длительность и степень зашумленности: например, серия, начавшаяся “чистыми” и относительно продолжительными звуками, может закончиться короткими шумовым треском.

Песня (рис. 2д, табл. 2) – наиболее сложная из зафиксированных нами вокализаций пестрогорлого бюльбюля. Песня имеет четкую структуру и представляет собой серию из коротких слогов, издаваемых со строгим ритмом (паузы между последовательными слогами постоянны и составляют порядка 30–140 мс). Отдельный слог состоит из 1–3 коротких шумовых звуков. Как правило, в начале серии слоги длиннее и состоят из 2–3 элементов. Однако к концу серии темп может увеличиваться, меняется и структура самих слогов – из 2–3 звуков остается только один. Пение мы отмечали значительно реже треска и щелчков. Обычно удавалось услышать единственную вокализацию продолжительностью 2.7–5.0 с (в нее входило от 3 до 21 слогов, *n* = 8), после чего птица замолкала либо переходила к исполнению вокализации иного типа. В случае исполнения песен, бюльбюли вокализировали всегда с присады, находясь обычно в глубине куста или кроны небольшого дерева, а рядом присутствовал конспецифик. Иногда эта вторая птица также вокализовала, издавая серию тресков.

Вокальная активность пестрошеких бюльбюлей менялась по месяцам. Максимально активны эти птицы были в марте, а минимально – в декабре (рис. 4). Регрессионный анализ показал, что в декабре вокальная активность была достоверно ниже, чем в другие месяцы (OLS, *p* = 0.047, coef. = –5.0, Adj. R-squared = 0.251).

При трансляции конспецифичного пения не выявлено изменений в поведении (в т.ч. акустическом) у тестируемых птиц.

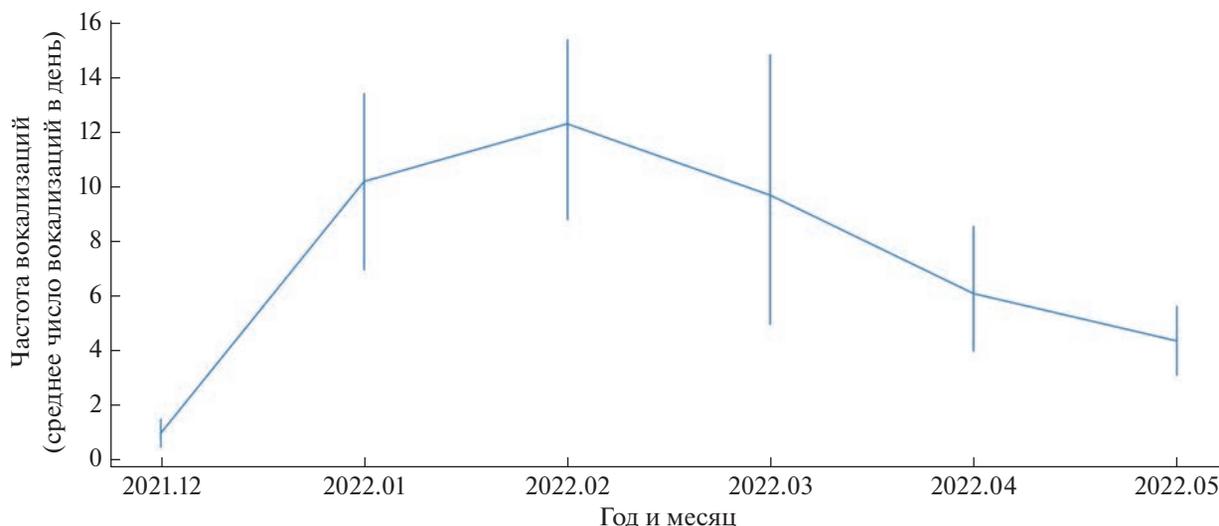


Рис. 4. Вокальная активность пестрощёких бюльбюлей в каждый из 6 месяцев наблюдений. Приведено среднее число наблюдений (за день, с 6:30 до 11:00), в которых отмечена вокализация любого типа (частота вокализаций). Вертикальные линии показывают границы доверительных интервалов.

Особенности поведения

В отличие от предыдущего вида, пестрошекие бюльбюли чаще встречались поодиночке либо парами. За период наблюдений мы встретили бюльбюлей этого вида 286 раз. Число одновременно наблюдаемых птиц варьировало от 1 до 7. При этом на встречи одиночных особей приходилось 48% наблюдений, на встречи двух особей — 39% наблюдений. Лишь в 13% случаев мы наблюдали трех и более птиц. Если мы наблюдали двух птиц, они обычно вели себя согласованно: например, синхронно либо друг за другом перелетали с места на место. Мы полагаем, что в таких случаях мы наблюдали пары.

Анализ показал, что в марте пестрошекие бюльбюли становятся более заметными и чаще попадают на глаза (OLS, $p = 0.03$, coef. = 0.11, Adj. R-squared = 0.163). При этом средний размер “групп” (число птиц, отмеченных за одно наблюдение) сокращается (OLS, $p = 0.044$, coef. = -0.018, Adj. R-squared = 0.163). Вероятно, это, как и усиление вокальной активности (см. рис. 4), связано с началом сезона размножения. В это время птицы более активны и чаще держатся парами, а более крупные группы, изредка встречающиеся во внегнездовой сезон, распадаются.

Пестрогорлый бюльбюль (*Pycnonotus finlaysoni*)

Вокализация

Вокализация пестрогорлых бюльбюлей в известной степени объединяет то, что было описано для двух предыдущих видов. У этого вида мы выявили как широкополосные звуки, нередко издающиеся в составе единообразных серий (аналог

“позывок” *P. conradi*), так и более низкочастотные и мелодичные композиции из разных тоновых звуков (аналог песен *P. aurigaster*).

Песня (рис. 2e, табл. 3) состоит из свистовых (тоновых) звуков. Звуки объединяются в слоги — стереотипные сочетания из нескольких звуков. Каждая песня представляет собой либо один слог, либо последовательность из 2–3 одинаковых слогов (на рис. 2e показаны только песни, состоящие из 1 слога). Всего в изученной популяции нами записаны 18 вариантов песен. В 16 из этих 18 песен присутствовали слоги, в состав которых входили звуки с восходящей частотной модуляцией. Наличие таких звуков позволяет легко идентифицировать пение данного вида на слух.

Поющая птица обычно сидит высоко над землей (в кроне дерева или на вершине высокого стебля бамбука), практически не перемещаясь с места на место. Часто в пределах слышимости поют еще 1 или 2 бюльбюля, а рядом с поющей птицей, в свою очередь, могут находиться 1–2 конспецифика (возможно, это партнер и/или слетки). Нередко поющая птица не ограничивается собственно песнями, разнообразя свою вокализацию также щебетом и щелчками (их описание см. ниже).

Щелчки (рис. 2ж, табл. 3) очень напоминают аналогичную вокализацию пестрошеких бюльбюлей. Это короткие широкополосные звуки, гармонический спектр заполнения которых в той или иной степени зашумлен. Интересно, что популяционное разнообразие щелчков пестрогорлого бюльбюля невелико. Мы выделили три варианта этого типа вокализации, мало изменчивые внутри себя (рис. 2ж). Щелчки исполняются все-

Таблица 3. Частотно-временные параметры вокализаций пестрогорлого бюльбюля

| Тип вокализации | Длительность, мс | Число звуков (только для песен) | Основная частота, кГц | | |
|-----------------|---------------------------------------|------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|
| | | | минимальная | максимальная | глубина модуляции |
| Песня | 650 (580, 240–1180; <i>n</i> = 21) | 5 (5, 2–7; <i>n</i> = 10) | 1.04 (0.97, 0.52–2.14; <i>n</i> = 21) | 4.07 (4.01, 3.47–4.92; <i>n</i> = 21) | 3.03 (3.01, 1.94–3.95; <i>n</i> = 21) |
| Щебет | 80 (80, 40–260; <i>n</i> = 45) | – | 1.62 (1.49; 0.73–2.94; <i>n</i> = 45) | 3.69 (3.63; 2.02–5.97; <i>n</i> = 45) | 2.07 (1.86, 0.77–4.15; <i>n</i> = 45) |
| Щелчок | 40 (40, 20–60; <i>n</i> = 26) | – | 1.37 (1.47, 0.36–2.94; <i>n</i> = 26) | 3.12 (2.94, 2.21–4.43; <i>n</i> = 26) | 1.75 (1.77, 0.81–2.74; <i>n</i> = 26) |

Примечания. Приведены средние значения, в скобках медиана, разброс значений и число измеренных звуков (*n*).

гда в виде единообразных серий. Бюльбюли могут издавать их как на присаде, так и в полете; в одиночестве либо в присутствии конспецифичной особи или особей, а также в ходе социальных взаимодействий. Так, 22 апреля 2022 г. мы наблюдали следующую ситуацию. Две птицы (вероятно, самец и самка) сидели на ветке на высоте около 3 м над землей возле дороги в лесу. Одна из них (возможно, самка) сидела неподвижно и издавала серии щелчков (около 6 щелчков в секунду), перемежая их паузами в 20–30 с. Вторая птица (возможно, самец) находилась рядом, прыгала с ветки на ветку, периодически исполняя одиночные песни.

Щебет (рис. 2з, табл. 3) также состоит из широкополосных звуков. Но, по сравнению с щелчками, эти звуки длиннее и всегда имеют явный гармонический спектр заполнения. Щебет – это последовательность из нескольких разных звуков такой структуры. В составе одной серии присутствует не менее двух типов звуков. По нашему впечатлению, по крайней мере, в пределах популяции, изменчивость и разнообразие щебета выше, чем щелчков. Так, нам условно удалось выделить до 18 их вариантов (против только трех вариантов щелчков). Щебет исполняется в разных ситуациях. Но нередко он предваряет пение либо исполняется между последовательными песнями.

Мы не выявили различий в вокальной активности пестрогорлых бюльбюлей в зависимости от месяца – речь идет как об общей активности, так и о частоте встречаемости каждого типа вокализаций (OLS, *p* > 0.05). При трансляции конспецифичного пения не выявлено изменений в поведении (в т.ч. акустическом) у тестируемых птиц.

Особенности поведения

Расположение нашей основной площадки и особенности маршрутов были таковы, что пест-

рогорлых бюльбюлей, по сравнению с представителями двух других видов, мы встречали реже – всего 59 раз за весь период наблюдений. Кроме того, 24 раза мы регистрировали вокализацию этого вида, но не видели самих птиц. Число встреч не менялось по месяцам (OLS, *p* > 0.05).

Обычно бюльбюли попадались поодиночке (46%) либо парами (42%). Много реже встречались группы из трех (8%) либо четырех птиц. Судя по всему, как и пестрошекие бюльбюли, представители рассматриваемого вида большую часть года держатся парами, редко объединяясь в более крупные группы. Так, даже если мы замечали одиночную птицу, нередко вскоре появлялся и конспецифик (возможно, партнер). Анализ показал, что среднее число встреченных одновременно птиц не менялось по месяцам (OLS, *p* > 0.05).

ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе мы детально описали акустическое и (частично) социальное поведение трех видов бюльбюлей, а также их сезонную изменчивость.

Основным типом вокализации златогузых бюльбюлей являются тоновые позывки, которыми птицы обменивались практически непрерывно в течение всего периода наблюдения. Тоновые позывки – короткие (в основном двусложные) сигналы, менее модулированные по частоте, чем песни.

Пение же нам удалось зафиксировать только в весенние месяцы, а также в феврале, что позволяет предположить приуроченность данного типа вокализации к гнездованию. О связи пения с гнездованием говорит и то, что оно нередко сопровождалось демонстративным поведением (“токовой полет”). Отметим, что в целом пение этих

бюльбюлей удается услышать довольно редко. Интересно, что в работе Kamtaeja et al. (2012) параметры, указанные для песен, более соответствуют нашим результатам для тоновых позывок. В то же время вокализаций, аналогичных тем, которые мы описали как песни, в работе данных авторов нет. При этом частотный диапазон песен в этой работе даже уже диапазона тоновых позывок из нашего исследования. Также Kamtaeja et al. (2012) пишет, что златогузые бюльбюли поют в основном с верхушек деревьев, держась группами по 5–10 особей. В то время как в нашем случае птицы пели в основном в полете. Поэтому мы склонны думать, что у Kamtaeja et al. (2012), скорее всего, описаны именно тоновые позывки, а не песни. Не исключен и вариант региональных различий в вокализации златогузых бюльбюлей, т.к. Kamtaeja et al. проводили свое исследование в северном Таиланде.

Пестрошекие бюльбюли практически непрерывно издают шелчки либо треск. Такими широкополосными звуками сопровождается любая их деятельность: например, сбор корма или перемещение. Надо сказать, что этому виду, как и златогузому бюльбюлю, свойственны широкие перемещения. Как правило, в одной точке птицы задерживаются максимум на несколько минут, после чего перелетают не менее чем на несколько десятков метров. Пение пестрошекого бюльбюля по структуре очень сходно с таковым бирманского бюльбюля (Kamtaeja et al., 2012). Бирманские бюльбюли встречаются в основном в густых зарослях бамбука, кустарниках и подлеске, где их весьма трудно заметить (Kamtaeja et al., 2012). Пестрошекие бюльбюли, напротив, очень заметные птицы. Однако поют они из глубины зарослей, находясь вне поля зрения, как и бирманские бюльбюли. Другие же типы вокализаций они могут издавать, находясь на виду.

Вокализация пестрогорлого бюльбюля наиболее сложная из рассматриваемых видов. Песни этого вида чаще всего имеют весьма характерную структуру из слогов с восходящей частотной модуляцией. В работе Kamtaeja et al. (2012) приводится сходное описание пения пестрогорлого бюльбюля, хотя авторы не акцентируют внимание на преимущественно восходящую частотную модуляцию слогов, составляющих песню. Пение пестрогорлых бюльбюлей в их работе значительно менее модулировано по частоте, чем у нас (1.8 против 3.03 кГц), а значение максимальной частоты ниже (3.0 против 4.07 кГц). Возможно, как и в случае с златогузым бюльбюлем, это проявление географических различий в пении данного вида. Помимо пения, пестрогорлые бюльбюли также издают последовательности из разнообразных звуков, которые мы обозначили как

щелбет. Возможно, щелбет на самом деле является не самостоятельным типом вокализации, а вариантом пения, поскольку его часто можно услышать либо перед песнями, либо между двумя последовательными песнями.

Таким образом, основу вокализации златогузого и пестрошекого бюльбюлей составляют позывки — тоновые у первого вида и широкополосные у второго. Учитывая социальность этих видов и необходимость постоянного поддержания контакта, такие особенности акустической коммуникации не кажутся удивительными. Пестрогорлый бюльбюль в этом отношении отличается — у птиц этого вида чаще можно услышать пение, которое используется, судя по всему, в т.ч. и для обозначения занятости участка. Мы полагаем, что территориальность у этого вида выражена в большей степени, чем у двух других видов. Это выражается в большей стабильности пространственной структуры (птицы не перемещаются широко и нередко обнаруживаются на одних и тех же местах), а также в том, что группы пестрошеких бюльбюлей встречаются редко. Птицы чаще попадают парами. Эти особенности пространственно-этологической структуры и приводят, по нашему мнению, к тому, что пестрошекие бюльбюли поют чаще представителей двух других видов. Однако территориальное поведение этого вида все же редуцировано: представители этого вида, как и двух других, не проявляли никакой реакции на проигрывание записи пения конспецифика (что является имитацией территориального вторжения). Между тем типичные территориальные виды птиц ведут себя в такой ситуации очень активно, пытаясь “прогнать” нарушителя (Опаев и др., 2019). Помимо саморекламирования, пение пестрогорлого бюльбюля может использоваться для дистанционного общения с птицами с соседних гнездовых участков. Дело в том, что, в отличие от двух предыдущих видов, пестрогорлые бюльбюли тяготеют к более лесистым и, соответственно, более закрытым биотопам.

Изученные виды отличаются характером использования репертуаров: от златогузых бюльбюлей мы записали только тоновые звуки, от пестрошеких — только широкополосные, а от пестрогорлых — и те, и другие. Конечно, мы не можем утверждать, что вокализация златогузых бюльбюлей лишена шумовых звуков, а вокализация пестрошеких — тоновых, но наши данные свидетельствуют, по меньшей мере, о разной частоте использования этих звуков разными видами.

Вокализацию воробьиных птиц традиционно разделяют на позывки — относительно простые, в значительной степени генетически детерминированные вокальные структуры, и пение — более

сложные последовательности звуков, для развития которых в онтогенезе важно вокальное обучение (Catchpole, Slater, 2008). У многих птиц умеренных широт разделение позывок и песен обычно не вызывает затруднения: эти вокальные структуры контрастны по уровню сложности и особенностям использования. Пение же многих бюльбюлей – простое (не сложнее позывок), кроме того, эти птицы часто смешивают песни и позывки в одной секвенции (например, исполняют позывки между песнями) (Опаев, 2021). Сказанное справедливо и по отношению к изученным нами трем видам бюльбюлей. Так, у златогузых бюльбюлей пение ненамного сложнее тоновых позывок; эти два типа вокализации вполне похожи и по звучанию. У пестрошекого бюльбюля типичное для *Pycnonotus* мелодичное пение, включающее тоновые звуки, вообще отсутствует: вокализация вида состоит из широкополосных звуков. Наконец, пестрогорлые бюльбюли часто исполняют песни и позывки в составе одной непрерывной акустической последовательности. Таким образом, у бюльбюлей граница между пением и позывками выглядит менее выраженной, чем у многих птиц умеренных широт.

Наши наблюдения показывают, что птицы держатся парами (вероятно, самец и самка) в течение всего года. Характерна вокализация: птицы постоянно поддерживают акустический контакт не только с партнером, но также с другими особями, находящимися поодаль. Мы выяснили, что в коммуникации изученных видов бюльбюлей акустическая компонента играет первостепенную роль. В 76–92% случаев (для разных видов), когда мы наблюдали этих птиц, они издавали те или иные звуки. Территориальное поведение не выражено (пестрогорлый бюльбюль является в известной степени исключением): на проигрывание записи конспецифичного пения (имитация территориального вторжения) птицы никак не реагировали. Однако отсутствие выраженной реакции на пение конспецифика может быть обусловлено тем, что в нашей работе использованы тестовые записи, выполненные в других регионах. Исследований географической изменчивости пения бюльбюлей в настоящий момент нет, но, тем не менее, нельзя исключать наличие у них специфических для каждого региона диалектов.

Достоверные изменения в вокализации и поведении в течение периода наблюдений мы отметили только у пестрошекого бюльбюля. В марте размеры групп этих бюльбюлей уменьшались, а частота появлений птиц (т.е. их “заметность”), напротив, увеличивалась. В это же время птицы вокализировали наиболее активно. По данным Калякина (2002), пестрошекие бюльбюли на юге Вьетнама начинают гнездиться в первой полови-

не декабря, а в феврале–апреле уже кормят слетков. Таким образом, увеличение частоты встречаемости птиц в марте можно было бы связать с появлением слетков. Однако мы нашли одно гнездо (впоследствии разоренное) пестрошекого бюльбюля в апреле 2022 г., а в середине мая наблюдали слетков. В таком случае сокращение размеров групп (т.е. предположительный распад на пары) и увеличение частоты вокализаций в марте могут быть связаны с началом гнездования. Очевидно, что имеющиеся в настоящий момент противоречивые данные о гнездовой биологии пестрошеких бюльбюлей не позволяют сделать однозначных выводов о связи поведения и вокализации с гнездовым циклом.

Что же касается златогузых бюльбюлей, то у них значимых изменений в вокализации в период с декабря по май не выявлено. По литературным данным, гнездовой сезон у златогузых бюльбюлей на юге Вьетнама растянут с марта по июль (Калякин, 2002). Наши фрагментарные наблюдения это подтверждают. В апреле 2022 г. нам удалось наблюдать златогузого бюльбюля с гнездовым материалом, а в мае мы наблюдали слетков этого вида. В марте мы наблюдали достоверное снижение числа встреченных птиц, что может быть связано с началом гнездования.

Гнездования пестрогорлых бюльбюлей мы не наблюдали, но по литературным данным, гнездовой период на юге Вьетнама длится у них с февраля по июль (Калякин, 2002). Изменчивости в поведении или вокализации данного вида в течение периода наблюдений мы не выявили. Вероятно, это отличие пестрогорлых бюльбюлей от двух других рассматриваемых видов связано с их территориальностью.

Таким образом, у изученных видов бюльбюлей есть ряд общих черт в вокализации и социальном поведении. Вокализация, по-видимому, играет важнейшую роль в коммуникации изученных видов, т.к. любой тип их поведения сопровождался теми или иными звуками.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим администрацию и персонал национального парка Каттхен за поддержку и возможность проведения данной работы.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волков С.В., Коблик Е.А., 2018. Птицы мира: рекомендуемые русские названия видов. Режим доступа: <http://zmmu.msu.ru/spec/publikacii/niserijnye-izdaniya/piticy-mira-rekomenduemye-russkie-nazvaniya-vidov>. Дата обновления: 28.07.2023.
- Калякин М.В., 1999. Эколого-морфологическая характеристика бюльбюлей Руспонотиде, Aves фауны Вьетнама. Дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова. 379 с.
- Калякин М.В., 2002. Трофические адаптации и экология бюльбюлей (Руспонотиде, Aves) фауны Вьетнама // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 44. 256 с.
- Коблик Е.А., 2001. Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ. Ч. 1. 384 с.
- Опаев А.С., 2021. Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 44 с.
- Опаев А.С., Колесникова Ю.А., Антонов А.И., 2019. Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*) // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. биол. и экол. Вып. 1 (53). С. 133–147.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B., 2008. Bird song. Cambridge: Cambridge University Press. 2nd ed.
- Corlett R.T., 2009. Seed dispersal distances and plant migration potential in tropical East Asia // Biotropica. V. 41. P. 592–598.
- Craik R.C., Minh I.Q., 2018. Birds of Vietnam. Harxheim: ConchBooks. 400 p.
- del Hoyo J., Collar N.J., Christie D.A., Elliott A., Fishpool L.D.C., Boesman P., Kirwan G.M., 2016. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. V. 2: Passerines. Lynx Edicions and BirdLife International, Barcelona, Spain and Cambridge, UK.
- Fukui A.W., 1995. The role of the brown-eared bulbul *Hypsypetes amaurotis* as a seed dispersal agent // Researches on Population Ecology. V. 37. P. 211–218.
- Garg K.M., Tizard R., Ng N.S.R., Cros E., Dejtardol A., Chattopadhyay B., et al., 2016. Genome-wide data help identify an avian species-level lineage that is morphologically and vocally cryptic // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 102. P. 97–103.
- Hunter J.D., 2007. Matplotlib: A 2D Graphics Environment // Computing in Science & Engineering. V. 9. I. 3. P. 90–95. <https://doi.org/10.1109/MCSE.2007.55>
- Kamtaeja S., Sitasuwan N., Chomdej S., Jatisatiern A., Mennill D.J., 2012. Species-distinctiveness in the vocal behaviour of six sympatric bulbuls (genus *Pycnonotus*) in South-East Asia // Emu. V. 112. P. 199–208.
- Kluyver T., Ragan-Kelley B., Pérez F., Granger B.E., Bussonnier M., Frederic J., et al., 2016. Jupyter Notebooks – a publishing format for reproducible computational workflows // International Conference on Electronic Publishing.
- Kumar A., 2004. Acoustic communication in the Red-vented Bulbul *Pycnonotus cafer* // An. Acad. Bras. Cienc. V. 76. P. 350–358.
- Lambert F.R., 1989. Daily ranging behaviour of three tropical frugivores // Forktail. V. 4. P. 107–116.
- Lloyd P., Hulley P.E., Craig A.J.F.K., 1996. Comparison of the vocalizations and social behaviour of southern African *Pycnonotus* bulbuls // Ostrich. V. 67. P. 118–125.
- Lloyd P., Hulley P.E., Craig A.J.F.K., 1999. Song sharing by neighbourhood groups of territorial male Blackeyed Bulbuls // Ostrich. V. 70. P. 208–213.
- McKinney et al., 2010. Data Structures for Statistical Computing in Python // Proceedings of the 9th Python in Science Conference. V. 445. P. 56–61.
- Myers S., 2016. Wildlife of Southeast Asia. Princeton: Princeton University Press. 256 p.
- Peh K.S.-H., 2010. Invasive species in Southeast Asia: the knowledge so far // Biodiversity and Conservation. V. 19. P. 1083–1099.
- Peh K.S.-H., Ong L., 2002. A preliminary radio-tracking study of the ranging behaviour of olive-winged bulbul (*Pycnonotus plumosus*) and cream-vented bulbul (*P. simplex*) in a lowland secondary rainforest in Singapore // Raffl. Bull. Zool. V. 50. P. 251–256.
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Режим доступа: <https://www.R-project.org/>. Дата обновления: 10.01.2023.
- Robson C., 2005. Field Guide to the Birds of South-East Asia. New Holland Publishers Ltd. Concise Ed. Edition.
- RStudio Team, 2020. RStudio: Integrated Development for R. RStudio. PBC. Boston. MA. Режим доступа: <http://www.rstudio.com/>. Дата обновления: 10.01.2023.
- Seabold S., Perktold J., 2010. statsmodels: Econometric and statistical modeling with python. In 9th Python in Science Conference.
- Van Rossum G., Drake F.L., 2009. Python 3 Reference Manual. South Carolina: CreateSpace Independent Publishing Platform. 242 p.
- Vallat R., 2018. Pingouin: statistics in Python // Journal of Open Source Software. V. 3(31). P. 1026. Дата обновления: 10.01.2023. <https://doi.org/10.21105/joss.01026>
- Virtanen P., Gommers R., Oliphant T.E., Haberland M., Reddy T., Cournapeau D., et al., 2020. SciPy 1.0: Fundamental Algorithms for Scientific Computing in Python // Nature Methods. V. 17(3). P. 261–272.
- Waskom M.L., 2021. Seaborn: statistical data visualization // Journal of Open Source Software. V. 6(60). P. 3021. <https://doi.org/10.21105/joss.03021>
- Wells D.R., 2010. The Birds of the Thai-Malay Peninsula. V. 2: Passerines, Helm. 1st edition.
- Wickham H., 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag. Режим доступа: <https://ggplot2-book.org/>. Дата обновления: 13.09.2023.

**VOCALIZATION AND BEHAVIOR OF THE SOOTY-HEADED BULBUL
(*PYCNONOTUS AURIGASTER*), THE STREAK-EARED BULBUL
(*PYCNONOTUS CONRADI*) AND THE STRIPE-THROATED BULBUL
(*PYCNONOTUS FINLAYSONI*) (PYCNONOTIDAE, AVES)
IN SOUTHERN VIETNAM**

Y. A. Kolesnikova^{1, 2, *}, Nguyen Van Linh², Alexey Opaev¹

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

²*Joint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center, South Branch, 70000, № 3, Street 3/2, Ward 11,
District 10, Ho Chi Minh City, Viet Nam*

**e-mail: j.kolesnikova@list.ru*

The bulbul family Pycnonotidae is an Old-World group of tropical birds that plays important roles in tree seed dispersal. The behavior and vocalization of bulbuls have been studied only in a few species. The present study's objective is to describe, for the first time, the acoustic and social behavior of three species of bulbuls of the genus *Pycnonotus*: the Sooty-headed bulbul (*P. aurigaster*), the Streak-eared bulbul (*P. conradi*), and the Stripe-throated bulbul (*P. finlaysoni*). Field studies were conducted from November 2021 to May 2022 in the Cattien National Park, Dong Nai Province, Vietnam, where all three species are sympatric and tend to inhabit disturbed biotopes. We analyzed "observations", that is, a single record of a bird or a group of birds of a given species. During each observation (about 800 in total), the behavior of the birds was described and, when possible, vocalizations were recorded. The total duration of phonograms of all three species amounted to ca 227 min. The sooty-headed and streak-eared bulbuls are social birds that kept pairs throughout the year, but often, especially during the non-breeding season, gathered in larger groups. Pair members and individuals from neighboring pairs maintained acoustic contact with each other all the time. To do so, they used calls: broadband calls (noise sounds without clear structure, but with a wide continuous frequency spectrum) emitted by streak-eared bulbuls, vs tonal calls (musical sounds showing one clearly defined frequency) by sooty-headed bulbuls. Both these species singing were only rarely observed, this possibly being due to reduced territorial behavior in these birds. The Stripe-throated bulbul differs from the other two in singing more frequently, along with producing calls, and the song could be used for territorial purposes. We assume that territorial behavior is better expressed in stripe-headed bulbuls than in the other two species. However, even stripe-throated bulbuls did not react to playback simulated territorial intrusion in our experiments. We assume that vocalizations play important roles in the communication of the three species because we noted these or those sounds in almost all observations. Moreover, we observed a general increase in vocal activity at the beginning of the breeding season (February–March). In addition, during this time, bulbuls were most often to sing.

Keywords: song, calls, tropics

УДК 562.569+599.61+574.23+581.52+591.4

К ВОПРОСУ О МЕЛКИХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ МАМОНТАХ И КАРЛИКОВОСТИ

© 2023 г. И. В. Кириллова^{a, *}, Е. А. Маркова^{b, **}, А. В. Панин^{a, ***},
Й. ван дер Плихт^{c, ****}, В. В. Титов^{d, *****}

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

^bИнститут экологии растений и животных Уральского Отделения РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^cCenter for Isotope Research, Groningen University, Nijenborgh 4,
Groningen 9747 AG, The Netherlands

^dЮжный Научный центр РАН, ул. Чехова, 41,
Ростов-на-Дону, 344006 Россия

*e-mail: ikirillova@yandex.ru

**e-mail: emrk@yandex.ru

***e-mail: a.v.panin@yandex.ru

****e-mail: j.van.der.plicht@rug.nl

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

Поступила в редакцию 06.03.2023 г.

После доработки 25.07.2023 г.

Принята к публикации 27.07.2023 г.

В эволюции хоботных появление карликовых и полукарликовых форм происходило неоднократно, на разных территориях и в разное время, вследствие недостатка ресурсов, вызванного географической изоляцией на островах и ландшафтной изоляцией на материке. Несмотря на значительный объем информации по островным формам мамонтов и слонов, вопрос о связи уменьшения размеров тела с морфологическими изменениями зубной системы остается дискуссионным. По одним данным, образование карликовых форм сопровождалось однонаправленным уменьшением количества зубных пластин (КЗП) зуба и утолщением эмали. По другим данным, изменения зубной системы на островах носили мозаичный характер, т.е. КЗП могло уменьшаться, оставаться неизменным или даже увеличиваться. Учитывая важность КЗП как диагностического признака при видовой идентификации таксонов хоботных и отсутствие единого мнения об устойчивости тенденции к уменьшению КЗП от рослых континентальных предков к островным карликовым потомкам, мы (1) обобщили данные по находкам мелких зубов мамонтов рода *Mammuthus* с уменьшенным КЗП в местонахождениях северной Евразии, (2) представили новые радиоуглеродные датировки и (3) рассмотрели КЗП как признак формирования карликовости у континентальных мамонтов. Изучение мелких зубов последней смены *M. primigenius* с прибрежной части СВ Сибири и сравнение с данными из других регионов показали, что задние отделы щечных зубов у мамонтов наиболее изменчивы и представляют собой редукционный комплекс. У шерстистого мамонта редукция затрагивает прежде всего ту часть коронки, которая усложнялась путем постепенного добавления пластин в ходе филетической эволюции на протяжении среднего-позднего плейстоцена. Быстрая утрата эволюционных достижений предковых форм за счет редукции не является уникальной особенностью зубов шерстистого мамонта и прослежена у других млекопитающих. Показано сходство редукционных комплексов щечных зубов хоботных и грызунов подсемейства Arvicolinae, прослеживаемое по уменьшению количества сериально гомологичных элементов коронки: лофов (пластин) у хоботных и пар призм у полеvoчких. Сопоставление КЗП с размерами зубов *M. primigenius* позволило сделать предположение, что уменьшение КЗП при сохранении прочих видовых признаков зуба можно использовать как критерий для разделения полукарликовых и мелких особей шерстистого мамонта. Наиболее интенсивно размеры материковых мамонтов уменьшались в эпохи потепления, во время которых происходили серьезные преобразование ландшафтов и сокращение пространства ресурсов.

Ключевые слова: мамонт, карликовость, редукционный комплекс, среда

DOI: 10.31857/S0044513423100045, **EDN:** UXVXYQ

Островные формы хоботных часто используют для убедительной иллюстрации “островного эффекта” у крупных млекопитающих (Foster, 1964; Palombo, 2009; Palombo et al., 2012), приводящего к уменьшению размеров тела в условиях сокращения жизненного пространства, пищевых ресурсов и близкородственного скрещивания, т.е. при изоляции. Формирование карликовости у слонов на островах сопровождалось морфологическими изменениями: относительным увеличением мозговой капсулы, малой пневматизацией костей черепа или ее отсутствием, уменьшением количества зубных пластин (КЗП), увеличением толщины эмали зуба; иногда увеличивалась грацильность костей и менялось положение центра тяжести тела, как у *Mammuthus exilis* Maglio 1970 в сравнении с *Mammuthus columbii* (Falconer 1857) (Maglio, 1972, 1973; Herridge, 2010; Palombo et al., 2012). Отмеченные признаки выглядят архаичными, присущими гораздо более ранним представителям линии хоботных, и характерны для ранней стадии онтогенеза. Общие правила могут иметь свои исключения в силу разнообразия происходящих в природе процессов и в отдельных случаях уменьшения КЗП не происходит (van der Geer et al., 2021). Карликовые островные слоны ЮВ Азии *Elephas (Palaeoloxodon) spp.* и *Stegodon florensis* Falconer 1847 обнаружены на о-вах Зондского архипелага (Crockford, 2008; van der Geer et al., 2016). Континентальные карликовые слоны не известны.

Островная карликовость, характерная для многих групп позвоночных — рептилий, птиц, млекопитающих (Benítez-López et al., 2021), является результатом микроэволюционных процессов и может приводить к видообразованию. Однако на внутривидовом уровне карликовость не всегда адаптивна. В частности, для человека карликовость, или дварфизм (нанизм), считают патологическим состоянием, вызываемым рядом причин; его отделяют от низкорослости и состояния функциональной задержки роста как вариантов нормального физиологического развития (БМЭ, 1979). Карлики известны из разных мест и разных эпох истории человеческого общества (Slon et al., 2011; Waters-Rist, Hoogland, 2013; Khudaverdyan, 2016); также широко известна карликовость домашних животных (например, Orr et al., 2010; Voegheim et al., 2017). Немногочисленные случаи карликовости описаны и для диких животных, например для бегемота (Flacke, Decher, 2019) и жирафа (Brown, Wells, 2020).

Карликовые и мелкие формы среди слонов

Самыми мелкими современными слонами считаются островные подвиды азиатского слона *Elephas maximus* L. 1758 островов Борнео (Сабах), Суматры и Калимантана. По немногим имеющимся промерам, они на 1/5 меньше материковых сло-

нов Индии (Cranbrook et al., 2007). Для о-ва Цейлон отмечены единичные карликовые особи (de Silva et al., 2014). То же касается “карликовых” африканских лесных слонов, выделяемых в самостоятельный вид *Loxodonta cyclotis* (Matschie 1900) (Grubb et al., 2000; Rohland et al., 2010). Те и другие входят в диапазон индивидуальной изменчивости размеров “рослых” слонов и не несут признаков карликовости.

Самые мелкие из ископаемых островных слонов родов *Mammuthus* и *Elephas (Palaeoloxodon)* — *M. creticus*, *E. (P.) falconeri* и *E. (P.) cypriotes*, “настоящие” карлики, которые жили на островах Средиземного моря и размеры которых составляли 30–32% от размеров их материковых предков; более крупные формы *M. lamarmorae*, *M. exilis*, *E. (P.) mnaidriensis*, *E. (P.) creutzburgi*, *E. (P.) tilienensis*, *E. (P.) xylophagou* достигали 40–55% от исходных форм (Stock, Furlong, 1928; Agenbroad et al., 1999; Agenbroad, 2009; Bryson et al., 2010; Herridge, Lister, 2012).

Степень уменьшения размеров напрямую зависит от продолжительности репродуктивной изоляции, удаленности от материка и степени ограниченности пространства ресурсов. У мамонта с о-ва Врангеля изоляция длилась не менее 6–7 тыс. лет, у *M. exilis* о-ва Чэнелл — свыше 40 тыс. лет (Tikhonov et al., 2003), а у одного из самых мелких слонов *E. (P.) falconeri* с островов Мальта и Сицилия — несколько сотен тысяч лет (Palombo, 2001). При этом известно, что измельчавшие особи *Mammuthus primigenius* Blumenbach 1799 с о-ва Врангеля, которые карликами не являются, сусуществовали с особями крупного размера, а размеры их зубов составляют 56–75% от размеров таковых у континентальных слонов (Tikhonov et al., 2003).

Среди материковых позднелайстоценовых *M. primigenius* известны мелкие (80–90% от размера, усредненного по известным скелетам (Lagdamendi, 2016): из местонахождений о-ва Врангеля (МИС 1; Гарутт и др., 1993), Севска (МИС 2; Maschenko et al., 2006), Берелеха (МИС 2; Верещагин, 1977), Кастыхтах (МИС 3; Kirillova et al., 2012), а также Агнадаррага (МИС 5; Lister, Grün, 2015) и побережья Восточно-Сибирского моря (МИС 5e; Kirillova et al., 2020). Иногда к экстремально мелким относят мамонтов, чьи размеры укладываются в пределы изменчивости *M. primigenius* (например, Ziegler, 2001). Вангенгейм (1961, с. 136–137) указывала на зубы “чрезвычайно малых размеров”, определяемых как карликовая форма, в коллекции ГИН с о-ва Большой Ляховский, из долины р. Камчатка и низовьев р. Енисей. Она также упоминала мелкие зубы в коллекции г. Магадана и ссылалась в архивных материалах ГИН на зубы мелкого мамонта с п-ова Таймыр. Датировки не приведены, но автор предполагает

самый конец плейстоцена или даже начало голоцена. Однако в свете последних данных это не обязательно так. Автором отмечено, что “ареал мелких мамонтов ограничен самыми северными и восточными районами Сибири” (Вангенгейм, 1961, с. 127). Находки “мелких” остатков (но без приведения промеров и пола, необходимого для учета полового диморфизма для костей скелета) остатков шерстистого мамонта различного геологического возраста, включая запредельный по радиоуглероду (более 50 тыс. лет), с территории Северо-Востока России увязаны с теплыми эпохами и условиями пищевого стресса и геохимического состава почвообразующих пород (Николаев и др., 2011).

История вопроса о формировании карликовости у слонов

Поиск критериев для различения зубов разных размеров и морфологических признаков карликовости, привел нас к выделению из стандартных диагностических признаков зубов главного признака (помимо размеров): КЗП. Сокращение количества зубных пластин при одинаковом комплексе других характеристик служит признаком становления карликовости. При успешном осуществлении этой тенденции и длительности процесса происходило образование новых — карликовых — видов.

При незавершенном процессе формирования карликов, вызванном, например, сменой природной среды, образовывались промежуточные формы — полукарлики (*semi-dwarf*), впервые выделенные российскими учеными по серии мелких (МЗ) зубов с побережья Восточно-Сибирского моря (Kirillova et al., 2020). Реконструкция среды проведена комплексом методов. Алазейские мамонты обитали в теплых межледниковых условиях (по палинологическим данным, среднегодовая температура была выше современной на 8°C, а по стабильным изотопам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ — до 11°C), характерных для МИС 7 и МИС 5e, но по толщине эмали (одному из важнейших показателей эволюционного уровня) зубы соответствуют позднему плейстоцену (Kirillova et al., 2020). Причиной формирования полукарликов названо сокращение пространства ресурсов, обусловленное деградацией мерзлоты и высокой обводненностью территории.

Сходные по морфологии зубы, с уменьшенным относительно других позднеплейстоценовых мамонтов КЗП, до алазейских были известны из местонахождения Агнадарраг, Северная Ирландия (McCabe et al., 1987; Lister, Grün, 2015). Агнадаррагские зубы происходят из отложений пачки 5 мощностью до 4–5 м, представляющей собой чередование слабосортированных гравийно-галечных слоев и слоев не сортированного алевроитового или песчаного диамиктона с остатками шер-

стистого мамонта и овцебыка *Ovibos moschatus* (Zimmermann 1780). Литология отложений и спорово-пыльцевой спектр, включающий более 95% недревесной пыльцы и спор, с преобладанием травы и осоки, указывают на холодные перигляциальные условия. Выше пачки 5 древесно-детритный торф содержал обильную пыльцу и макроостатки сосны (*Pinus* sp.), березы (*Betula* sp.) и ели (*Picea* sp.), а остатки жуков указывают на теплые летние условия, что послужило основанием для выделения теплого климатического эпизода — интерстадиала Агнадарраг (McCabe et al., 1987). Растительные остатки из органических слоев над пачкой 5 дали запредельный ^{14}C возраст, как и зубы мамонтов из слоя 5, а ЭПР-датирование мамонтовых остатков дало широкий диапазон 109–74 тыс. лет, что соответствует концу МИС 5 или началу МИС 4 (Lister, Grün, 2015). С учетом холодного климата по пыльце и остаткам овцебыка из этого слоя авторы считают вероятным возраст отложений МИС 5d, 5b или ранний МИС 4 (*ibid.*). Результаты датирования мамонтовых зубов из местонахождения Агнадарраг обсуждены в разделе Дискуссия.

К сожалению, авторы цитируемой статьи (Lister, Grün, 2015) не увидели в уменьшенном КЗП тенденции к формированию карликовости у мамонта и предположительно связали мелкие размеры зубов либо 1) с “генетикой популяции”, либо 2) с отражением климатической фазы, когда “годовой рост растений был ограничен”. Там же отмечено, что “значение этого признака для отношений между средне-позднеплейстоценовыми популяциями мамонтов пока неясно”. Позже наличие полукарликовых мамонтов в Сибири было поставлено под вопрос (Lister, 2022, p. 29). В более поздней статье Листера (Lister, 2022) феномен уменьшенного КЗП увязан с экофенотипической пластичностью и не рассматривается с точки зрения возможного развития карликовости, хотя, вслед за Кирилловой и др. (Kirillova et al., 2020), использован термин “полукарлики”. Мы предполагаем, что тенденция к формированию карликовости в цитируемых работах могла быть не замечена из-за того, что в настоящее время, при обилии литературы по ископаемым слонам, критерии отличия малорослых от рослых форм не четко определены, поэтому не известно, какие остатки относить к мелким: такой диапазон не обозначен. В результате авторы иногда приводят визуальные обозначения размеров без промеров, которые и должны бы помогать разделить их по размерному признаку для дальнейших сравнений: “мелкие”, “некрупные”, “обычного размера”, “большие”. Имеются многочисленные упоминания о мелких зубах мамонтов с материковой части Северной Голарктики (например, Громов, 1929; Mol et al., 1999; Reumer et al., 2002; Николаев и др., 2011; Ouden et al., 2012). Очевидно, что в раз-

ных региональных и возрастных выборках эти показатели могут различаться, и необходим общий знаменатель.

Цели нашего исследования: 1) обобщить данные по находкам зубов поздних мамонтов рода *Mammuthus* с редуцированным КЗП в местонахождениях Севера Евразии; 2) представить новые радиоуглеродные датировки для интерпретации времени существования шерстистых мамонтов с мелкими зубами и редуцированным КЗП в регионе исследований; 3) рассмотреть КЗП как возможный признак карликовости у континентальных мамонтов и оценить, являются ли редукции элементов щечных зубов специфичным явлением для зубной системы мамонтов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучено: 1) 32 щечных зуба последней генерации шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius*, сборы 2012 г., с берега Восточно-Сибирского моря между устьями рек Алазея и М. Куропаточья, и один зуб мамонта промежуточного типа *Mammuthus* cf. *intermedius* (образец F-1020, сборы 2005 г.) из низовьев р. Сундрун, хранящихся в коллекции Национального альянса Шидловского “Ледниковый период” (каждый образец имеет коллекционный номер, начинающийся с литеры F-...) и частично описанные в предыдущей публикации (Kirillova et al., 2020); 2) образец с условным номером PP-1 из песчаного карьера около Павловского Посада, Русская равнина, предоставленный С.Ф. Колесниковым. Все зубы, за одним исключением (F-3364), относятся к последней смене, исходя из полноты коронки, отсутствия площадки давления на задней части, заметного сужения зуба кзади и т.д.

Морфологические и морфометрические характеристики зубов фиксировали по принятой методике (Дуброво, 1960; Гарутт, Форонова, 1976; Foronova, Zudin, 1999). Неполные эмалевые пластины, расположенные на передней и задней частях коронок, но не имеющие собственных корней (“талоны”), в КЗП не включены. Верхние моляры обозначены заглавной “М”, нижние моляры – строчной “m”. При обсуждении размеров зубов мы разделяем общепринятую точку зрения об их соответствии размерам тела слонов (например, D’Ambrosia et al., 2017).

Сравнение степени редукции элементов коронки *M. primigenius* с предковыми формами проведено на примере МЗ с привлечением данных по филогении и морфологии зубов хоботных с примерами для ранних *Elephantomorpha* (Shoshani et al., 2006), *Elephantomorpha* (Shoshani, 1996) и рода *Mammuthus* (Косинцев и др., 2004; Foronova, 2007; Lister, 2022). В качестве сравнительной группы использованы грызуны подсемейства Arvi-

colinae – от предковых полевкозубых хомяков (Fejfar et al., 2011) до раннеплейстоценового рода *Allophaiomys* и одного из его потомков – современного рода *Alexandromys* (морфологические признаки и примеры по: Markova, 2014; систематика по: Млекопитающие ..., 2012).

Радиоуглеродное датирование

Образцы датированы ^{14}C с помощью AMS в Гронингене (Нидерланды). Коллаген извлекали из дентина по модифицированной методике Лонгина (Mook, Streurman, 1983) и сжигали с образованием CO_2 , который переносили в графит для анализа на ^{14}C (van der Plicht et al., 2000). Система сжигания включает элементный анализатор, соединенный с масс-спектрометром соотношения изотопов (IRMS).

^{14}C даты указаны в радиоуглеродных годах (BP), что по соглашению включает поправку на изотопное фракционирование на основе d^{13}C и использование конвенционального периода полураспада (Mook, van der Plicht, 1999), откалиброваны с использованием калибровочной кривой IntCal13 (Reimer et al., 2013) и программы OXCAL (Bronk Ramsey, 2009); календарный возраст указан в тысячах лет назад относительно 1950 г. н.э.

Термины

1) Мы используем в данной статье словосочетание “формирование карликовости” для описания тенденции к формированию карликовых форм. Это процесс не только уменьшения размеров, но и сопутствующих изменений морфологии (в нашем случае – морфологии зубов). Конечным результатом этого процесса является карликовость – не просто мелкая форма, а именно карликовая, с соответствующим набором признаков, т.е. ее новое состояние.

2) “Алазейскими” мы называем здесь мамонтов, чьи зубы найдены на побережье Восточно-Сибирского моря между устьями рек Алазея и М. Куропаточья. Соответственно, мы используем устоявшееся в литературе название “севские мамонты”, а находки из вышеупомянутого местонахождения Агнадарраг именуем агнадаррагскими мамонтами.

3) При сопоставлении особенностей морфологии зубной системы хоботных и других млекопитающих мы используем терминологию, принятую для каждой из рассматриваемых групп, например парнокопытных (e.g., Karl, 2019), грызунов (Reig, 1977), включая подсемейство Arvicolinae (Markova, Smirnov, 2018, Fig. S1), и человека (Зубов, 1966). Мы не ставим целью гомологизацию элементов зубов в разных группах, однако используем концепцию исторической и сериальной гомологии

Таблица 1. Проявления карликовости и уровни их рассмотрения (по: Gould, MacFadden, 2004, с дополнениями)

| Объекты анализа | Уровень | | | | |
|------------------------|---|---|--|---|--|
| | I. Организменный (карликовость особей) | II. Популяционный – снижение средних размеров тела в популяции по сравнению со средним для вида | | III. Эволюционный – снижение средних размеров тела, сопровождающееся видообразованием | |
| Наблюдаемые проявления | Фенотипические признаки карликовости: наличие диспропорциональности | Присутствие особей с признаками карликовости наряду с особями нормального размера и пропорций | Снижение средних размеров популяции | | Аутапоморфный: измельчание одного из представителей клады (уровень одного вида) Филетический: измельчание филетической линии (уровень таксонов надвидового уровня, образовавшихся в ходе филетической эволюции) |
| Механизм поддержания | Генетическая особенность или патология развития | Поддерживается на уровне генетической структуры популяции 1 | Обратимое – в пределах нормы реакции без ее смещения (если не подержано отбором и не сопровождается изоляцией) | Необратимое – смещается норма реакции (в случае изоляции это ведет к видообразованию или вымиранию) 2 | Может происходить как за счет генетической карликовости (в случае ее селективного преимущества (1)), так и за счет смещения нормы реакции (в случае ее необратимого изменения (2)) |

при интерпретации результатов сопоставления. Под исторической гомологией мы понимаем морфологическое сходство основных элементов коронки зубов, унаследованное млекопитающими от общего предка. При описании особенностей усложнения щечных зубов мы рассматриваем также сериальную гомологию (van Valen, 1994), в частности, одно из ее проявлений – сходство структур зубной коронки, определяющееся повторением одного и того же паттерна вдоль продольной оси зуба. Обе концепции согласуются с результатами исследований морфогенеза зубов млекопитающих, традиционным объектом которых служат грызуны, в т.ч. представители подсемейства Arvicolinae (Jernvall et al., 2000). Для хоботных общность этапов развития щечных зубов с другими млекопитающими была прослежена от стадии зубной пластинки до начала стадии колокола (Kozawa et al., 2001). Стадия колокола у всех млекопитающих начинается тем, что первичный эмалевый узел делится на вторичные узлы, которые могут быть проинтерпретированы как прото- и метаконид на нижних, а также пара- и протокон на верхних зубах (например, Jernvall et al., 2000; Cho et al., 2007). Далее наступает этап морфодиф-

ференцировки – у хоботных он в настоящее время изучен недостаточно. Однако имеются данные о том, что механизмы итеративной закладки сериально гомологичных элементов коронки после формирования пары вторичных эмалевых узлов у грызунов и хоботных, например у *Loxodonta africana*, сходны (Christensen et al., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Объяснение феномена уменьшенного КЗП на МЗ/мЗ сделано на основании изучения серии мелких зубов алазейских мамонтов. По основным характеристикам (частота пластин, толщина эмали) эти зубы (рис. 1, табл. 2) соответствуют эволюционному уровню мамонтов позднего плейстоцена. Полное КЗП в коронке составило 17–19 (против “нормы” для шерстистых мамонтов в 21–25/17–29 по: Боескоров, Машенко, 2014, и до 29 по: Lister, 2022); соответственно, коронка зуба короче.

Алазейские мамонты отличаются от мамонтов о-ва Врангеля более толстой эмалью и меньшим КЗП. Морфологически и эволюционно их зубы близки агнадаррагским, хотя условия захороне-



Рис. 1. М3 полукарликового *M. primigenius* № F-3327 с побережья Восточно-Сибирского моря. Вид: А – буккально, В – с жевательной поверхности. Масштаб 10 см.

Таблица 2. Основные характеристики зубов последней смены у слонов

| Образец | Коронка, мм | | Пластины | | Толщина эмали, мм | Возраст |
|---|-------------|-----------|---------------|--------|----------------------|----------------------------------|
| | длина | ширина | частота/10 см | колич. | | |
| <i>Mammuthus primigenius</i> мелкий | | | | | | |
| Алазейские мамонты | | | | | | |
| M3 | 179–191 | 73–76 | 9.3–10.4 | 17–19 | 1.4–1.8 | МИС 5e Kirillova et al., 2020 |
| m3 | 202–233 | 64–80 | 8.6–10.5 | 18–20 | 1.4–1.7 | |
| Халлерченская тундра (междуречье рек Колыма и Большая Чукочьа) | | | | | | |
| m3, F-3564 | 212.2 | 64.5 | 8.9 | 19 | 1.4–(1.5)–1.65 | >45000 |
| Павловский Посад (западная Мещера, Русская равнина) | | | | | | |
| M3, PP-1 | 212 | 76.9 | 10.9 | 21 | 1.2–(1.5)–1.7 | >45000 |
| <i>M. primigenius</i> крупного и среднего размера | | | | | | |
| Берег Восточно-Сибирского моря между устьями рек Алазея и М. Куропаточья | | | | | | |
| M3 | 220–311 | 71–102 | 8.9–11.8 | 22–26 | 1.2–1.9 | Ps3 |
| m3, F-4050 | 213 | 81.3 | 8.4 | 18 | 1.5 | |
| <i>M. primigenius</i> “крупный” (по: Боескоров, Машенко, 2014), Евразия | | | | | | |
| m3 | – | 56–93 | 8–10.5 | 17–29 | 1–2 | Ps2–Ps3 |
| M3 | – | 63–98 | 9–11.5 | 21–25 | 1–2 | Ps2–Ps3 |
| <i>M. cf. intermedius</i> (Индигино-Колымская низменность) | | | | | | |
| m3, F-1020 | 215 | 72.7 | 7.75 | 16–17 | 1.7–(2.1)–2.5 | Конец Ps ₂ |
| <i>M. intermedius</i> : юг Западной и Центральной Сибири (Fogonova, 2014, Table 1), m3 | | | | | | |
| Кузнецкий бассейн | 245–365 | 80–108 | 6.5–8.0 | 24–25 | 1.7–2.3 | Термохрон второй половины Ps2 |
| Усть-Ижуйль, Куртак | 257–290 | 81–88 | 6.5–8.0 | 20–23 | 1.7–2.3 | |
| Новосибирская обл. | 225+ | 88 | 7.5 | 15+ | 1.85–2.2 | |
| Карликовые формы, m3 (из Herridge, Lister, 2012, Table 1) | | | | | | |
| <i>M. creticus</i> | 145 | 33.4–40.7 | [8.3] | 12 | – | Ps2 |
| <i>M. exilis</i> | 171–223 | 45–79 | – | – | – | Ps3 |
| <i>Palaeoloxodon cypristes</i> | 94–127 | 24.3–33.4 | [ср. 9.5] | 11–12 | – | Ps3 |
| <i>P. falconeri</i> | 85–144 | 19.3–35.4 | [5.2] | 11–13 | – | Ps1–2 |

Примечания. В квадратных скобках – высчитанная авторами статьи частота пластин на 10 см. Ps1, Ps2, Ps3 – ранний, средний, верхний плейстоцен.

ния последних определены как ледниковые и возраст трактуется как МИС 5d, 5b или ранний МИС 4 (Lister, Grün, 2015).

Редукция размеров материковых мамонтов происходила не только на Северо-Востоке Сибири. Зуб M3 из флювиогляциальных отложений (МИС 6 или МИС 5) карьера у Павловского Посада, Подмосковье (рис. 2, табл. 2), по размерам коронки и

K3П попадает в нижний предел изменчивости у шерстистых мамонтов.

Широкий размах изменчивости признаков *M. primigenius* различного геологического возраста и регионов требует детализации и ревизии мелких зубов, поскольку может отражать региональную и индивидуальную изменчивость или может быть признаком изолированных популяций измельчавших мамонтов.

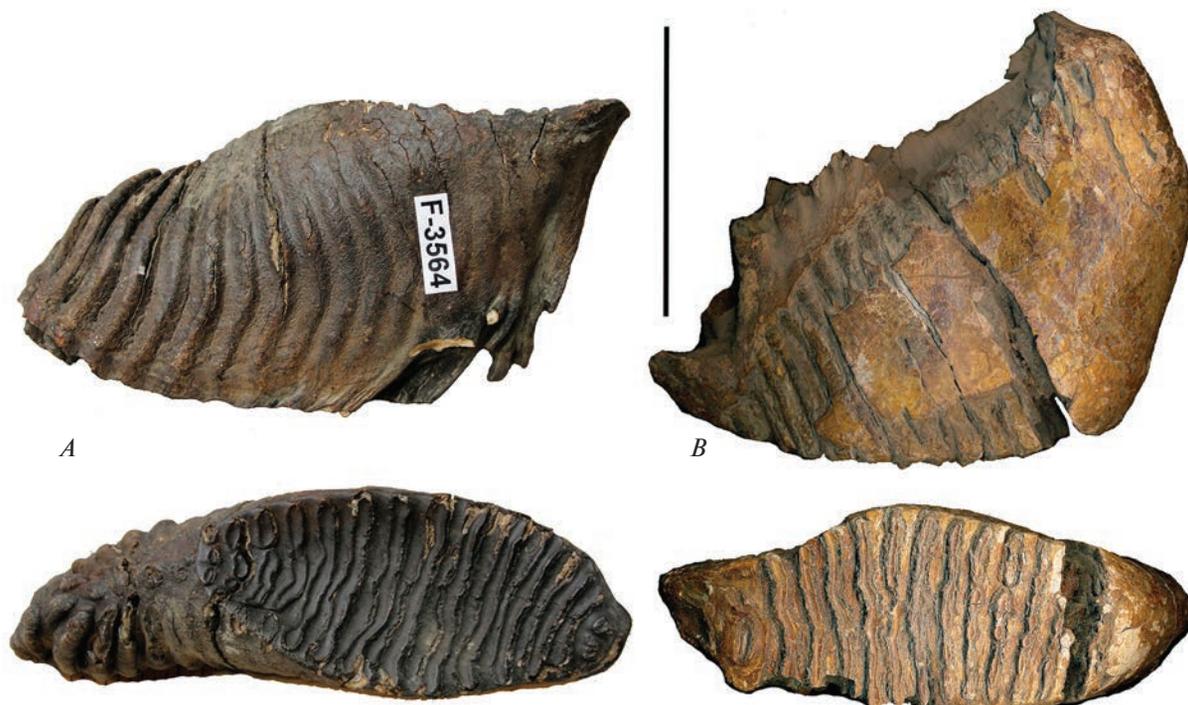


Рис. 2. Мелкие зубы последней смены шерстистого мамонта *M. primigenius*: А – m3, колл. номер F-3564, Индиги́ро-Колы́мская низменность; В – М3 с колл. номером PP-1, Московский регион. Вид сбоку и с жевательной поверхности. Масштаб 10 см.

Изученные мелкие зубы алазейских мамонтов с сокращенным КЗП имеют запредельный ^{14}C возраст (>45000 лет) (табл. 2, 3), по сохранности они сходны. Однако у крупных зубов из того же района сохранность иная, и два датированных образца имеют предельный возраст (табл. 3).

Правый нижний m3, образец F-1020, мы отнесли к более древнему таксону – *M. cf. intermedius*, одному из промежуточных звеньев на переходе филогенетической линии от *M. trogontherii* к *M. primigenius*. *M. intermedius* характерен для второй половины среднего плейстоцена и имел обширный евразийский ареал (Fogonova, 2014). Мелкие размеры образца, выходящие за пределы изменчивости вида *M. primigenius* (рис. 3, табл. 2), подтверждают неоднократность измельчания представителей рода на континентальной части Евразии. Судя по черной окраске зубной эмали, зуб в месте захоронения продолжительное время находился во влажной среде, при активной циркуляции солей железа. Это, скорее всего, признак межледниковых условий, т.к. в многолетнемерзлых породах циркуляция растворов затруднена или отсутствует.

ОБСУЖДЕНИЕ

С теоретической точки зрения, карликовость можно рассматривать на организменном, попу-

ляционном и эволюционном уровнях (табл. 1). Четкое определение того, к какому уровню могут относиться те или иные изученные нами находки, может, на наш взгляд, внести ясность в вопрос об интерпретации мелких размеров мамонтов.

Для настоящих карликовых островных слонов самостоятельность таксонов доказана (Herridge, Lister, 2012; Scarborough, 2022), т.е. ее можно рассматривать как проявление карликовости на эволюционном уровне. В данной статье мы обсуждаем не карликовых, а мелких и полукарликовых особей, у которых обсуждаемый процесс находится в начальной стадии или не завершен. Отсутствие костей посткраниального скелета в рассматриваемых выборках не позволяет оценить наличие типичных для карликов пропорций. Соответственно, мы можем говорить только о тех аспектах или уровнях, которые доказуемы на имеющемся материале – щечных зубах. Предположим в качестве рабочей гипотезы, что в нашем случае это позиции, относящиеся к пунктам I и II. Остатки мамонтов с подтвержденными признаками карликовости (табл. 1, I) на континенте в настоящее время не известны.

Причина и процесс утраты пластин. У слонов этот процесс предопределен хорошо известными свойствами их зубной системы: а) строением щечных зубов: они состоят из серии дентиново-эмалевых пластин, которые соединены между со-



Рис. 3. Мелкий нижний правый зуб *Mammuthus* cf. *intermedius*, образец F-1020. Вид: А – с жевательной поверхности, В – лингвально, С – буккально. Масштаб 10 см.

бой цементом, отсутствующим у зачатка зуба в альвеоле; б) горизонтальной, в отличие от большинства млекопитающих, сменой зубов (рис. 4). По мере продвижения вперед и прорезывания цемент зуба консолидирует передние пластины, пока задние еще соединены мягкими тканями пульпы (Дуброво, 1960; Гарутт, 1977). Вследствие разных причин (например, воспалительных процессов, при уменьшении размеров челюстей или задержке смены) задняя часть зуба могла подвергаться модификациям: формированию загيبов, выходу отдельных и нескольких пластин из общего ряда и прикреплению в другом месте, что показано в предыдущей работе (Kirillova, 2009), и недоформированию задних пластин. При уменьшении размеров тела и соответствующим сокращением размеров альвеолы, челюсти и всего скелета, утрата части пластин зуба являлась эффективным способом его укорочения: зуб мог становиться меньше с потерей последних пластин. По мнению Листера, изменение КЗП не обязательно обусловлено изменениями размера моляров (Lister, Joysey, 1992), т.к. есть серии мелких зубов мамонта с “нормальным” КЗП, у кото-

рых утрата пластин с уменьшением размеров не произошла, как у севских и врангелевских мамонтов (Lister, 2022). На наш взгляд, это указывает на то, что сокращение КЗП на зубах слонов происходит только при достижении определенной степени уменьшения размеров тела и челюстей и зависит от длительности этого эволюционного процесса.

Редукционные комплексы зубной системы у млекопитающих

Для зубной системы человека Зубовым (1966) введено понятие *редукционного комплекса*, включающего признаки зуба, которые могут быть охвачены процессом редукции: размеры коронки и корня, число бугорков, врожденная адентия, срастание корней и т.д. Зубная система человека в процессе эволюции претерпевала значительную редукцию, последствия которой могли быть разнообразны в силу сложности строения зубов и разнообразия их у разных популяций. В качестве одного из примеров автор приводит сохранение очень крупных размеров зубов при чрезвычайно

Таблица 3. Датировки и изотопные сигналы изученных мелких зубов шерстистого мамонта

| Лаб. № | Колл. № | GrA | Возраст BP | $\sigma 1$ | $\sigma 2$ | $d^{13}C, ‰$ | $d^{15}N, ‰$ | CN ratio | %N | %C | Sz |
|--|---------|-------|------------|------------|------------|--------------|--------------|----------|------|------|----|
| Алазейские мамонты | | | | | | | | | | | |
| 62640 | F-3326 | 64660 | >45000 | – | – | –21.84 | 11.74 | 3.1 | 15.5 | 41.7 | S |
| 62641 | F-3351 | 64661 | 33590 | 150 | 150 | –21.47 | 12.3 | 3.2 | 16.9 | 44.6 | L? |
| 62642 | F-3364 | 64664 | 41630 | 250 | 250 | –20.91 | 10.07 | 3.1 | 14.4 | 37.8 | L |
| 62643 | F-3889 | 64666 | >45000 | – | – | –22.36 | 11.95 | 3.1 | 15.8 | 41.4 | S |
| – | F-3915 | 21669 | >45000 | – | – | –22.59 | 12.41 | 3.2 | 15.2 | 42 | S |
| 62644 | F-3983 | 64667 | >45000 | – | – | –22.82 | 10.05 | 3.1 | 15.1 | 40.7 | S |
| 62645 | F-3987 | 64669 | >45000 | – | – | –21.27 | 9.62 | 3.1 | 14.8 | 38.9 | S |
| 62646 | F-4011 | 64670 | >45000 | – | – | –21.22 | 9.6 | 3 | 16.1 | 41.9 | S |
| 62647 | F-4017 | 64671 | >45000 | – | – | –22.3 | 11.31 | 3 | 17.1 | 44.7 | S |
| Халлерченская тундра, Северо-Восток России | | | | | | | | | | | |
| – | F-3564 | 21656 | >45000 | – | – | –21.18 | 9.83 | 3.2 | 15.6 | 42.7 | S |
| Павловский Посад, Русская равнина | | | | | | | | | | | |
| – | PP-1 | 21681 | >45000 | – | – | –22.24 | 11.74 | 3.4 | 13.1 | 37.8 | S |

Примечания. Sz – размеры зубов мамонта: S – мелкий (полукарлики), L – крупный. Кроме F-3364 (m1 или m2), все остальные зубы – последней смены.

высокой редукции гипоконуса на верхних молярах у арктических расовых групп. И наоборот, у лопарей редукция коснулась размеров при меньшем проявлении утраты бугорков на молярах (Зубов, 1966, с. 5).

У крупного рогатого скота из археологических памятников разного времени и в разных местах Европы задний столбик третьего нижнего моляра (талонид, или гипоконурид) нередко бывает уменьшен или отсутствует вовсе, что иногда сопровождается дефектом стирания оппозитного зуба с формированием на нем компенсирующего заднего выступа. В некоторых случаях этот признак рассматривают как патологию, хотя в отдельных местонахождениях он имеет высокую встречаемость, на самом деле становясь “нормой”. Причиной этого явления называют укорочение зубных рядов, обусловленное уменьшением размеров крупного рогатого скота, вплоть до карликовости, за счет инбридинга (Begumu et al., 2015; Karl, 2019, 2020).

Регулярное проявление редукций в строго определенных участках зубной системы показано и для мелких травоядных млекопитающих – грызунов подсемейства Arvicolinae (Markova, Smirnov, 2018; Markova et al., 2020). Описаны многочисленные варианты редукций у копытных леммингов в лабораторных колониях: редукции одиночных призм, модулей, зубов целиком (олигодонтия), частичная или генерализованная утрата призматической структуры зубов из-за инбридинга в условиях клеточного содержания (Markova, Smirnov, 2018). Обобщение данных по природным популя-

циям в условиях частичной или временной изоляции показало, что наиболее широко распространены у Arvicolinae редукции тех участков (модулей) щечных зубов, которые усложнились в ходе эволюции подсемейства (задние элементы верхних и передние элементы нижних зубов); это было проинтерпретировано как утрата эволюционных достижений (Markova et al., 2020).

Важными факторами, приводящими к редукциям зубов и их элементов у полевоочьих, являются изоляция (Markova et al., 2019) и близкородственное скрещивание (Markova, Smirnov, 2018). В ходе инбредной депрессии в лабораторных условиях (к 4-му поколению) проявление аномалий в строении зубной системы часто сопровождается уменьшением размеров тела особи. После того, как инбредная депрессия проходит (к 6–9-му поколению), частота появления особей с аномалиями зубов и/или мелкими размерами тела снижается, размеры в среднем восстанавливаются, но у отдельных особей усиливается манифестация аномальных признаков в строении зубов (Markova, Smirnov, 2018; Markova et al., 2020). Постоянство количества зубов, а также компенсация стирания без их смены у Arvicolinae определяют отсутствие прямой связи упрощения зубов с размерами особи. Если такая связь и проявляется, то имеет вид синдромной аномалии, когда формируются угнетенные фенотипы с множеством отклонений от видовой нормы, а не только с редуцированными модулями зубов. Редукция же модулей щечных зубов у Arvicolinae может наблюдаться и у особей обычного и даже крупного размера (в пределах размаха изменчивости вида).

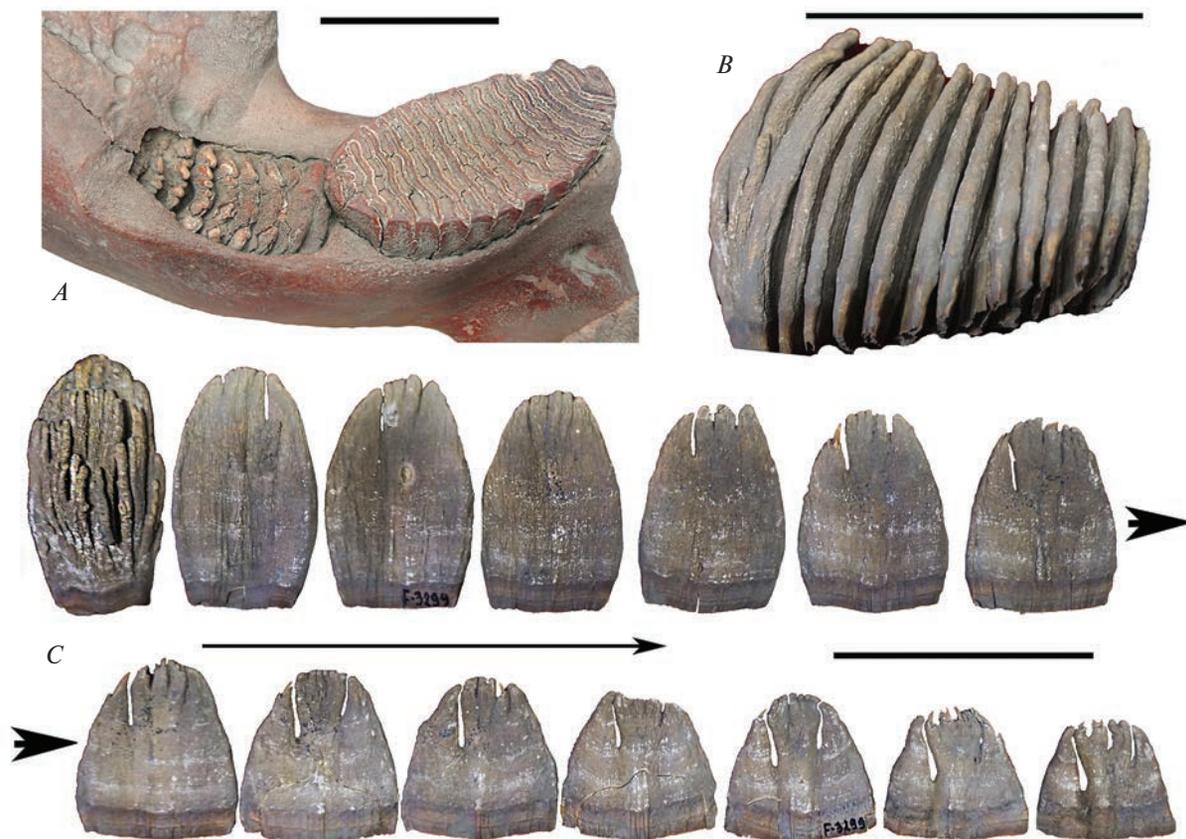


Рис. 4. Горизонтальная смена зубов у шерстистого мамонта: *A* – нижняя челюсть, образец F-4198: функционирующий m1, все пластины затронуты стиранием, и прорезающийся m2; *B* – “комплект” дентиново-эмалевых пластин, не соединенных цементом, непрорезавшегося m3 (вынут из альвеолы нижней челюсти F-3299), вид сбоку; *C* – те же пластины, разложенные в порядке положения в зубе (без последних мелких пластин, рассыпавшихся на фрагменты), вид спереди. Масштаб 10 см.

При этом при близкородственном скрещивании первой стадией модульной редукции является отделение модуля от основной части коронки за счет разрыва эмалевого соединения основных структурных элементов зуба (у полевок они называются призмами). Лишь спустя несколько поколений появляются особи, у которых модуль, подвергающийся редукции, вообще не сформирован (Markova et al., 2020, Fig. 3). У хоботных нет “необходимости” проходить стадию отделения, поскольку зубные пластины изначально (в альвеоле) не соединены друг с другом (лишь по мере прорезывания скрепляются цементом). Вероятно, эту особенность можно рассматривать как предрасположенность задних отделов зубов хоботных к редукции путем уменьшения количества сериально гомологичных элементов – пластин.

Таким образом, учитывая сходство морфогенеза зубов у грызунов и хоботных (Christensen et al., 2017), можно предполагать, что редукции элементов коронки щечных зубов у наиболее высоко специализированных растительноядных форм каждого из этих отрядов происходят в ре-

зультате сокращения длительности одной из морфогенетических стадий – стадии итеративной закладки сериально гомологичных элементов коронки. У хоботных эта стадия реализуется в постнатальном онтогенезе по мере износа одного зуба и закладки следующего. У полевок этот процесс полностью завершается в ходе эмбрионального развития (Jernvall et al., 2000).

Сравнение редукционных комплексов щечных зубов таких на первый взгляд не сравнимых групп млекопитающих как хоботные и полевки показывает, что потенциально могут редуцироваться элементы тех модулей зубов, которые в ходе эволюции усложнились (рис. 5). У верхних зубов полевок упрощается задний модуль, а у нижних – передний. Наиболее отчетливо это прослеживается в переднем отделе m1 и заднем отделе M3, т.к. в большинстве линий Arvicolinae эти части зубного ряда усложняются в наибольшей степени. У хоботных упрощаются только задние модули. Таким образом, несмотря на значительные различия в строении жевательного аппарата у Proboscidea и Arvicolinae, общим является то, что

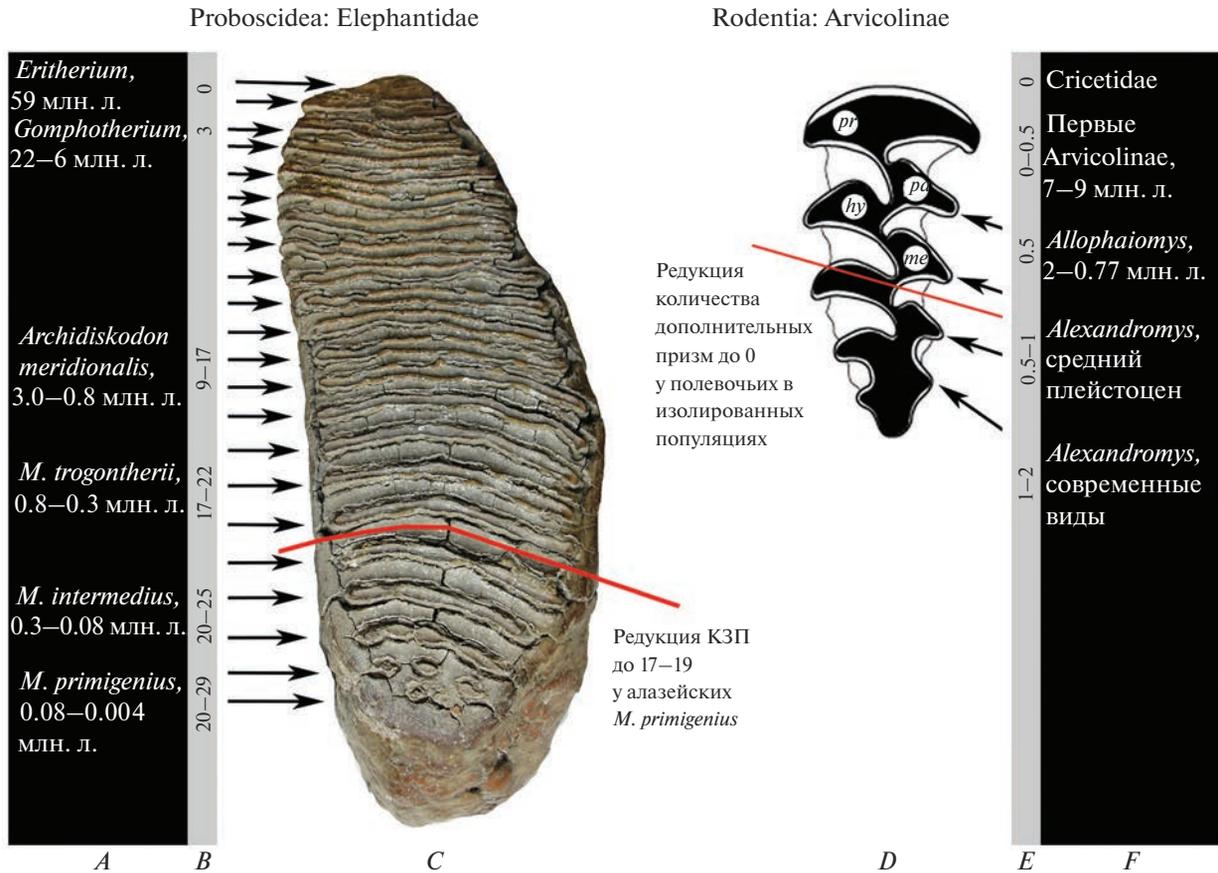


Рис. 5. Редукция элементов коронки М3, приобретенных в ходе филогенетической эволюции хоботных (А–С) и полеvoчких (D–F). А, F – этапы морфологической эволюции. В – количество лофов (пластин) от *Eritherium* до *M. primigenius*. С – левый М3 *M. primigenius* с 22 пластинами, образец F-416. D – максимально сложный левый М3 современной серой полевки (*Alexandromys oeconomus* Pallas 1776). E – число сериально гомологичных пар дополнительных призм коронки зуба, формирующихся у полеvoчких в ходе фило- и эмбриогенеза после закладки основных призм, исторически гомологичных пара-, прото-, мета- и гипокону их хомякообразных предков. Стрелки – функциональные элементы коронки – лофы (пластины) и пары призм; *hy* – гипокон, *me* – метакон, *pa* – паракон, *pr* – протокон – исторически гомологичные элементы зубов на зубе полеvoчких (на зрелых зубах мамонтов не идентифицируемы, но могут быть прослежены у ранних хоботных с буно-лофодонтным типом коронки); красная сплошная линия – уровень наблюдаемых редукций. Изображения зубов приведены без учета масштаба, передние отделы зубов ориентированы вверх. КЗП – количество зубных пластин.

в условиях ограниченного пространства ресурсов у этих высокоспециализированных растительноядных форм происходит утрата дополнительных элементов коронки, которые были приобретены в ходе поддерживанной отбором длительной эволюции. Редуцируются характерные для группы элементы усложнения – пластины (или лофы) у Elephantidae и пары призм (или треугольников жевательной поверхности) у Arvicolinae.

Редукционный комплекс как показатель направления отбора

В эволюции млекопитающих есть свидетельства того, что редукции сериально гомологичных элементов усложнения коронки могут быть адап-

тивны. Среди млекопитающих мелкого размера примером служит тенденция к упрощению М3 за счет заднего модуля при переходе к подземному образу жизни у *Ellobius* в подсемействе Arvicolinae (Абрамсон и др., 2009). При этом связи редукций зубов с размерами тела в этом подсемействе не прослеживается: размеры остаются мелкими, что адаптивно для полеvoчких как обитателей надземно-подземного яруса экосистем. У крупных млекопитающих отбор может способствовать как увеличению, так и уменьшению размеров тела.

Мелкие размеры средневековых коров были связаны с недокормом, а также содержанием в холодных сараях зимой. Это приводило к формированию захудалости; в России в XIX веке таких

коров называли “тасканками” и “горемычками”, т.к. по весне их приходилось вытаскивать из сараев на зеленя для отгуливания. Тем не менее в бедных крестьянских хозяйствах Русского Севера эти коровы не имели конкурентов, т.к. были исключительно приспособлены к местным условиям, жирность их молока была очень высока; завезенные сюда самые продуктивные породы через короткое время или погибали, или давали мяса и молока даже меньше, чем мелкая форма, при большем объеме поедаемого корма (Кравченко, 1963). При улучшении условий содержания они становились “бодрее”. Таким образом, даже в условиях домашних хозяйств животные испытывали давление отбора скорее на выживаемость (как и мамонты), чем на измельчание.

Современные миниатюрные породы крупного рогатого скота известны в разных частях мира. Некоторые из них традиционные (например, декстер в Ирландии, венчур в Керале, Индия), другие выведены специально ради минимизации затрат при получении молока и мяса или в декоративных целях. Дагомейский крупный рогатый скот относят к карликам, и его размеры также связывают с условиями содержания. Некоторые миниатюрные породы проявляют ахондроплазию (дварфизм): *Chondrodysplasia dwarfism*; заводчики отмечают, что большинство форм карликовости является результатом мутации генов. Обычно развитие карликовости приводит к снижению роста и различной степени деформации конечностей, суставов, головы и позвоночника; некоторые породы включают ряд других патологий организма, в т.ч. летальные (<http://miniature-cattle.com/graphics/bd-chondro-title1.png>). Карликовые формы домашних животных часто несут явные признаки дегенерации, закрепляемые при отборе, хорошо видимые в строении черепа и скелета. Эти жертвы искусственного отбора в природе не имели бы шансов на выживание.

Направленный процесс уменьшения или даже исчезновения талонида на $m3$ крупного рогатого скота отражает морфологические изменения, ведущие к формированию карликовых форм и связанные не с массовой патологией, а с реакцией редуционного комплекса на давление отбора в сторону уменьшения размеров. Патологичным становится стирание верхних оппозиционных зубов, но не само уменьшение. У *Vovidae* в каждой челюсти взрослого животного функционирует по 6 щечных зубов. Последними прорезаются и начинают функционировать $M3/m3$, завершающие зубные ряды. Именно $m3$ наиболее подвержен деформации, от редукации до исчезновения заднего элемента.

Ориентируясь на эти данные, мы видим, что редукация зубной системы проходит сходно у разных групп млекопитающих. Исходное для них

число зубов, 44, сейчас сохраняется лишь у примитивных представителей класса, у более высокоорганизованных оно редуцировано. У хоботных сначала редуционным комплексом сначала являлся зубной ряд. От предка хоботных меритерия *Moeritherium* C.W. Andrews 1901 эоцена-олигоцена Египта до настоящих слонов плейстоцена Палеарктики серьезные преобразования среды обитания, смена растительности и пищи вели сначала к редукации передних зубов: исчезли клыки, часть резцов и передние (первые) премоляры. Увеличивалось таксономическое разнообразие внутри группы. Постепенно происходили сокращение длины челюстных дуг и укорочение лицевого отдела черепа (Гарутт, 1977). Оставшиеся резцы увеличивались в размерах, образуя небольшие бивни, верхние и нижние. Первые признаки редукации зубного аппарата отмечены у бугорчато-зубых мастодонтов. Позже сохранившиеся у мастодонтов щечные зубы, увеличиваясь в размерах, уже не могли уместиться в челюстях одновременно и работали “секциями”, частью зубного ряда из 2–3 зубов, а еще позже действующие зубы мастодонтов (напр., *Choerolophodon*, *Tetralophodon*, *Anancus*) стали сменными и функционировали поочередно (Гарутт, 1977). При этом на фоне приспособления к меняющимся условиям жизни и питания (переход от мягкой сочной растительности к более грубому корму) отмечена тенденция к постоянному увеличению размеров тела, от базального *Eritherium* весом 5–6 кг до поздних *Mammuthus meridionalis* весом свыше 13 т (Larramendi, 2016). Одновременно в эволюции зубов шло постепенное увеличение высоты коронки и КЗП, увеличение толщины эмали зубов и т.д., т.е. усложнение их строения относительно зубов предковых форм. Пока условия жизни благоприятствовали, слоны и другие хоботные расселялись, расширяя ареал, набирали размеры и вес. К концу плейстоцена ареалы и число таксонов группы резко сократились, и в настоящее время слоны сохранились лишь как вымирающие реликты в Азии и Африке (Гарутт, 1977). При этом наибольшие преобразования слоны претерпевали в областях с меняющимися климатическими условиями (например, Евразия), тогда как в областях с относительно стабильными условиями (Африка) преобразования были менее значительными.

Формирование карликовых форм у слонов как показатель состояния среды

Севские мамонты, которые жили в конце ледниковья, как и голоценовые мамонты с о-ва Врангеля, имели мелкие размеры. И для тех, и для других характерен “полный” набор пластин. О чем это может свидетельствовать?

Для представителей рода *Mammuthus* отмечено несколько тенденций в плейстоцене.

Первая тенденция. Изменение (уменьшение/увеличение) размеров представителей рода *Mammuthus* в среднем и позднем плейстоцене шло неоднократно и неравномерно: в Европе от МИС 16 до МИС 7 интенсивное уменьшение (основной показатель — ширина коронки), позднее изменения были разнонаправленными. Моляры мамонтов МИС 3 в среднем мельче, чем у таковых из МИС 7. При этом КЗП у последних (*M. intermedius*) было несколько меньше — 20–25 (Foronova, 2014, Table 1), тогда как у шерстистого мамонта последнего оледенения при моде 24 было максимум 29 пластин (Lister, 2022). Колебание размеров от этапа к этапу развития несколько сглаживает общую тенденцию, но не противоречит ей. Но даже в пределах одного возрастного диапазона размеры зубов мамонтов на разных территориях могут различаться (*ibid*). Алазейские мамонты представляют этап уменьшения размеров в термохрон МИС 5e. Деградации мерзлоты приводила к развитию термокарста, увеличению заболоченности, сокращению пригодных мест обитания, локальной изоляции. При этом летний рацион алазейских мамонтов нельзя назвать скудным, наоборот, он мог включать широкий спектр растений, в т.ч. сочных околоводных и водных. Но пространство ресурсов сужалось из-за развития заболоченных ландшафтов (Kirillova et al., 2020), приводя к уменьшению размеров мамонтов. Таким образом, важным в уменьшении/увеличении размеров мамонтов было соответствие не столько разделу плейстоцена, сколько стадии термохрона или криохрона.

Последующее увеличение моляров у мамонтов региона соответствует колебательной тенденции развития. К сожалению, обобщающей работы, сравнивающей размеры и морфологию моляров мамонта на разных этапах развития территории Северо-Востока России во второй половине плейстоцена, пока нет.

Вторая тенденция. Одним из направлений в четвертичном периоде эволюции мамонтов было уменьшение толщины эмали, за которым следовали увеличение частоты и уменьшение длины пластин зубов, а также последующее увеличение длины этих пластин. Эти морфологические изменения были вызваны значительными изменениями климатических условий в течение плейстоцена и сменой состава пищи. “Тонкоэмалевые” формы, вероятно, первыми осваивали новые адаптивные зоны и обеспечивали развитие группы в ходе основных эколого-климатических преобразований в сторону похолодания и засушливости. В криохроны эмаль зубов становилась более тонкой, тогда как в термохроны она утолщалась. Во вторую половину среднего и в позднем плейстоцене проявилась адаптивная радиация мамонтовых форм Евразии, когда роль “тонкоэ-

малевых адаптаций” в прогрессивном развитии линии была наиболее очевидной (Foronova, 2007).

Третья тенденция. Скорость уменьшения/увеличения размеров была, очевидно, разной не только для “популяций”, живущих в разных условиях, но и для разных отрезков плейстоцена. Быстрое изменение среды обитания вело к быстрому изменению, в данном случае, размеров организма. Соответственно, стабильная среда не вызывала быстрой реакции.

Четвертая тенденция. Уменьшение размеров у континентальных мамонтов на определенном этапе переходило в стадию формирования карликовости, которая сопровождалась морфологическими изменениями коронки МЗ. На пути дорифизации далее всех продвинулись алазейские и в меньшей степени агнадаррагские мамонты. Севские и врангелевские прошли еще меньший путь. Последние повторили историю агнадаррагских мамонтов, которые с повышением уровня моря и образованием пролива Ла-Манш оказались, как и врангелевские, на острове.

Для более ранней стадии развития линии слонов нами обнаружены признаки карликовости у более древнего *M. cf. intermedius* (образец F-1020). Насколько этот случай индивидуален или характеризует не сохранившуюся/пока не найденную серию, судить трудно. Однако, как известно, в геологической летописи сохраняются остатки самых характерных представителей флоры и фауны разных эпох, так что ожидаемы находки образцов со сходными характеристиками с той же или другой территорией.

Уменьшение размеров слонов на материке наиболее интенсивно проходило в термохроны среднего и позднего плейстоцена. То же известно для ряда других крупных растительноядных и хищных (Lister, 1989; Васильев, 2008; D'Ambrosia et al., 2017; Martin et al., 2018; Martin, Barboza, 2020; Marciszak et al., 2022). Изучение гораздо более древних, эоценовых и миоценовых, копытных показало, что независимо от действующего механизма уменьшение размеров тела связано с повышением температуры и может являться пространственным эволюционным ответом; то же указано для современных овец и оленей (D'Ambrosia et al., 2017). Корреляция тенденции к формированию карликовых форм с теплым временным интервалом показана на алазейских мамонтах (Kirillova et al., 2020). Этому не противоречат данные по МИС 7 мамонтов Западной Европы (Lister, 2023, Fig. 5). Несмотря на указание возраста морфологически сходных с ними агнадаррагских мамонтов как ледникового (Lister, Grün, 2015), это определение нельзя считать окончательным. Тем не менее, имея в виду основной алгоритм причины обсуждаемого процесса (сокращение пространства ресурсов), при тщатель-

Таблица 4. ЭПР-возраст зубов мамонта в местонахождении Агнадарраг

| № образца | Исходные даты, рассчитанные для глубины залегания 3 ± 1 м (Lister, Grün, 2015) | | Даты, пересчитанные для глубины залегания 10 ± 1 м | |
|-----------|--|--------------|--|--------------|
| | сценарий 1* | сценарий 2** | сценарий 1* | сценарий 2** |
| 902 | 100 ± 9 | 108 ± 10 | 131 ± 9 | 141 ± 10 |
| 903 | 81 ± 7 | 88 ± 8 | 106 ± 7 | 115 ± 8 |
| 904 | 82 ± 7 | 90 ± 8 | 107 ± 7 | 118 ± 8 |

Примечания. * Условия полностью закрытой системы без постседиментационного привноса радиоактивного U. ** Недавний привнос радиоактивного U.

ной реконструкции среды их обитания, возможно, такие условия будут найдены также для криохронов.

О генезисе и возрасте костеносных отложений местонахождения Aghnadarragh

Как отмечено выше, костеносная пачка 5 Агнадаррага, включающая относительно некрупные зубы мамонта с уменьшенным КЗП, отнесена к одному из холодных этапов конца МИС 5 или начала МИС 4 (Lister, Grün, 2015) и увязана с высокоплотными гравитационными потоками (микросели или оползни-сплывы), переоткладываявшими склоновые отложения на небольшое расстояние. Предполагалось также, что переотложение происходило в субквальной обстановке — на береговом склоне и дне мелеющего озера во время дегляциации (McCabe et al., 1987). Относительно последнего можно высказать сомнение, поскольку в кровле песков подстилающей пачки 4 обнаружена псевдоморфоза по жильному льду, заполненная гравийно-галечным материалом пачки 5 (*ibid.*). Это со всей определенностью указывает, по крайней мере, на обсыхание исследуемого участка между накоплением пачек 4 и 5, а с большой вероятностью и на субаэральный генезис и самой костеносной пачки 5. Однако для целей нашего исследования подобные детали могут быть оставлены за пределами обсуждения. Важно, что костные остатки переотложены и по возрасту могут не соответствовать вмещающей толще.

Возраст костных остатков установлен по трем зубам методом ЭПР (ESR), по каждому из которых проведено 4–5 измерений. Результаты измерений по каждому образцу хорошо сходятся, что позволяет сделать наилучшую оценку возраста каждого зуба как среднее из всех измерений. Измерения по образцу № 902 показали систематически более высокие значения накопленной дозы радиации по сравнению с двумя другими (№ 903, 904), что может указывать на значимые различия в возрасте. Однако из-за отсутствия данных о местном радиоактивном фоне (образцы отбирали в конце 1980-х гг., и в настоящее время этой стенки карьера уже не существует) авторы вынуждены

делать расчет по двум крайним сценариям: системы, полностью закрытой для поступления изотопов урана, и системы с недавним поступлением тех количеств урана, которые были измерены в каждом зубе. Второй сценарий удревняет оценки возраста примерно на 10% (табл. 4).

Проанализировав данные, легшие в основу расчета ЭПР-дат, мы полагаем, что оценки возраста могут быть скорректированы за счет изменения принятой в расчетах глубины залегания. Глубина залегания значительно влияет на величину космической компоненты радиационного фона, а значит, и на расчетный возраст. На схеме строения разреза (рис. 3, 4 в (McCabe et al., 1987); рис. 1 в (Lister, Grün, 2015) костеносная пачка 5 залегает на глубинах от 8.5 до 11.5 м. В то же время в работе (Lister, Grün, 2015) при расчете ЭПР-возраста без дополнительных объяснений расчеты произведены для глубины 3 ± 1 м. На этой глубине космическая компонента радиации составляет около 140 мкГр/год — почти половину от общей интенсивности радиации (302 мкГр/год).

Глубина, которая используется при расчете ЭПР- и люминесцентных дат (принципы этих методов очень схожи), предполагается некоторой средней глубиной за “время жизни” (lifetime) образца. Очевидно, что в ходе геологической истории глубина залегания костеносного слоя менялась — преимущественно увеличивалась по мере накопления вышележащих слоев, но в отдельные периоды могла и уменьшаться за счет денудации поверхности. В частности, эрозионная граница существует между пачками 8 и 9 (McCabe et al., 1987); неизвестный по мощности слой отложений мог быть удален последним ледником, оставившим верхнюю морену. В последнюю ледниковую эпоху костеносная пачка вообще изолировалась от космического излучения мощной толщей льда. В эпохи, когда изучаемый участок располагался на дне водоема, пачка частично или полностью экранировалась толщей воды. Эффект каждого из этих геологических событий невозможно учесть количественно. Поскольку в значительной степени они взаимно компенсировались и современную глубину залегания можно принять в качестве

“прокси” средней глубины за время существования костеносного слоя — это обычное допущение для ЭПР и люминесцентного датирования (Vandenberghe, 2004).

Для определения величины космической компоненты радиации на глубине 10 м (середина слоя 5) мы использовали график из работы Vandenberghe, 2004 (рис. 3.24), рассчитанный по уравнению из (Prescott, Hutton, 1994) для условий, действительных для умеренных широт Северного полушария и небольшой высоты над уровнем моря. На глубине 10 м космическая радиация уменьшается вдвое по сравнению с глубиной 3 м и составляет 70 мкГр/год. Тогда общая интенсивность радиации снизится на 70 мкГр/год и составит 232 мкГр/год, т.е. уменьшится в 1.31 раза, а рассчитанные ЭПР-даты пропорционально возрастут. Результаты пересчета представлены в табл. 4.

Исходя из пересчитанных дат, возможный диапазон возраста зубов сдвигается на интервал 151–99 тыс. л. Поскольку в конце МИС 6 территория была покрыта ледником и приледниковыми водоемами (нижележащие пачки 3, 4 (McCabe et al., 1987)), нижнюю границу этого интервала можно сдвинуть на начало позднего плейстоцена и сузить интервал до 130–99 тыс. л.н., т.е. примерно до двух первых подстадий МИС 5 — земского межледниковья (МИС 5e) и первой холодной подстадии (МИС 5d). Не в пользу формирования скопления костей во время земского межледниковья говорит холодный облик спорово-пыльцевых спектров, полученных из “органических линз” внутри пачки 5, в т.ч. из линзы, содержащей бивень мамонта (Young, 1988 (по: Lister, Grün, 2015)). Поскольку линзы органогенного материала в описании пачки 5 не отмечены, по-видимому, имеются в виду линзы диамиктона, к которым были приурочены находки зубов и бивней мамонта (McCabe et al., 1987).

С нашей точки зрения, спорово-пыльцевые данные не исключают возможности формирования исходного скопления костей, по крайней мере, частично, в пределах земского межледниковья (МИС 5e), поскольку в силу механизма накопления пачки 5 может иметь место несоответствие возраста самих костей и содержащих их отложений. Спорово-пыльцевые данные могут соответствовать отложениям времени дегляциации (конца МИС 6), на поверхности которых в последующее межледниковье скапливались остатки млекопитающих. Кроме того, минимальная разница дат между образцом 902 и образцами 903 и 904 составляет в рамках каждого отдельного сценария 5–9 тысяч лет (табл. 4), что указывает на значительную длительность накопления костных остатков. Нельзя исключить, что сформировавшаяся в МИС 5e популяция продолжала суще-

ствовать еще и в последующую прохладную фазу МИС 5d.

Таким образом, мы показали на примере зубов мамонтов с Северо-Востока России, что на уровне *Mammuthus cf. intermedius* конца среднего плейстоцена и *Mammuthus primigenius* начала позднего плейстоцена происходило появление измельчавших форм с редуцированным КЗП. В Западной Европе аналогами подобного процесса являются мамонты из местонахождения Агнадараг (Lister, 2022). Обнаружение зубов с данными признаками не является спорадическим, а приурочено к определенным регионам Евразии, так что, скорее всего, мы имеем дело с остатками мамонтов, вставших на путь формирования карликовости на континенте. Вероятно, из-за ограниченности времени, когда происходило сокращение пространства ресурсов, на данных территориях настоящие карликовые формы не появились (Kirillova et al., 2020). Однако для того, чтобы установить время существования животных с относительно небольшими зубами с сокращенным КЗП (т.е. косвенными признаками карликовости), требуется критическое отношение к получаемым геохронометрическим данным и их сопоставление с анализом стратиграфического, тафономического и палеоэкологического контекстов. Согласно использованному нами данным, находки зубов с косвенными признаками этого процесса относятся к стадии потепления.

Можно ли рассматривать каждую находку мелкого МЗ с редуцированным КЗП как незавершенную попытку возникновения карликовости? По-видимому, да, но сказать, был ли этот признак случайным или общим, генетически закрепленным у некоей группы мамонтов, нельзя, пока не будут обнаружены серии подобных образцов. Как и Листер (Lister, Grün, 2018), мы не можем уверенно сказать, перешли ли рассматриваемые мамонты на эволюционный уровень становления карликовой формы (табл. 1, III). Однако полагать, что уменьшение КЗП является проявлением чисто экофенотипической пластичности (Lister, 2021), тоже нет оснований. Если бы зубная система хоботных обладала потенциалом к проявлению фенотипической пластичности путем сокращения КЗП, вряд ли аномалии зубной системы (в значительном числе случаев затрагивающие именно задние отделы зубов) были бы столь распространены у представителей этой группы. В частности, анализ аномалий зубной системы и изменчивости современных слонов рода *Elephas* показал, что фенотипическая пластичность прослеживается по таким признакам, как частота пластин и размеры коронки, но не КЗП (Roth, 1989).

Для того чтобы однозначно определить, каков был механизм проявления наблюдаемых эффектов (изменение генетической структуры популяции,

обратимые или необратимые изменения нормы реакции), данных геологической летописи недостаточно. Однако на основании вышеизложенного и с учетом четкого понимания уровней рассмотрения карликовости (табл. 1) мы имеем право выдвигать гипотезы с целью их проверки в будущем. Наиболее перспективной, на наш взгляд, является гипотеза о том, что обсуждаемые особенности мелких и полукарликовых особей могли соответствовать популяционному уровню проявления начальных стадий процесса (табл. 1, II). Несмотря на то, что изучение популяционных процессов на примере ископаемых крупных млекопитающих — чрезвычайно трудно осуществимая задача из-за неполноты геологической летописи, накопление и систематизация новых данных, а также совершенствование методов датирования позволяют, на наш взгляд, приблизиться к ее решению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы провели исследование мелких зубов мамонтов с привлечением материалов по другим группам, благодаря чему показано сходство эволюции сложно построенных зубов у представителей разных групп млекопитающих; выявили применимость к ним понятия Зубова (1966) о редуционном комплексе. На основании этого проиллюстрировали процесс утраты элементов на МЗ слонов и полевоочьих и показали, что наиболее существенному упрощению (редукции) подвергались те элементы зубов, которые в ходе эволюции усложнялись путем многократного добавления сериально гомологичных элементов коронки. Помимо этого предложили критерий разделения просто мелких и полукарликовых мамонтов. Именно утрата задних пластин указывает на начавшийся, но не законченный процесс формирования карликовой формы у континентальных мамонтов.

Зубная система хоботных достигла высокой степени редукции. В филогенезе она сначала шла по пути уменьшения числа зубов, а затем по пути одновременного функционирования оставшихся щечных зубов. Представленные нами результаты показывают, что для рода *Mammuthus* у щечных зубов редуционным комплексом являются не только вышеперечисленные признаки и размеры коронки, но и КЗП. Редуционные процессы затрагивали задние пластины и задние части коронок в целом.

Редукция КЗП МЗ слонов обусловлена спецификой строения щечных зубов (пачка эмалеодентиновых пластин, соединенных цементом), их горизонтальной сменой и приспособлением к уменьшению размеров альвеол/челюстей благодаря задней части зуба — своеобразной лаборатории природных экспериментов у хоботных. Подобные редуционные комплексы, связанные с

изменением числа элементов зубов, известны у человека, крупного рогатого скота, некоторых видов грызунов. У высоко специализированных растительноядных форм в пределах семейства Elephantidae и подсемейства Arvicolinae редукция затрагивает прежде всего те элементы зубного ряда, которые усложнялись на уровне предковых форм путем добавления элементов коронки, т.е. у полукарликовых мамонтов подобные редукции можно рассматривать как утрату эволюционных достижений тех предковых форм, которые приобрели сложную коронку зубов с большим КЗП.

Размеры зубов у алазейских континентальных мамонтов незначительно отличаются от таковых у островных *M. primigenius vrangeliensis*, *M. exilis* и *M. lamarmorai*. Находки, особенно серийные, разного геологического возраста из разных регионов подтверждают закономерность процесса, причиной которого было сокращение пространства ресурсов, возникновение “островного эффекта на континенте”. Процесс формирования карликовости — функция времени только в смысле продолжительности процесса, но не конкретного временного интервала. Прежде всего, это функция пространства ресурсов.

Мы полагаем, что в этом процессе уменьшение КЗП у мамонтов подключалось к общему уменьшению размеров, когда давление отбора и скорость редукции становились значительными и резервы “бесконфликтного” уменьшения были исчерпаны. Эволюция вида напрямую связана с эволюцией экосистемы. При быстром изменении среды происходит и быстрое изменение экосистем, проявляющееся в их деградации и фрагментации. Наиболее интенсивные преобразования за короткий срок происходили в относительно короткие межледниковья. При этом свидетельств обратного хода развития (увеличение размеров зубов и КЗП в них) на побережье Восточно-Сибирского моря пока не обнаружено: полукарликовые мамонты на континенте вымирали, как и карликовые на островах, эволюционный процесс в сторону формирования карликов не завершался видообразованием.

На основании имеющихся радиоуглеродных датировок, наиболее вероятным сценарием могло быть обитание алазейских мамонтов в географической изоляции в термохрон МИС 5е. Серийное ¹⁴C датирование зубов мамонта с побережья Восточно-Сибирского моря позволит проверить, существовал ли временной hiatus между полукарликами и средне- крупноразмерными экземплярами. Но это уже выходит за рамки данной работы. Проверить предположение и пролить свет на дальнейшую историю алазейских мамонтов помогут новые материалы и исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Ф.К. Шидловскому и С.Ф. Колесникову за предоставленные для изучения материалы, М.М. Певзнер за обсуждение геологической части рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа частично финансирована в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН, № гр. проекта 122011900166-9 (В.В. Титов), ГЗ ИЭРиЖ УрО РАН, проект 122021000094-3 (Е.А. Маркова) и темы госзадания ИГ РАН FMGE-2019-0005 (А.В. Панин).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Лебедев В.С., Тесаков А.С., Банникова А.А., 2009. Надвидовые родственные связи в подсемействе полевоцых (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae): неожиданный результат анализа ядерных генов // Молекулярная биология. Т. 43. № 5. С. 897–909.
- Боевсков Г.Г., Мащенко Е.Н., 2014. Систематическое положение “суольского” мамонта (*Mammuthus*, Proboscidea) // Наука и образование. № 2. С. 48–54.
- БМЭ, Большая Медицинская Энциклопедия, 1979. Под ред. Б.В. Петровского, 3-е издание. Т. 10. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://бмэ.орг/index.php>
- Вангенгейм Э.А., 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогенных отложений Севера Восточной Сибири (по фауне млекопитающих) // Труды геологического института АН СССР. Вып. 48. М.: Изд-во АН СССР. 183 с.
- Васильев С.К., 2008. Бизоны (*Bison priscus* Vojanus, 1827) позднего плейстоцена ю-в Западной Сибири // Археология, этнография и антропология Евразии. № 2. С. 34–56.
- Верещагин Н.К., 1977. Берелёхское “кладбище” мамонтов // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 72. С. 5–50.
- Гарутт В.Е., 1977. Зубная система слонов в онтогенезе и филогенезе // Труды зоологического института АН СССР. Т. 73: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. Л.: Наука. С. 3–36.
- Гарутт В.Е., Форонова И.В., 1976. Исследование зубов вымерших слонов. Методические рекомендации. Институт геологии и геофизики СО АН СССР, Новосибирск. 35 с.
- Гарутт В.Е., Аверьянов А.О., Вартамян С.Л., 1993. О систематическом положении голоценовой популяции мамонтов *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) острова Врангеля (Северо-Восток Сибири) // Доклады академии наук. Т. 332. № 6. С. 799–801.
- Громов В.И., 1929. Мелкий мамонт. Природа. № 3. С. 262.
- Дуброво И.А., 1960. Древние слоны СССР // Труды палеонтологического института. Т. 85. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. 83 с.
- Зубов А.А., 1966. К выделению новой области в системе антропологии (принципы этнической одонтологии) // Вопросы общей этнографии и антропологии. № 1. С. 2–13.
- Косинцев П.А., Бобковская Н.Е., Бородин А.В., Зиновьев Е.В., Некрасов А.Е., Трофимова С.С., 2004. Трогонтериевый слон нижнего Иртыша. Екатеринбург: Волот. 260 с.
- Кравченко Н.А., 1963. Разведение сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозиздат (Учебники и учеб. пособия для высших сельскохозяйственных учебных заведений). 212 с.
- Николаев В.И., Кузнецова Т.В., Алексеев А.О., Ди Маттео А., Мащенко Е.Н., Паломбо М.Р., Якумин П., 2011. Предварительные результаты изотопных и геохимических исследований позднеплейстоценовых мамонтов северной Якутии // Известия РАН. Серия географическая. № 2. С. 78–88.
- Млекопитающие России: систематико-географический справочник, 2012. Под ред. Павлинова И.Я. и Лисовского А.А. М.: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Agenbroad L.D., 2009. *Mammuthus exilis* from the California Channel Islands: height, mass, and geologic age // Damiani C.C., Garcelon D.K. (eds): Proc. of 15th 7th California Islands. Symposium, 15–19. Institute for Wildlife Studies, Arcata, CA.
- Agenbroad L.D., Morris D., Roth L., 1999. Pygmy mammoths *Mammuthus exilis* from Channel Islands National Park, California (USA) // Deinsea. № 6. P. 89–102.
- Begumu S., Miah A.G., Mobarak H., Chowdhury A., Jemy A., Salma U., 2015. Identification and characterization of dwarf cattle available in Dinajpur district // Asian Journal of Medical and Biological Research. № 1 (3). P. 380–386.
- Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Milá B., Walkden P. et al., 2021. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates // Nature Ecology & Evolution. V. 5. P. 768–786.
- Boegheim I.J.M., Leegwater P.A.J., van Lith H.A., Back W., 2017. Current insights into the molecular genetic basis of dwarfism in livestock // The Veterinary Journal. V. 224. P. 64–75.
- Bronk Ramsey C., 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates // Radiocarbon. № 51. P. 337–360.
- Brown M.B., Wells E., 2020. Skeletal dysplasia-like syndromes in wild giraffe // BMC Res Notes 13, 569(2020). <https://doi.org/10.1186/s13104-020-05403-9>
- Bryson R.A., Agenbroad L.D., McEnaney DeWall K., 2010. Paleoclimate modeling and paleoenvironmental interpretations for three instances of island dwelling mammoths // Quaternary International. V. 217. P. 6–9.
- Cho S.-W., Lee H.-A., Cai J., Lee M.-J., Kim J.-Y., Ohshima H., Jung H.-S., 2007. The primary enamel knot determines the position of the first buccal cusp in developing mice molars // Differentiation. V. 75 (5). P. 441–451. Chondrodysplasia dwarfism in miniature cattle. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://miniature-cattle.com/graphics/bd-chondro-title1.png>
- Christensen M., Di-Poi N., Asher R., Holzenberger M., Jernvall J., 2017. Super-Sizing Teeth – from Mice to Elephants // Mechanisms of development. V. 145. P. 1–20.
- Cranbrook E., Payne J., Leh Ch. M.U., 2007. Origin of the *Elephas maximus* L. elephants of Borneo // The Sarawak Museum Journal. № 63 (New Series № 84). P. 95–125.
- Crockford S.J., 2008. In island syndrome, does the hormone phenotype of founders determine life history

- traits and body size of descendants? Hormone phenotypes & island syndrome. Unpublished manuscript, on file at the Dept. of Anthropology, University of Victoria, British Columbia. P. 2–39.
- D'Ambrosia A.R., Clyde W.C., Fricke H.C., Gingerich P.D., Abels H.A., 2017. Repetitive mammalian dwarfing during ancient greenhouse warming events // *Science advances*. V. 3. e1601430
- Fejfar O., Heinrich W.D., Kordos L., Maul L.C., 2011. Microtoid cricetids and the early history of arvicolids (Mammalia, Rodentia) // *Palaeontologia Electronica*. V. 14 (27A). 38 p.
- Flacke G.L., Decher J., 2019. *Choeropsis liberiensis* (Artiodactyla: Hippopotamidae) // *Mammalian Species*. V. 51. № 982. P. 100–118.
- Foronova I.V., 2007. Thin-enamel dental specialization in mammoth evolution: an example of direction selection // *Quaternary International*. V. 169–170. P. 95–104.
- Foronova I.V., 2014. Mammoths of the Molodova V Paleolithic site (Dniester Basin): the case of dental thin-enamel specialization and paleoecological adaptation // *Quaternary International*. V. 326–327. P. 235–242.
- Foronova I.V., Zudin A.N., 1999. The structure of the lineage *Archidiskodon–Mammuthus* in Eurasia and peculiarities of its evolution // Haynes G., Klimovitz J., Reumer J.W.F. (eds): *Mammoths and the Mammoth Fauna: Studies of Extinct Ecosystems, Deinsea*. V. 9. P. 103–118.
- Foster J., 1964. The evolution of mammals on islands // *Nature*. V. 202. № 4929. P. 234–235.
- Gould G.C., MacFadden B.J., 2004. Gigantism, dwarfism, and Cope's rule: nothing in evolution makes sense without a phylogeny // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. T. 285. P. 219–237. — ссылка в Табл. 1.
- Grubb P., Groves C.P., Dudley J.P., Shoshani J., 2000. Living African elephants belong to two species: *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797) and *Loxodonta cyclotis* (Matschie, 1900) // *Elephant*. V. 2. № 4. P. 1–4.
- Herridge V.L., 2010. Dwarf Elephants on Mediterranean Islands: A Natural Experiment in Parallel Evolution. PhD Thesis, 2 vols. University College London. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://discovery.ucl.ac.uk/id/eprint/133456/>
- Herridge V.L., Lister A.M., 2012. Extreme insular dwarfism evolved in a mammoth // *Proc. of the Royal Society B, Biological Sciences*. V. 279. P. 3193–3200.
- Jernvall J., Keranen S.V.E., Thesleff I., 2000. Evolutionary modification of development in mammalian teeth: Quantifying gene expression patterns and topography // *Proc. of the National Academy of Sciences USA*. V. 97. P. 14444–14448.
- Karl H.-V., 2019. Reduced or absent hypoconulids of lower third molar in dwarf cattle in Central Germany (13th/14th century) // 7th meeting of the ICAZ Animal Palaeopathology Working Group (APWG) Beautiful Anomalies Department of Archaeology, Institute of History and Archaeology University of Tartu Estonia 23–26 May 2019.
- Karl H.-V., 2020. Archäozoologische Analyse der Tierknochenreste von der Wysburg bei Weisbach, Saale-Orla-Kreis // Wysburg und Saalburg, Zwei spätmittelalterliche Kleinburgen am oberen Saalelauf im östlichen Thüringer Schiefergebirge. Langenweissbach. S. 95–132.
- Khudaverdyan A. Yu., 2016. A dwarfism skull: excavated on the site of the Late Bronze Age and Early Iron Age cemetery at Artsvakar (Armenia) // *Journal of Paleopathology (Italy)*. T. 26. № 2–3. P. 93–104.
- Kirillova I.V., 2009. Unusual tooth pathology in mammoth (*Mammuthus primigenius*) from Yakutia // *Rus. J. Theriol.* V. 16 (1). P. 29–36.
- Kirillova I.V., Shidlovskiy F.K., Titov V.V., 2012. Kastykhtakh mammoth from Taimyr (Russia) // *Quaternary International*. V. 276–277. P. 269–277.
- Kirillova I.V., Borisova O.K., Chernova O.F., van Kolfschoten T., van der Lubbe J.H.J.L. et al., 2020. 'Semi-dwarf' woolly mammoths from the East Siberian Sea coast, continental Russia // *Boreas*. V. 49. P. 269–285.
- Kozawa L.H., Mishima H., Suzuki K., Ferguson M.W.J., 2001. Dental formula of elephant by the development of tooth germ // Cavarretta G., Gioia P., Mussi M., Palombo M.R. (Eds), *The World of Elephants: Rome: CNR – Consiglio Nazionale delle Ricerche*. P. 639–642.
- Larramendi A., 2016. Shoulder height, body mass, and shape of proboscideans // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 61. № 3. P. 537–574.
- Lister A.M., 1989. Rapid dwarfing of red deer on Jersey in the Last Interglacial // *Nature*. V. 342. P. 539–542.
- Lister A.M., 2021. Phenotypic plasticity in the fossil record // Pfennig, D.W. (Ed.), *Phenotypic Plasticity and Evolution: Causes, Consequences, Controversies*. CRC Press, Boca Raton, FL. P. 267–297.
- Lister A.M., 2022. Mammoth evolution in the late Middle Pleistocene: The *Mammuthus trogontherii–primigenius* transition in Europe // *Quaternary Science Reviews*. V. 294. Paper 107693. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107693>
- Lister A.M., Joysey K.A., 1992. Scaling effects in elephant dental evolution – the example of Eurasian *Mammuthus*. In: *Structure, Function and Evolution of Teeth*. Editors: P. Smith, E. Tchernov. P. 185–213.
- Lister A.M., Grün R., 2015. Mammoth and musk ox ESR-dated to the early midlandian at Aghnadarragh, county Antrim, Northern Ireland, and the age of the fermanagh stadial // *Geological Journal*. V. 50. P. 306–320.
- Maglio V.J., 1972. Evolution of mastication in the Elephantidae // *Evolution*. V. 26. P. 638–658.
- Maglio V.J., 1973. Origin and evolution of the Elephantidae // *Transactions of the American Philosophical Society*. V. 63. P. 1–149.
- Marciszak A., Ivanoff D.V., Semenov Y.A., Talamo S., Ridush B., Stupak A., Yanish Y., Kovalchuk O., 2022. The Quaternary lions of Ukraine and a trend of decreasing size in *Panthera spelaea* // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 30. P. 109–135. <https://doi.org/10.1007/s10914-022-09635-3>
- Markova E.A., 2014. Assessment of tooth complexity in Arvicolines (Rodentia): a morphotype ranking approach // *Biology Bulletin*. V. 41. P. 589–600.
- Markova E., Smirnov N., 2018. Phenotypic diversity arising from a limited number of founders: A study of dental variation in laboratory colonies of collared lemmings, *Dicrostonyx* (Rodentia: Arvicolinae) // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 125. P. 777–793.
- Markova E.A., Sibiryakov P.A., Kartaviseva I.V., Lapin A.S., Morozkina A.V. et al., 2019. What can an invasive species tell us about evolution? A study of dental variation in

- disjunctive populations of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) // Journal of Mammalian Evolution. V. 26. P. 267–282.
- Markova E., Bobretsov A., Borodin A., Rakitin S., Sibiryakov P. et al., 2020. The effects of population bottlenecks on dental phenotype in extant arvicoline rodents: implications for studies of the quaternary fossil record // Quaternary Science Reviews. V. 228. 106045.
- Martin J.M., Mead J.I., Barboza P.S., 2018. Bison body size and climate change // Ecology and Evolution. P. 1–11.
- Martin J.M., Barboza P.S., 2020. Thermal biology and growth of bison (*Bison bison*) along the Great Plains: examining four theories of endotherm body size // Ecosphere. V. 11 (7): e03176. 13 p.
- Maschenko E.N., Gablina S.S., Tesakov A.S., Simakova A.N., 2006. The Sevsk woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) site in Russia: Taphonomic, biological and behavioral interpretations // Quaternary International. № 142–143. P. 147–165.
- McCabe A.M., Coope G.R., Gennard D.E., Doughty P., 1987. Freshwater organic deposits and stratified sediments between Early and Late Midlandian (Devensian) till sheets at Aghnadarragh, County Antrim, N. Ireland // Journal of Quaternary Science. V. 2. P. 11–33.
- Mol D., Reumer J.W.F., de Vos J., Cleveringa P., 1999. On remains of a very small (female) woolly mammoth, *Mammuthus primigenius*, from Western Europe // Reumer, J.W.F. de Vos, J. (Eds), Official Conference Papers, 2nd International Mammoth Conference, May 16–20, 1999. Abstracts. P. 42–44.
- Mook W.G., Streurman H.J., 1983. Physical and chemical aspects of radiocarbon dating // PACT Publication. V. 8. P. 31–55.
- Mook W.G., van der Plicht J., 1999. Reporting 14C activities and concentrations // Radiocarbon. V. 41. P. 227–239.
- Orr N., Back W., Gu J., Leegwater P., Govindarajan P., Conroy J. et al., 2010. Genome-wide SNP association-based localization of a dwarfism gene in Friesian dwarf horses // Animal Genetics. 2010; 41 Suppl 2:2-7. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2010.02091.x>
- Ouden N., Den N., Reumer J.W.F., Van Den Hoek Ostende L.W., 2012. Did mammoth end up a lilliput? Temporal body size trends in Late Pleistocene Mammoths, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) inferred from dental data // Quaternary International. V. 255. P. 53–58.
- Palombo M.-R., 2001. Endemic elephants of the Mediterranean Islands: Knowledge, problems and perspectives // Proc. of the 1st International Congress of the World of Elephants, Rome, Italy, 6–20 October 2001. P. 486–491.
- Palombo M.-R., 2009. Body size structure of Pleistocene mammalian communities: what support is there for the “island rule”? // Integrative Zoology. V. 4. P. 341–356.
- Palombo M.R., Ferretti M.P., Pillola G.L., Chiappini L., 2012. A reappraisal of the dwarfed mammoth *Mammuthus lamarmorai* (Major, 1883) from Gonnese (south-western Sardinia, Italy) // Quaternary International. V. 255. P. 158–170.
- Prescott J.R., Hutton J.T., 1994. Cosmic ray contributions to dose rates for luminescence and ESR dating: large depths and long-term time variations // Radiation Measurements. V. 23. P. 497–500.
- Reig O.A., 1977. A proposed unified nomenclature for the enameled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia) // Journal of Zoology. V. 181. P. 227–241.
- Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G. et al., 2013. IntCal 13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 050,000 years cal BP // Radiocarbon. V. 55. P. 1869–1887.
- Reumer J.W.F., Mol D., de Vos J., 2002. The Wrangel dwarf mammoths were no island endemics // Waldren W.H., Ensenyat J.A. (Eds). World Islands in Prehistory // International Insular Investigations. V Deia International Conference of Prehistory. British Archaeological Reports. International Series. V. 1095. P. 415–419.
- Rohland N., Reich D., Mallick S., Meyer M., Green R.E., Georgiadis N.J., Roca A.L., Hofreiter M., 2010. Genomic DNA Sequences from Mastodon and Woolly Mammoth Reveal Deep Speciation of Forest and Savanna Elephants // PLoS Biol 8(12): e1000564. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000564>
- Roth V.L., 1989. Fabricational noise in elephant dentitions // Paleobiology. V. 15. № 2. P. 165–179.
- Scarborough M.E., 2022. Extreme Body Size Variation in Pleistocene Dwarf Elephants from the Siculo-Maltese Palaeoarchipelago: Disentangling the Causes in Time and Space // Quaternary. V. 5. Paper 17. BMC Res Notes 13, 569(2020) <https://doi.org/10.1186/s13104-020-05403-9>
- Shoshani J., 1996. Skeletal and other basic anatomical features of elephants // Shoshani J, Tassy P. (eds). The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives. Oxford: Oxford University Press. P. 9–20.
- Shoshani J., Walter R.C., Abraha M., Berhe S., Tassy P., Sanders W.J., Marchant G.H., Libsekal Y., Ghirmai T., Zinner D., 2006. A proboscidean from the late Oligocene of Eritrea, a “missing link” between early Elephantiformes and Elephantimorpha, and biogeographic implications. Proc Natl Acad Sci U S A. Nov 14. V. 103(46). P. 17296–17301.
- de Silva S., Weerathunga U.S., Kumara T.V., 2014. Morphometrics of a wild Asian elephant exhibiting disproportionate dwarfism // PeerJ PrePrints. CC-BY 4.0 Open Access. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.234v1>
- Slon V., Nagar Y., Kupermana T., Hershkovitz I., 2011. Case of Dwarfism from Byzantine City Rehovot-in-the-Negev, Israel // International Journal of Osteoarchaeology. V. 23. P. 573–589.
- Stock C., Furlong E.L., 1928. The Pleistocene elephants of Santa Rosa island. California // Science. V. 68 (1754). P. 140–141.
- Tikhonov A., Agenbroad L., Vartanyan S., 2003. Comparative analysis of the mammoth populations on Wrangel Island and the Channel Islands // Deinsea. № 9. P. 415–420.
- Vandenbergh D., 2004. Investigation of the optically stimulated luminescence dating method for application to young geological sediments. PhD Thesis. Ghent University. 357 p.
- van der Geer A.A.E., 2021. Evolution of Island Mammals: Adaptation and Extinction of Placental. John Wiley & Sons Ltd. Published by John Wiley & Sons Ltd. 545 p.

- van der Geer A.A.E., van den Bergh G.D., Lyras G.A., Prasetyo U.W., Due R.A., et al., 2016. The effect of area and isolation on insular dwarf proboscideans // Journal of Biogeography. T. 43. P. 1656–1666.
- van der Plicht J., Wijma S., Aerts A.T., Pertuisot M.H., Meijer H.A.J., 2000. The Groningen AMS facility: status report // Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B. V. 172. P. 58–65.
- van Valen L.M., 1994. Serial homology: the crests and cusps of mammalian teeth // Acta Palaeontologica Polonica. V. 38 (3/4). P. 145–158.
- Waters-Rist A.L., Hoogland M.L.P., 2013. Osteological evidence of short-limbed dwarfism in a nineteenth century Dutch family: Achondroplasia or hypochondroplasia // International Journal of Paleopathology. № 3(4). DOI: 10.1016 / j.ijpp.2013.08.004
- Young P., 1988. A palaeoecological study of some early Midlandian deposits at Aghnadarragh, Co. Antrim. Unpublished M.Sc. Thesis, Queen's University, Belfast.
- Ziegler R., 2001. An extraordinary small mammoth (*Mammuthus primigenius*) from SW Germany // Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde. Series B. Geologie und Paläontologie. V. 300. P. 1–41.

ON SMALL CONTINENTAL MAMMOTHS AND DWARFISM

I. V. Kirillova^{1, *}, E. A. Markova^{2, **}, A. V. Panin^{1, ***}, J. van der Plicht^{3, ****}, V. V. Titov^{4, *****}

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

²Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 202, 8 Marta Str., Ekaterinburg, 620144 Russia

³Center for Isotope Research, Groningen University, Nijenborgh 46, Groningen 9747 AG, The Netherlands

⁴Southern Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Chekhov Str., Bldg 41, Rostov-on-Don, 344006 Russia

*e-mail: ikirillova@yandex.ru

**e-mail: emrk@yandex.ru

***e-mail: a.v.panin@yandex.ru

****e-mail: j.van.der.plicht@rug.nl

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

In the evolution of proboscideans, the appearance of dwarf and semi-dwarf forms occurred repeatedly, in different territories and at different times, due to a lack of resources caused by geographic isolation on islands and by landscape isolation on the mainland. Despite a significant amount of information on the insular forms of mammoths and elephants, the question of the relationship between a decrease in body size and morphological changes in the dental system remains a matter of debate. Some data show that dwarfism was accompanied by a decreasing number of plates (lophs) and by tooth enamel thickening. Other data show that changes in the dental system on the islands indicate that the number of plates could either decrease or remain unchanged, or even increase. Taking into account the importance of the number of plates as a diagnostic feature in the species identification of proboscidean taxa and the lack of a consensus on the stability of the trend towards a decrease in the number of plates from large continental ancestors to insular dwarf descendants, we (1) summarize the data on the records of small tooth-mammoths of the genus *Mammuthus* with a reduced number of plates in sites across northern Eurasia, (2) provide new radiocarbon dates, and (3) consider the number of plates as a possible sign of dwarfization in continental mammoths. The small teeth of the last generation of *M. primigenius* from the coastal part of northeastern Siberia and a comparison with data from other regions show that the posterior sections of mammoth cheek teeth are the most variable and represent a reduction complex. For the woolly mammoth, reduction primarily affects that part of the crown which became more complex by the gradually increasing number of plates during the phyletic evolution in the Middle to Late Pleistocene. The rapid loss of the evolutionary achievements through reduction is not a unique feature of woolly mammoth teeth. This has been observed in other mammals as well. Similar reduction complexes are observed for the cheek teeth of proboscideans and rodents of the subfamily Arvicolinae, as is shown by a decrease in the number of serially homologous crown elements: plates in proboscideans and pairs of prisms in voles. A comparison of the number of plates with the size of the teeth of *M. primigenius* suggests that a decrease in the number of dental plates, while retaining other specific features of the tooth, can be used as a criterion for separating semi-dwarf and small specimens of the woolly mammoth. The largest decrease in size of mainland mammoths is observed during warming periods, which also showed significant transformations of landscapes in a reduction of available resources.

Keywords: proboscidean, tooth, reduction complex, palaeo-environment

УДК 599.742,59.087

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ АКТИВНОСТИ НА ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ПАТТЕРНЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КРУПНЫХ ХИЩНИКОВ С ПОМОЩЬЮ ФОТОЛОВУШЕК В ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

© 2023 г. С. С. Огурцов^{a, b, *}, А. С. Желтухин^a

^aЦентрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,
пос. Заповедный, Нелидовский городской округ, Тверская область, 172521 Россия

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

*e-mail: etundra@mail.ru

Поступила в редакцию 30.03.2023 г.

После доработки 27.07.2023 г.

Принята к публикации 28.07.2023 г.

На примере трех видов крупных хищников – бурого медведя (*Ursus arctos*), обыкновенной рыси (*Lynx lynx*) и обыкновенного волка (*Canis lupus*) – впервые в России демонстрируются возможности оценки влияния антропогенной активности на млекопитающих с помощью фотоловушек. Для этого использовали односезонный анализ заселенности на видовом уровне и анализ суточной активности. Исследование проводили в 2022 г. на территории Южного лесничества Центрально-Лесного государственного заповедника в период максимальной антропогенной активности (июль–август). В качестве переменных использовали индексы относительного обилия пеших людей, внедорожной техники, а также расстояния до населенных пунктов. Максимальная прогнозируемая заселенность была выявлена для рыси ($\psi = 0.97$), а минимальная – для волка ($\psi = 0.78$). Вероятность обнаружения была наибольшей для бурого медведя ($p = 0.18$), в отличие от рыси и волка (по 0.08). Для рыси и бурого медведя отмечены большие степени перекрытия суточных активностей с пешими людьми ($\Delta_4 = 0.57$ и $\Delta_4 = 0.47$) и внедорожной техникой ($\Delta_4 = 0.51$ и $\Delta_4 = 0.41$), в отличие от волка ($\Delta_1 = 0.37$ и $\Delta_1 = 0.35$ соответственно). Антропогенная активность не оказывала заметного влияния ни на пространственные, ни на временные паттерны распределения бурого медведя и рыси. В отличие от них, волк демонстрировал смещение обоих паттернов в сторону от человеческой активности. Совместное применение анализов заселенности и суточной активности на основе данных с фотоловушек является оптимальным методом оценки и регулирования антропогенной активности на особо охраняемых природных территориях для крупных млекопитающих.

Ключевые слова: бурый медведь, волк, заселенность, рысь, суточная активность, фотоловушки, эко-туризм

DOI: 10.31857/S0044513423100070, **EDN:** UYOYML

Оценка состояния популяций крупных млекопитающих до сих пор остается острым вопросом сохранения биоразнообразия (Charpon et al., 2014; Rich et al., 2016; Milda et al., 2023). Среди них крупные хищники часто подвергаются большому риску из-за низких темпов размножения, из-за потребностей в больших площадях подходящих местообитаний и потенциальной конфликтности с людьми (Taylor, Knight, 2003; Linnell, Boitani, 2011; Charpon et al., 2014; Filla et al., 2017; Bombieri et al., 2018; Penteriani et al., 2018).

Бурый медведь (*Ursus arctos* L. 1758), обыкновенная рысь (*Lynx lynx* L. 1758) и обыкновенный волк (*Canis lupus* L. 1758) являются наиболее рас-

пространенными видами крупных хищников в Европе. Основными угрозами их существования выступают различные антропогенные факторы (Чапский, 1957; Кириков, 1966; Подласая, Копейкин, 1982; Swenson et al., 1999; Basille et al., 2009; Linnell, Boitani, 2011; Bouyer et al., 2015; Penteriani et al., 2018; Ripari et al., 2022). Изучение реакции бурого медведя на человеческую деятельность представляет собой актуальную тему многих исследований по всему миру (Swenson et al., 1999; Fortin et al., 2016; Penteriani et al., 2017, 2021; Ladle et al., 2019; Sharief et al., 2020; Salvatori et al., 2023), также как рыси (Basille et al., 2009; Belotti et al., 2012; Bouyer et al., 2015; Filla et al., 2017; Ripari

et al., 2022) и волка (Hebblewhite, Merrill, 2008; Rogala et al., 2011; Lesmerises et al., 2012).

Известно, что основной механизм влияния антропогенных факторов на бурого медведя, рысь и волка проявляется через смещение их распределений во времени и пространстве (Kaczensky et al., 2006; Belotti et al., 2012; Fortin et al., 2016; Filla et al., 2017; Oberosler et al., 2017; Ladle et al., 2019; Oberosler et al., 2020; Salvatori et al., 2023). В отличие от других методов, фотоловушки способны очень точно отражать антропогенную активность в пространственно-временном градиенте, что делает их оптимальным инструментом для оценок такого влияния (Oberosler et al., 2020). Пространственный паттерн принято отражать через анализ заселенности (O'Connell, Bailey, 2011; Rovero, Spitalale, 2016), а временной – через анализ суточной активности (Zimmermann et al., 2016).

Заселенность или занятость (occupancy) определяется как доля области (ее отдельных участков или локаций), занятая видом (MacKenzie et al., 2002, 2006), а ее параметры могут характеризовать распределение животных в экогеографическом пространстве (O'Connell, Bailey, 2011). Анализ заселенности способен учитывать несовершенство обнаружения (imperfect detection) вида через расчет вероятности обнаружения (detection probability; т.е. шанса зафиксировать вид при условии его присутствия). Такой подход активно применяется в различных исследованиях по оценке антропогенного воздействия на млекопитающих с помощью фотоловушек (Ahumada et al., 2011; Rovero et al., 2013, 2014; Niedballa et al., 2015; Rich et al., 2016; Burton et al., 2018; Johnson et al., 2020; Oberosler et al., 2020; Milda et al., 2023; Salvatori et al., 2023). Анализ суточной активности также часто используется для оценки влияния человеческой деятельности на различных млекопитающих (Ota et al., 2019; Bonnot et al., 2020; Ikeda et al., 2022), в частности бурого медведя (Olson et al., 1998; Klinka, Reimchen, 2002; Kaczensky et al., 2006; Ordiz et al., 2016), рысь (Bonnot et al., 2020) и волка (Marcon et al., 2017; Oliveira et al., 2017), поэтому эти два подхода очень хорошо работают вместе (Oberosler et al., 2017, 2020; Diao et al., 2021). В то же время подобные исследования в России все еще мало распространены. Во многом это связано с меньшей плотностью населения человека и меньшим антропогенным влиянием на природные территории в отличие от стран Европы.

Несмотря на общую изученность проблематики, большинство таких работ проводились на территориях с существенной антропогенной нагрузкой и/или с антропогенными ландшафтами. Подобные исследования редко осуществлялись на строго-охраняемых природных территориях, где,

как считается, антропогенная активность должна четко регулироваться, чтобы не оказывать негативного влияния на диких животных. Тем не менее, на сегодняшний день в российской заповедной практике нет однозначных методов оценки такого влияния на средних и крупных млекопитающих. На многих особо охраняемых природных территориях (ООПТ) осуществляется рекреационная деятельность, но практически ни одна из этих ООПТ не проводит специализированных работ по оценке влияния такой деятельности на млекопитающих. Это часто приводит к тому, что туристический поток контролируется слабо, ввиду отсутствия однозначных показателей допустимой антропогенной нагрузки.

В качестве возможного и перспективного метода оценки влияния человеческой активности на млекопитающих в целом и крупных хищников в частности, мы предлагаем использовать два популярных анализа на основе данных с фотоловушек, которые отражают как пространственный (анализ заселенности), так и временной (анализ суточной активности) паттерны такого влияния. Такой подход входит в программу фотомониторинга Центрально-Лесного заповедника (Огурцов, Желтухин, 2022) и используется для оценки антропогенной нагрузки на сообщества средних и крупных млекопитающих. В настоящей работе мы приводим данные по оценке влияния антропогенной активности на три вида крупных хищников (бурого медведя, рысь и волка) на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в 2022 г.

Целью исследования было оценить пространственно-временные паттерны ответных реакций бурого медведя, рыси и волка на антропогенную активность (посещаемость территории людьми и внедорожной техникой). В связи с этим были выделены следующие задачи: 1) рассчитать настоящую заселенность и вероятность обнаружения трех видов крупных хищников в зависимости от ковариат антропогенной активности; 2) выявить ключевые ковариаты антропогенной активности и характер их влияния на заселенность и вероятность обнаружения исследуемых видов; 3) оценить сопряженность ритмик суточной активности крупных хищников и человека.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследований

Исследование проводили на ООПТ со строгим режимом охраны – Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (далее ЦЛГЗ) – которая представляет собой южнотаежный ландшафт, в прошлом частично

трансформированный человеческой деятельностью. Заповедник расположен на юго-западе Валдайской возвышенности (Россия, Тверская обл., $56^{\circ}26' - 56^{\circ}31'$ с.ш., $32^{\circ}29' - 33^{\circ}01'$ в.д.); это грядово-холмистая возвышенная равнина с высотами от 238 до 267 м над ур. м. Его площадь составляет 24 421 га, а площадь охранной зоны вокруг него — 46 694 га. Для дренированных частей моренных гряд характерны южнотаежные широколиственно-еловые леса и их производные, для озерных и флювиогляциальных равнин — бореальные еловые леса. На пологих склонах моренных гряд и в понижениях озерных равнин развиты верховые болота. Для территории характерен умеренно-континентальный климат. Более половины осадков выпадает в виде дождя в летне-осенний период; остальное количество — в виде снега зимой — весной. Средняя температура воздуха составляет $+4.21^{\circ}\text{C}$ (в июле $+16^{\circ}\text{C}$, в январе -10°C), среднегодовое количество осадков — 730.9 мм (Пузаченко и др., 2016).

Для территории Южного лесничества заповедника в 2022 г. отмечена высокая плотность населения бурого медведя — 0.86 особей/10 км², что соответствовало примерно 19 особям (Огурцов, 2023). Плотность населения рыси в заповеднике в 2022 г. составляла 0.06 особей/10 км², а волка — 0.04 особей/10 км² (данные зимнего маршрутного учета (ЗМУ); Летопись Природы ЦЛГЗ, 2023). Однако методика ЗМУ не позволяет оценить точную численность этих видов, в том числе потому, что участки обитания большинства их особей выходят далеко за пределы заповедника. Согласно нашим экспертным оценкам в 2022 г. число постоянно заходящих на территорию рысей составило до 6 особей, волков — до 8.

Несмотря на строго охраняемый статус, территория заповедника (преимущественно Южное участковое лесничество) подвергается антропогенной нагрузке. Ежегодно ее посещают как сами сотрудники, так и приезжающие специалисты, студенты, а также местные жители. В 2022 г. были выданы разрешения на 121 человека. Люди передвигаются по заповеднику не только пешком, но и используют внедорожную технику (вездеходы Argo, квадроциклы, автомобили, трактора). Использование техники обусловлено режимными охраняемыми и противопожарными мероприятиями, которые проводит отдел охраны заповедника.

Дизайн исследования

Дизайн нашего исследования основан на проекте TEAM (Ahumada et al., 2011; Jansen et al., 2014), а также долгосрочном проекте по фотомониторингу в итальянских Альпах (Oberosler

et al., 2017, 2020). Согласно программе фотомониторинга ЦЛГЗ, расположение фотоловушек подчинено регулярному (систематическому) дизайну по принципу грида (сетки) с 1 локацией (местом установки фотоловушки) на квадрат (ячейку) размером 2 км² (Огурцов, Желтухин, 2022) по протоколу проекта TEAM (Rovero, Spitale, 2016) (рис. 1). Пространственное распределение локаций соответствует равноудаленному (ANNI = 1.51, $z = 7.41$, $p < 0.01$; Average Nearest Neighbor Index).

Среднее расстояние между локациями составило 1.46 ± 0.37 (SD) км, что соответствует допустимому расстоянию 1–4 км (Wearn, Glover-Karfer, 2017). В ряде исследований заселенности бурого медведя расстояние между камерами также было небольшое, например 2 км (Sharief et al., 2020). В других же, напротив, плотность расстановки камер была специально увеличена до 4 (Oberosler et al., 2017, 2020) или 25 км² (Burton et al., 2018). В работе по заселенности рыси площадь одной ячейки грида составляла 50 км² (Hofmeester et al., 2021).

Всего в 2022 г. было активно 55 локаций фотоловушек. На всех из них были установлены фотоловушки Spromise Seelock S308, настроенные на съемку серии из 5 фото без задержки между срабатываниями. Практически все фотоловушки были размещены в Южном лесничестве заповедника напротив просек или лесных дорог таким образом, чтобы каждая локация была по возможности равноудалена от соседних локаций и находилась при этом в своем квадрате грида (рис. 1). Приборы крепили на стволах деревьев на высоте в среднем 1.03 ± 0.19 (SD) м с северной или северо-западной/северо-восточной экспозицией и на расстоянии в среднем 6.37 ± 1.53 (SD) м от просеки или дороги перпендикулярно к ней или под небольшим углом относительно перпендикуляра. Камеры были непрерывно активны в течение суток на протяжении всего года. Ни на одной локации не была использована никакая-либо естественная или искусственная приманка. Фотоловушки проверяли с периодичностью 1 раз в 2 месяца, согласно установленному протоколу с помощью мобильного приложения NextGIS Mobile Pro 2.6.48 (компания “НекстГИС”). Во время проверок те локации, которые сильно зарастали растительностью, частично обкашивали складной косой, удаляя лишь наиболее крупные вегетативные побеги.

Эффективность работы фотоловушек на локациях (в %) оценивали как отношение числа отработанных фотоловушко-суток (Trap Nights, TN) к максимально возможному числу фотоловушко-суток для выбранного периода исследований. В качестве временного интервала для разделения

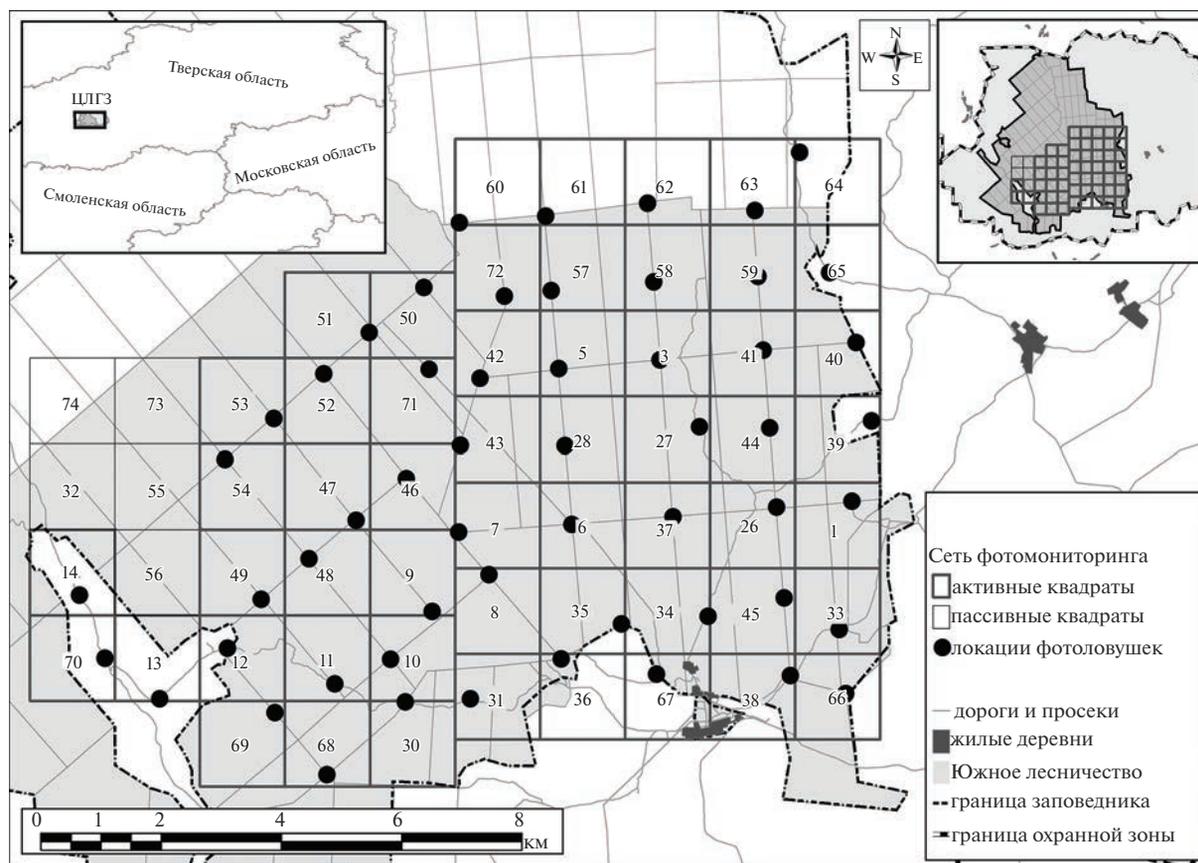


Рис. 1. Сеть фотомониторинга в Южном лесничестве Центрально-Лесного заповедника в 2022 г. Цифрами обозначены номера квадратов и соответствующих им локаций фотоловушек.

регистраций на независимые было выбрано 30 мин (Rovero, Spitale, 2016; Zimmermann et al., 2016; Oberosler et al., 2017, 2020). Индекс относительного обилия (Relative Abundance Index, RAI) крупных хищников рассчитывали как отношение числа их независимых регистраций (Trap Events, TE) к числу отработанных фотоловушко-суток с умножением на 100 (O'Brien, 2011; Rovero et al., 2014; Wearn, Glover-Karfer, 2017).

Тегирование всех полученных фотографий проводили в программе Camelot (Hendry, Mann, 2018). Всю дальнейшую обработку, анализ и построение моделей выполняли в программе RStudio 1.1.447 (RStudio, Inc.) на базе R 4.0.3 (R Core Team, 2020). Представление материала и структура статьи выполнены согласно общим рекомендациям для публикаций по фотоловушкам (Meek et al., 2014).

Переменные окружающей среды

Мы предполагаем, что заселенность крупных хищников является гетерогенной и определяется в контексте данной работы рядом факторов бес-

покойства. В качестве этих факторов были выбраны: индекс относительного обилия пешеходов (human pedestrians, далее RAI пешеходов или "RAI_h"), индекс относительного обилия внедорожной техники (all-terrain vehicle, далее RAI техники или "RAI_{atv}") и удаленность от населенных пунктов (village's distance, далее "vill"). Эти переменные часто используются при оценке влияния антропогенной активности на заселенность разных видов млекопитающих (Rich et al., 2016; Oberosler et al., 2017, 2020; Johnson et al., 2020; Diao et al., 2021). RAI пешеходов и техники рассчитывали аналогично с таковыми для крупных хищников. Расстояния до населенных пунктов рассчитывали на основе евклидовых расстояний до жилых деревень в геоинформационной системе (ГИС) NextGIS QGIS 23.1.0 (компания "Некст-ГИС"). Перед включением переменных в модели они прошли проверку на мультиколлинеарность с помощью расчета коэффициента корреляции Спирмена (при $r < 0.7$), а затем процедуру стандартизации. Все переменные успешно прошли эту проверку ($-0.54 \leq r \leq 0.39$).

Односезонный анализ заселенности на видовом уровне

Дизайн нашего исследования не соблюдал все допущения, нужные для адекватной оценки заселенности, поэтому ее интерпретацию следует проводить с осторожностью (Efford, Dawson, 2012; Oberosler et al., 2020). В связи с этим мы трактуем заселенность именно как долю используемой (но не занятой) области (Mackenzie, Royle, 2005), а главным фокусом внимания является не пространственное распределение видов как таковое, а влияние ковариат на использование ими пространства.

Вначале для каждого вида была рассчитана простая заселенность (Ψ_{naive}), как доля локаций, где он был зафиксирован, от общего числа активных локаций. Затем мы использовали односезонный анализ заселенности на видовом уровне, как наиболее подходящий согласно поставленной цели, для моделирования настоящей заселенности (Ψ) и вероятности обнаружения (p) (Oberosler et al., 2017; Johnson et al., 2020).

Для исследования был выбран временной промежуток с 1 июля по 31 августа 2022 г. продолжительностью 61 день. Выбор такого периода был определен наибольшими значениями RAI пешеходов в 2022 г., которые наблюдались в июле (31.36) и августе (28.00). Мы считаем, что при относительно низкой антропогенной нагрузке на территорию заповедника первоначально целесообразно провести исследование при ее максимальном значении. Предпочтение было отдано именно пешеходам, потому что число их регистраций намного превосходило число регистраций техники (970 против 142).

В анализе было использовано 55 локаций фотоловушек (i), что соответствует общему рекомендованному числу (40–60, согласно Wearn, Glover-Kapfer, 2017; Kays et al., 2020). В качестве числа промежутков регистраций (k , sampling occasions) было выбрано 12 продолжительностью 5 дней каждый (duration of sampling occasions). Таким образом, период исследования (sampling duration) составил 61 день. Промежуток в 5 дней был выбран на основании предварительно рассчитанной простой заселенности всех трех видов, которая у медведя и рыси оказалась довольно большой ($\Psi_{naive} > 0.5$). Это означает, что у нас достаточное число локаций для адекватного расчета вероятности обнаружения, и увеличение числа промежутков регистраций (без сокращения их продолжительности для улучшения сходимости моделей) повысит точность оценок вероятности обнаружения, а значит и настоящей заселенности (Mackenzie, Royle, 2005). Вместе с этим периода в 5 дней достаточно, чтобы снизить влияние автокорреля-

ции и обеспечить независимость промежутков регистраций в пределах своих локаций (Rovero, Spitale, 2016; Wearn, Glover-Kapfer, 2017). В нашем случае такой промежуток обеспечивает также наилучшую сходимость моделей — одно из самых проблемных обстоятельств анализа заселенности на основе частотного подхода с оценкой максимального правдоподобия. Это делает период в 5 дней распространенным выбором в подобных исследованиях (Oberosler et al., 2017, 2020; Burton et al., 2018; Johnson et al., 2020; Diao et al., 2021).

В качестве входных данных об обнаружении вида использовали матрицу историй обнаружений. В ней каждая строка представляла историю регистраций вида (1 — вид был зарегистрирован, 0 — не был) на протяжении k промежутков регистраций ($k = 12$), продолжительностью 5 дней для каждой i локации ($i = 55$).

Анализ заселенности проводили при помощи R-пакета “unmarked” (Fiske, Chandler, 2011), согласно рекомендациям Роверо и Спитале (Rovero, Spitale, 2016). У нас нет надежных оснований предполагать, какие именно переменные влияют на заселенность, а какие — на вероятность обнаружения. Поэтому мы использовали все эти переменные для построения т.н. “глобальной модели”, когда все они включались в модель как вероятности обнаружения, так и заселенности (Niedballa et al., 2015; Johnson et al., 2020). Так строили все возможные модели на основе различных комбинаций переменных.

Затем проводили отбор лучших моделей при помощи функции “dredge” R-пакета “MuMIn” (Barton, 2020). Лучшие модели выбирали с помощью информационного критерия Акаике (Akaike Information Criterion, AIC; Burnham, Anderson, 2002). Для сравнения моделей между собой использовали общую градацию разницы оценок AIC: модели в целом равнозначны при $\Delta AIC < 2$; модели в целом различны при $\Delta AIC = 4-7$; модели сильно различны при $\Delta AIC > 10$ (Rovero, Spitale, 2016). При наличии нескольких лучших моделей (с $\Delta AIC < 2$) мы строили среднюю модель на их основе (Burnham, Anderson, 2002) с помощью R-пакета “MuMIn”.

Для средней модели проводили оценку параметров, определяя α -коэффициенты для вероятности обнаружения и β -коэффициенты для вероятности заселенности, а также их z -значения и соответствующие p -уровни значимости при помощи R-пакета “AICcmodavg” (Mazerolle, 2020). Важность каждого параметра высчитывали как суммарное значение всех весов AIC в моделях, которые содержат данный параметр (Burnham, Anderson, 2002; Rovero, Spitale, 2016). Затем для

Таблица 1. Общие оценки относительного обилия, заселенности и вероятности обнаружения для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

| Вид | TE | RAI | Ψ_{naive} | Ψ_0 (SE) | p_0 (SE) | ψ (SE) | p (SE) |
|---------------|-----|------|-----------------------|---------------|-------------|-------------|-------------|
| Бурый медведь | 203 | 6.05 | 0.87 | 1.00 (–) | 0.17 (0.01) | 0.95 (0.03) | 0.18 (0.01) |
| Рысь | 73 | 2.18 | 0.64 | 1.00 (–) | 0.08 (0.01) | 0.97 (0.01) | 0.08 (0.01) |
| Волк | 36 | 1.07 | 0.27 | 0.43 (0.12) | 0.08 (0.02) | 0.78 (0.06) | 0.08 (0.02) |

Примечания. TE (Trap Events) – число независимых регистраций, RAI (Relative Abundance Index) – индекс относительного обилия, Ψ_{naive} – простая заселенность, Ψ_0 – настоящая заселенность нулевой модели, p_0 – вероятность обнаружения нулевой модели, ψ – настоящая заселенность средней модели, p – вероятность обнаружения средней модели, SE (Standard Error) – стандартная ошибка.

средних моделей строили кривые отклика для наиболее важных и достоверных параметров.

Оценку качества моделей проводили при помощи “Goodness-of-fit” теста (далее GOF-тест) МакКензи и Бейли (MacKenzie, Bailey, 2004). Тест проводили с помощью бутстрепа с 1000 репликациями, оценивая p -значение. Если p -значение было больше 0.1, то это указывало на хорошее соответствие модели данным (Niedballa et al., 2015). Наличие сверхдисперсии определяли по значению показателя \hat{c} (c-hat) (MacKenzie et al., 2006). Значение больше 3.0 указывало на наличие сверхдисперсии (Lebreton et al., 1992). Для этого также применяли R-пакет “AICsmodavg”.

Прогнозируемые вероятности заселенности и обнаружения для каждой локации рассчитывали на основе предсказаний средней модели при помощи функции “modavgPred” R-пакета “AICsmodavg”. Итоговые значения настоящей заселенности и вероятности обнаружения высчитывали как средние прогнозируемых значений. Затем вероятности заселенности отражали в виде карт для всех локаций на территории.

Анализ суточной активности

Данный вид анализа проводили на основе оценки степени перекрытия суточных ритмик двух видов (Ridout, Linkie, 2009). Для медведя и рыси использовали коэффициент перекрытия $\hat{\Delta}_4$, т.к. у обоих видов и всех категорий антропогенной активности было больше 50 независимых регистраций (Ridout, Linkie, 2009). Для волка использовали коэффициент перекрытия $\hat{\Delta}_1$, т.к. у него было только 36 регистраций (Ridout, Linkie, 2009). Вначале считали уровни активности (ρ) для каждого вида животного и антропогенной категории с помощью бутстрепа с 1000 репликациями (Rowcliffe et al., 2014) в R-пакете “activity” (Rowcliffe, 2019), а затем сравнивали их между собой с помощью статистики Уолда и ее уровня значимости. Расчет коэффициентов перекрытия про-

водили в R-пакете “overlap” (Ridout, Linkie, 2009), а графики строили при помощи R-пакета “camtrapR” (Niedballa et al., 2016). Доверительные интервалы для коэффициентов перекрытия рассчитывали на основе бутстрепа с 1000 репликациями в R-пакете “overlap”. Коэффициент перекрытия проверяли на достоверность, оценивая его вероятность принадлежности к случайному распределению (p_{rand}) в R-пакете “activity”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего за выбранный период исследования на 55 локациях было отработано 3355 фотоловушечных суток. Эффективность работы фотоловушек составила 100%. Было получено 203 независимые регистрации бурого медведя, 73 – рыси и 36 независимых регистраций волка. Индекс относительного обилия бурого медведя оказался намного больше (RAI = 6.05), чем рыси (RAI = 2.18) и волка (RAI = 1.07) (табл. 1). Из категорий антропогенной активности зафиксировано 970 регистраций пеших людей и 142 регистрации внедорожной техники. Значения RAI составили 28.91 и 4.23, соответственно.

Оценка пространственных паттернов распределения

Бурый медведь был зарегистрирован на 48 локациях, чему соответствовала простая заселенность $\Psi_{\text{naive}} = 0.87$. Рысь была зарегистрирована на 35 локациях ($\Psi_{\text{naive}} = 0.64$), а волк – на 15 ($\Psi_{\text{naive}} = 0.27$) (табл. 1). Пешеходы были отмечены на всех локациях ($\Psi_{\text{naive}} = 1.00$), а внедорожная техника – больше чем на половине ($\Psi_{\text{naive}} = 0.64$). Настоящая заселенность нулевой модели для бурого медведя и рыси составили 1 (т.е. прогнозируется использование обоими видами всех 55 локаций), что лишь немногим больше настоящей заселенности средних моделей (табл. 1). То же самое отмечено для вероятности обнаружения. Это означает, что включение антропогенных переменных

Таблица 2. Оценки лучших моделей заселенности (ψ) и вероятности обнаружения (p) для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

| Вид | Модели | AIC | Δ AIC | wAIC | Σw | k |
|--|--|--|--------------|-------|------------|------|
| Бурый медведь | $p(\sim vill) \psi(\sim RAI_h + vill)$ | 647.66 | 0.00 | 0.16 | 0.16 | 5 |
| | $p(\cdot) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$ | 648.52 | 0.86 | 0.10 | 0.26 | 4 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h + vill)$ | 648.62 | 0.97 | 0.10 | 0.36 | 5 |
| | $p(\cdot) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill)$ | 648.64 | 0.98 | 0.10 | 0.45 | 5 |
| | $p(\sim RAI_h) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$ | 648.66 | 1.00 | 0.10 | 0.55 | 5 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$ | 648.70 | 1.04 | 0.09 | 0.64 | 5 |
| | $p(\sim RAI_h) \psi(\sim RAI_h + vill)$ | 649.07 | 1.41 | 0.08 | 0.72 | 5 |
| | $p(\cdot) \psi(\sim RAI_h)$ | 649.44 | 1.78 | 0.07 | 0.79 | 3 |
| | $p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель | 657.34 | 9.68 | <0.01 | 1.00 | 2 |
| Рысь | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(\cdot)$ | 399.51 | 0.00 | 0.22 | 0.22 | 3 |
| | $p(\sim RAI_{atv} + vill) \psi(\cdot)$ | 400.17 | 0.66 | 0.16 | 0.37 | 4 |
| | $p(\sim RAI_h + RAI_{atv}) \psi(\cdot)$ | 400.87 | 1.36 | 0.11 | 0.48 | 4 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(vill)$ | 401.21 | 1.70 | 0.09 | 0.57 | 4 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(RAI_h)$ | 401.33 | 1.82 | 0.09 | 0.66 | 4 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(RAI_{atv})$ | 401.45 | 1.94 | 0.08 | 0.74 | 4 |
| | $p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель | 406.54 | 7.02 | 0.01 | 0.97 | 2 |
| | Волк | $p(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill) \psi(\sim RAI_h + vill)$ | 193.57 | 0.00 | 0.27 | 0.27 |
| $p(\sim RAI_{atv} + vill) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill)$ | | 195.10 | 1.53 | 0.12 | 0.39 | 7 |
| $p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель | | 200.90 | 7.33 | 0.01 | 0.98 | 2 |

Примечания. AIC (Akaike Information Criterion) – информационный критерий Акаике, Δ AIC – разница значений AIC; wAIC – вес AIC, Σw – кумулятивный вес AIC, k – число параметров в модели.

в модели не позволило сильно изменить предсказания заселенности и вероятности обнаружения. Для волка ситуация иная. Заселенность нулевой модели (0.43) оказалась намного меньше заселенности средней модели (0.78; табл. 1).

Для бурого медведя выбрали 8 лучших моделей, которые были информационно равнозначны (табл. 2). На основании их построили среднюю модель, согласно которой $p = 0.18$ и $\psi = 0.95$ (табл. 1). Прогнозируемая заселенность оказалась больше простой только на 0.08. Для рыси было выбрано 6 лучших моделей, среди которых по Δ AIC особенно выделялись две первые (табл. 2). Согласно средней модели вероятность заселенности составила 0.97, а вероятность обнаружения – 0.08 (табл. 1). Разница между прогнозируемой и простой заселенностью оказалась намного больше (0.33) (табл. 1). Для волка лучшими являлись две модели. Разница между ними была меньше порогового значения (Δ AIC = 1.53), но поскольку моделей было всего две, мы посчитали такую разницу достаточно большой. По этой причине было решено оставить только первую (самую лучшую) модель (табл. 2). Согласно ей прогнозируемая за-

селенность оказалась 0.78, т.е. на 0.51 больше, чем простая (табл. 1), а вероятность обнаружения равнялась 0.08.

Среди параметров модели для бурого медведя ни один не обладал статистически значимым коэффициентом (табл. 3). При этом самыми важными параметрами были $\psi(RAI_h)$ и $\psi(vill)$ с большими отрицательными значениями β -коэффициентов, а также $\psi(RAI_{atv})$ с большим положительным значением (табл. 3). Влияния антропогенных факторов на вероятность обнаружения не отмечено (рис. 2). Для рыси самым важным и достоверным параметром оказался $p(RAI_{atv})$, который входил во все лучшие модели. Для него получен небольшой положительный α -коэффициент (табл. 3), что говорит о некоторой прямой зависимости вероятности обнаружения от активности внедорожной техники (рис. 2). Следующий по важности параметр $p(vill)$ демонстрировал очень слабое влияние на вероятность обнаружения (рис. 2). В случае волка получены достоверные значения практически для всех параметров вероятности обнаружения (табл. 3). Лишь для $p(RAI_h)$ значимость была пограничной. При этом для $p(vill)$,

Таблица 3. Расчетные оценки α и β коэффициентов для параметров средних моделей (для волка только первой) заселенности (ψ) и вероятности обнаружения (p), а также их z -значения для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

| Параметр модели | $\alpha/\beta \pm SE$ | z | p | n | Важность параметра |
|-------------------|-----------------------|-------|-------|-----|--------------------|
| Бурый медведь | | | | | |
| $\psi(RAI_h)$ | -49.59 ± 92.10 | 0.54 | 0.59 | 8 | 0.79 |
| $\psi(vill)$ | -33.85 ± 43.24 | 0.78 | 0.43 | 4 | 0.44 |
| $\psi(RAI_{atv})$ | 20.27 ± 190.61 | 0.11 | 0.92 | 4 | 0.39 |
| $p(RAI_{atv})$ | -0.03 ± 0.10 | 0.32 | 0.75 | 2 | 0.19 |
| $p(RAI_h)$ | -0.04 ± 0.16 | 0.22 | 0.83 | 2 | 0.18 |
| $p(vill)$ | 0.15 ± 0.11 | 1.33 | 0.18 | 1 | 0.16 |
| Рысь | | | | | |
| $p(RAI_{atv})$ | 0.31 ± 0.11 | 2.73 | <0.05 | 6 | 0.74 |
| $p(vill)$ | -0.19 ± 0.17 | 1.13 | 0.26 | 1 | 0.16 |
| $p(RAI_h)$ | 0.11 ± 0.14 | 0.79 | 0.43 | 1 | 0.11 |
| $\psi(vill)$ | -0.97 ± 1.92 | 0.50 | 0.62 | 1 | 0.09 |
| $\psi(RAI_h)$ | 0.39 ± 1.25 | 0.31 | 0.76 | 1 | 0.09 |
| $\psi(RAI_{atv})$ | 0.02 ± 1.14 | 0.02 | 0.99 | 1 | 0.08 |
| Волк | | | | | |
| $\psi(RAI_h)$ | -99.40 ± 116.20 | -0.86 | 0.39 | 1 | 0.27 |
| $\psi(vill)$ | -102.20 ± 119.80 | -0.85 | 0.39 | 1 | 0.27 |
| $p(RAI_h)$ | 1.04 ± 0.54 | 1.93 | 0.05 | 1 | 0.27 |
| $p(RAI_{atv})$ | 0.79 ± 0.38 | 2.06 | <0.05 | 1 | 0.27 |
| $p(vill)$ | 1.50 ± 0.54 | 2.80 | <0.05 | 1 | 0.27 |

Примечания. α – оценки коэффициентов модели вероятности обнаружения, β – оценки коэффициентов модели вероятности заселенности, p – уровень значимости, n – число моделей с параметром, SE (Standard Error) – стандартная ошибка.

$p(RAI_{atv})$ и $p(RAI_h)$ были получены положительные α -коэффициенты.

Модели для бурого медведя в целом оказались приемлемого качества ($p = 0.20–0.26$) и не проявляли сверхдисперсии ($\hat{c} = 0.69–1.08$) (табл. 4). Для рыси модели оказались немного хуже ($p = 0.13–0.17$), но сверхдисперсии также не наблюдалось, хоть значения \hat{c} были значительно больше ($\hat{c} = 1.78–2.07$). Модель для волка оказалась хуже всего ($p = 0.07$; $\hat{c} = 2.26$; табл. 4).

На представленных кривых отклика для наиболее важных и показательных параметров видно отсутствие значительного влияния антропогенных факторов на вероятность обнаружения всех трех видов (рис. 2). Для бурого медведя влияние практически полностью отсутствует, для рыси оно выражено незначительно только для переменной “ RAI_{atv} ”, а для волка обнаружено небольшое влияние переменных “ $vill$ ”, “ RAI_h ” и “ RAI_{atv} ” (последняя имеет практически идентичный характер влияния, что и “ RAI_h ” и не показана на

графиках; рис. 2). Представленные карты отражают предсказанные значения настоящей заселенности в пространстве (рис. 2).

Оценка временных паттернов распределения

Максимальный уровень активности был отмечен для рыси ($\rho = 0.73$), а минимальный – для бурого медведя ($\rho = 0.49$) (табл. 5). Это говорит о том, что активность рыси имеет более равномерный характер, чем у медведя и волка ($\rho = 0.54$), что также отражается на графиках (рис. 3). Уровень активности пешеходов составил 0.33 ± 0.02 (SE), а уровень активности внедорожной техники – 0.24 ± 0.03 (SE). Во всех случаях разница была существенной и достоверной (табл. 5).

Перекрытие суточных активностей бурого медведя и человека было значительным как для пешеходов ($\hat{\Delta}_4 = 0.47$), так и техники ($\hat{\Delta}_4 = 0.41$). Для рыси такие перекрытия были еще больше ($\hat{\Delta}_4 = 0.57$ и $\hat{\Delta}_4 = 0.51$). Для волка синхронность

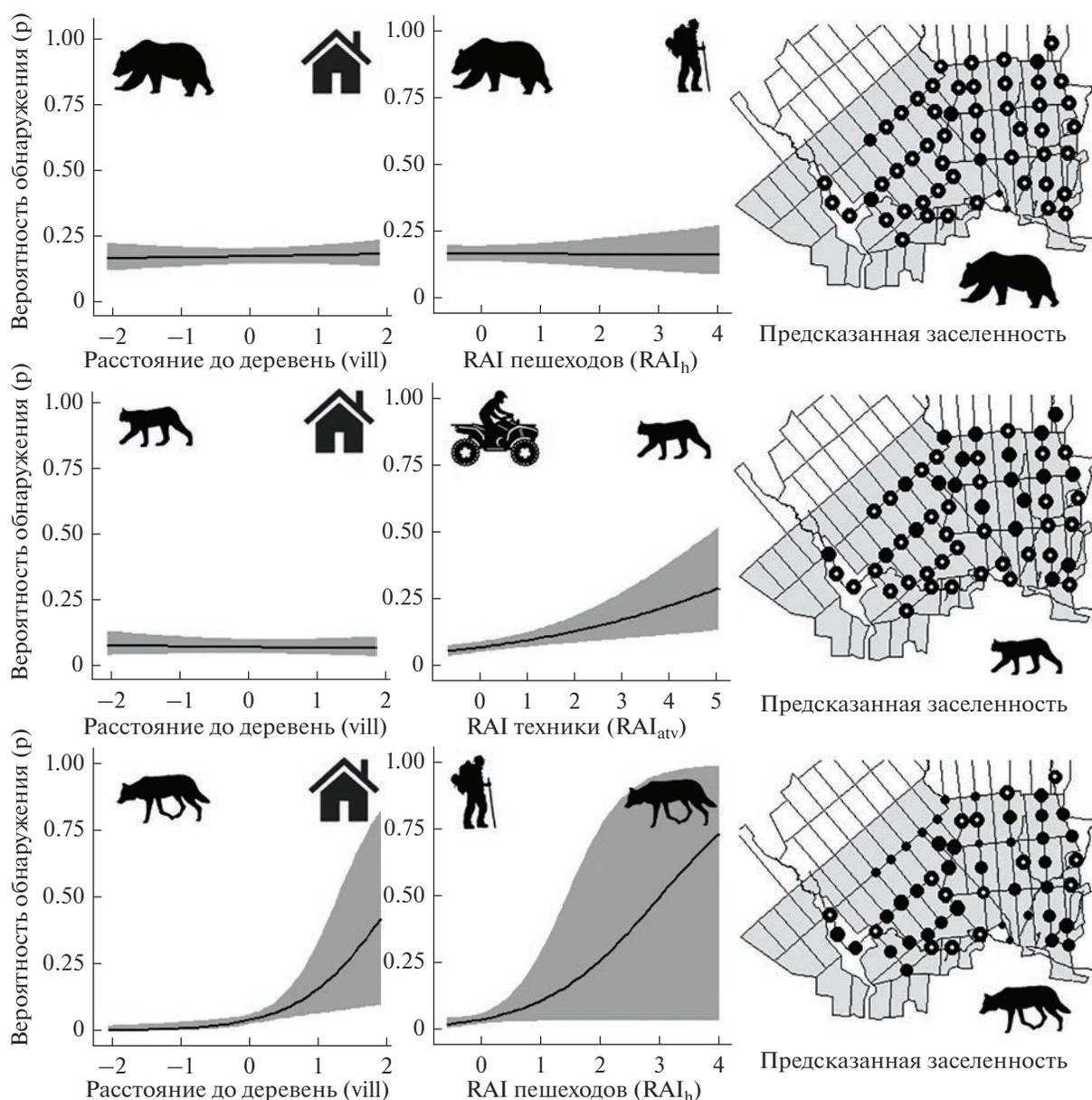


Рис. 2. Кривые отклика вероятности обнаружения (p) в зависимости от факторов антропогенной активности (слева) и карты прогнозируемой заселенности (справа) для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г. На картах черными кругами показана предсказанная заселенность с размером, отражающим ее значение $+1$; белыми точками указаны те локации, где вид действительно был зафиксирован (наблюдаемая заселенность).

суточных ритмик была минимальной как с пешеходами ($\hat{\Delta}_1 = 0.37$), так и с техникой ($\hat{\Delta}_1 = 0.35$) (рис. 3). Во всех случаях коэффициенты перекрытия были достоверны (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Антропогенная активность, в частности рекреационная деятельность и т.н. “экотуризм”, является распространенной практикой в местобитаниях многих крупных хищников, в т.ч. бу-

рого медведя (Fortin et al., 2016; Penteriani et al., 2017, 2018; Ladle et al., 2019), рыси (Bouyer et al., 2015; Filla et al., 2017) и волка (Rogala et al., 2011; Lesmerises et al., 2012). Во многих исследованиях было выявлено негативное влияние такой активности на заселенность различных видов хищников. Последствиями такого влияния являются фрагментация или уничтожение естественных ландшафтов, охотничий или туристический пресс и нарушение режима ООПТ (Ahumada et al., 2011; Rovero et al., 2013, 2014; Oberosler et al., 2017, 2020;

Таблица 4. Оценки качества моделей заселенности для трех видов крупных хищников на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

| Вид | Модели | GOF-тест | | |
|---------------|--|----------|------|------------------|
| | | χ^2 | p | $\hat{\epsilon}$ |
| Бурый медведь | $p(\sim vill) \psi(\sim RAI_h + vill)$ | 6573.62 | 0.25 | 1.05 |
| | $p(\cdot) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$ | 6948.16 | 0.23 | 0.96 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h + vill)$ | 6911.99 | 0.23 | 1.01 |
| | $p(\cdot) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill)$ | 6634.64 | 0.26 | 0.69 |
| | $p(\sim RAI_h) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$ | 6929.63 | 0.22 | 1.08 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h + RAI_{atv})$ | 6903.18 | 0.24 | 1.05 |
| | $p(\sim RAI_h) \psi(\sim RAI_h + vill)$ | 6853.70 | 0.25 | 1.05 |
| | $p(\cdot) \psi(\sim RAI_h)$ | 7307.93 | 0.20 | 1.02 |
| | $p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель | 8136.58 | 0.19 | 1.13 |
| Рысь | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(\cdot)$ | 8469.26 | 0.13 | 1.99 |
| | $p(\sim RAI_{atv} + vill) \psi(\cdot)$ | 7390.763 | 0.16 | 1.78 |
| | $p(\sim RAI_h + RAI_{atv}) \psi(\cdot)$ | 8097.556 | 0.17 | 1.87 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim vill)$ | 8069.083 | 0.15 | 1.89 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_h)$ | 7848.498 | 0.17 | 1.88 |
| | $p(\sim RAI_{atv}) \psi(\sim RAI_{atv})$ | 8127.22 | 0.16 | 2.07 |
| | $p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель | 21426.34 | 0.01 | 1.16 |
| | | | | |
| Волк | $p(\sim RAI_h + RAI_{atv} + vill) \psi(\sim RAI_h + vill)$ | 3622.58 | 0.07 | 2.26 |
| | $p(\cdot) \psi(\cdot)$ нулевая модель | 2956.327 | 0.09 | 1.61 |

Примечания. GOF-тест – “Goodness-of-fit” тест с указанием его значения χ^2 и p , $\hat{\epsilon}$ – показатель сверхдисперсии.

Таблица 5. Разница в уровнях активности трех видов крупных хищников и двух категорий антропогенной активности на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

| Вид | ρ (SE) | Пешеходы | | | Техника | | |
|---------|-------------|--------------|-------|-------|--------------|-------|-------|
| | | разница (SE) | W | p | разница (SE) | W | p |
| Медведь | 0.49 (0.06) | 0.16 (0.06) | 6.51 | <0.05 | 0.25 (0.06) | 14.85 | <0.05 |
| Рысь | 0.73 (0.10) | 0.40 (0.10) | 15.36 | <0.05 | 0.49 (0.10) | 22.70 | <0.05 |
| Волк | 0.54 (0.11) | 0.21 (0.10) | 4.15 | <0.05 | 0.30 (0.11) | 7.50 | <0.05 |

Примечания. ρ – уровень активности, W – статистика Уолда, SE (Standard Error) – стандартная ошибка, p – уровень значимости.

Таблица 6. Перекрывание суточных активностей трех видов крупных хищников и двух категорий антропогенной активности на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

| Категория | Бурый медведь | | | Рысь | | | Волк | | |
|-----------|------------------|------------|-----------|------------------|------------|-----------|------------------|------------|-----------|
| | $\hat{\Delta}_4$ | p_{rand} | 95% CI | $\hat{\Delta}_4$ | p_{rand} | 95% CI | $\hat{\Delta}_1$ | p_{rand} | 95% CI |
| Пешеходы | 0.47 | <0.01 | 0.40–0.53 | 0.57 | <0.01 | 0.47–0.66 | 0.37 | <0.01 | 0.24–0.50 |
| Техника | 0.41 | <0.01 | 0.34–0.49 | 0.51 | <0.01 | 0.41–0.62 | 0.35 | <0.01 | 0.20–0.48 |

Примечания. $\hat{\Delta}_4$ и $\hat{\Delta}_1$ – коэффициенты перекрывания, p_{rand} – вероятность принадлежности $\hat{\Delta}$ к случайному распределению, 95% CI (Confidence Interval) – 95% доверительный интервал.

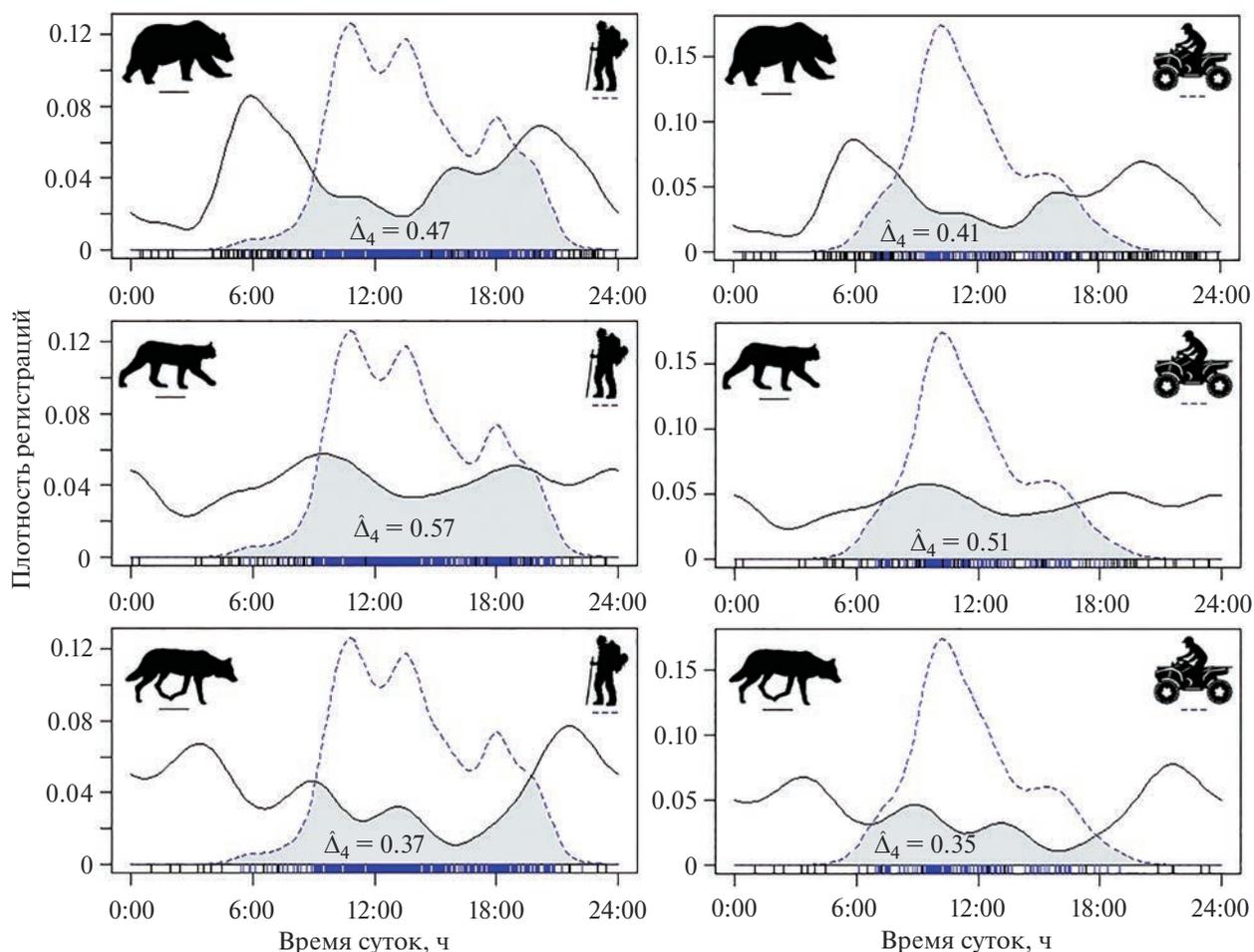


Рис. 3. Графики перекрытия суточных активностей для трех видов крупных хищников и двух категорий антропогенной активности на территории Южного лесничества Центрально-Лесного заповедника в течение июля–августа 2022 г.

Johnson et al., 2020; Ripari et al., 2022). Рекреационная деятельность оказывает существенное воздействие на крупных хищников, пугая отдельных особей, вовлекая их в конфликтные ситуации с человеком, разрушая местообитания, изменяя трофическое поведение и распределения в пространстве и времени (Taylor, Knight, 2003; Rogala et al., 2011; Bouyer et al., 2015; Fortin et al., 2016; Filla et al., 2017; Penteriani et al., 2017, 2021; Ladle et al., 2019; Diao et al., 2021). В то же время для некоторых видов копытных не было выявлено негативного влияния антропогенной активности на пространственно-временные паттерны распределения (Ota et al., 2019; Diao et al., 2021).

Известно, что при беспокойстве со стороны человека многие виды млекопитающих не меняют свое пространственное распределение, особенно, если нет доступных местообитаний, но сдвигают ритмы активности на ночное время (Bellotti et al., 2012; Filla et al., 2017; Bonnot et al., 2020).

Установлено, что крупные млекопитающие при интенсивной антропогенной нагрузке стараются избегать встреч с человеком в большей степени за счет изменения пространственных паттернов, тогда как для видов средних размеров свойственны сдвиги во временных паттернах (Salvatori et al., 2023). В то же время в исследовании гималайского медведя (*Ursus thibetanus* G. Cuvier 1823) в Японии выявлено, что этот вид избегал человеческой активности за счет смещения временной ниши, но не пространственной (Ikeda et al., 2022). Такое смещение во времени характерно и для бурых медведей во многих регионах Европы и Северной Америки с выраженной антропогенной активностью (Olson et al., 1998; Kaczensky et al., 2006; Fortin et al., 2016; Ordiz et al., 2016), а также для других хищников (Bellotti et al., 2012; Ordiz et al., 2016; Filla et al., 2017). В районах с низкой активностью человека медведи в большей степени ведут дневной образ жизни (Klinka, Reimchen, 2002; Fortin et al.,

2016). В тех местах, где наблюдается беспокойство со стороны людей, бурые и гималайские медведи чаще активны ночью (Kaczensky et al., 2006; Oberosler et al., 2020; Ikeda et al., 2022), также как рысь (Belotti et al., 2012; Filla et al., 2017) и волк (Hebblewhite, Merrill, 2008).

Наиболее уместно будет сравнить полученные нами результаты по бурому медведю с работами Оберослер и ее коллег (Oberosler et al., 2017, 2020) в природном парке Адамелло-Брента и его окрестностях (Adamello-Brenta Natural Park, провинция Трентино, итальянские Альпы), которые очень сходны по дизайну исследования. Так, в 2015 г. простая заселенность бурого медведя там составляла 0.33, а прогнозируемая настоящая – 0.52, с вероятностью обнаружения 0.13 (Oberosler et al., 2017). В нашем случае простая и прогнозируемая заселенности были намного выше (0.87 и 0.95, соответственно) при вероятности обнаружения 0.18. Такое различие неудивительно. В ЦЛГЗ всего за два месяца 2022 г. было получено больше регистраций бурого медведя (203), чем у Оберослер и коллег в течение четырех лет (181) при сопоставимом числе локаций фотоловушек (55 и 60; Oberosler et al., 2020). При этом регистраций антропогенной активности (пешеходов и техники) у нас было получено в 10 раз меньше, чем у Оберослер с соавторами (Oberosler et al., 2020). Это говорит о значительно меньшем уровне фактора беспокойства со стороны человека и большей плотности населения бурого медведя в ЦЛГЗ, чем в природном парке Адамелло-Брента и его окрестностях.

Усредненная модель свидетельствует о том, что бурый медведь широко распространен на территории исследований, и на его пространственные паттерны распределения слабо влияют антропогенные факторы. Модель допускает использование им практически всех локаций ($\psi = 0.95$), даже с относительно большой антропогенной нагрузкой, что близко по значению к реально наблюдаемой заселенности ($\psi_{\text{naive}} = 0.87$) и практически полностью соответствует вероятности заселенности нулевой модели ($\psi_0 = 1$). В итальянских Альпах, напротив, человеческая активность и близость поселений негативно влияли на пространственные паттерны распределения медведя (Oberosler et al., 2020).

Для бурого медведя все модели содержали параметр $\psi(\text{RAI}_h)$ с самым большим и отрицательным значением коэффициента ($\beta = -49.59$). Важность этой переменной оказалась максимальной (0.79). При этом достоверность значения не была подтверждена ($p = 0.59$). Это говорит о потенциальном негативном влиянии переменной RAI пешеходов на заселенность бурого медведя при

больших ее значениях. Параметр $\psi(\text{RAI}_{\text{atv}})$ содержался только в половине моделей, его важность была вдвое меньше (0.39), а значение коэффициента хотя и было большим ($\beta = 20.27$), но достоверно также не подтвердилось ($p = 0.92$). Интересно его положительное влияние, которое можно трактовать как активное использование медведем проезжих дорог для перемещений.

Известно, что бурые медведи в меньшей степени используют местообитания вблизи активных туристических троп и лесных дорог, где наблюдается внедорожная техника (Fortin et al., 2016; Laddle et al., 2019). Активность внедорожной техники в итальянских Альпах имела достоверный отрицательный эффект на заселенность бурого медведя, в отличие от активности пешеходов, потенциальное влияние которой было также отрицательным, но статистически незначимым (Oberosler et al., 2017, 2020). Достоверное негативное влияние на заселенность наблюдалось для большой панды (*Ailuropoda melanoleuca* David 1869) по отношению к туристической активности и близости к дорогам (Diao et al., 2021). В нашем случае не отмечено влияния активности пешеходов ($\alpha = -0.04$, $p = 0.83$) и техники ($\alpha = -0.03$, $p = 0.75$) на вероятность обнаружения бурого медведя, в отличие от результатов Оберослер с соавторами, где активность и пешеходов, и техники производили значительный негативный эффект (Oberosler et al., 2017, 2020).

В целом для бурого медведя свойственно смещение пространственного распределения в сторону от населенных пунктов и мест концентрации человека (Fortin et al., 2016). В итальянских Альпах расстояние до населенных пунктов являлось самой влиятельной переменной с достоверным и большим положительным эффектом как на вероятность обнаружения, так и на заселенность бурого медведя (Oberosler et al., 2017, 2020). В другом случае для тяньшанского бурого медведя (*U. a. isabellinus* Horsfield 1826) не было выявлено влияния расстояния до населенных пунктов на вероятность обнаружения ($\alpha < -0.01 \pm 0.00$) (Sharief et al., 2020).

В нашем случае параметр $\psi(\text{vill})$ был на втором месте по значимости (0.44), также с большим, но отрицательным и не достоверным коэффициентом ($\beta = -33.85$, $p = 0.43$). Это говорит о низком влиянии соседства деревень на заселенность бурого медведя в условиях ЦЛГЗ. При этом отрицательное значение коэффициента косвенно подтверждает использование окрестностей деревень медведями. Летом это происходит, главным образом, во время питания травянистой растительностью и муравьями, а в нажировочный период –

во время посещения яблоневых садов на окраинах деревень (Огурцов, 2023а).

Влияние активности пешеходов и техники на заселенность и вероятность обнаружения сообщества 44 видов африканских млекопитающих были совсем небольшим ($\beta = -0.19$ и $\alpha = -0.05$, соответственно) даже в заказнике Мореми (Moremi Game Reserve, Ботсвана, Африка), где сильно развита рекреационная нагрузка (Rich et al., 2016). Такие небольшие значения при существенном факторе беспокойства объяснялись смещением активностей многих видов на ночное время, когда отсутствовали туристические группы (Rich et al., 2016).

Коэффициент перекрывания суточных ритмик бурого медведя с человеком в итальянских Альпах составил 0.24 (0.19–0.29) (Oberosler et al., 2020). В нашем случае он оказался значительно больше, как в случае с пешеходами ($\hat{\Delta}_4 = 0.47$), так и в случае с внедорожной техникой ($\hat{\Delta}_4 = 0.41$). Несмотря на ярко-выраженные пики сумеречной активности медведя в ЦЛГЗ ($\rho = 0.49$), в целом для него характерна бóльшая доля дневной активности, чем в природном парке Адамелло-Брента и его окрестностях, где медведь был активен в основном в сумерках и ночью, а люди – в дневные часы (Oberosler et al., 2020).

Таким образом, для бурого медведя не выявлено значительного влияния антропогенной активности ни на пространственные, ни на временные паттерны распределения в условиях Южного лесничества ЦЛГЗ в 2022 г. По сравнению с другими исследованиями, мы можем заключить, что наблюдаемые факторы беспокойства не производили заметного эффекта на заселенность, вероятность обнаружения и суточную ритмику бурого медведя в нашем случае.

Согласно полученным результатам, негативное влияние антропогенных факторов на пространственное распределение рыси на исследуемой территории выражено в наименьшей степени. По данным средней модели рысь может использовать практически все локации ($\psi = 0.97$) вне зависимости от их посещаемости пешими людьми или внедорожной техникой. В то же время в реальности рысь посетила только 35 локаций из 55 ($\psi_{naive} = 0.64$). Очевидно, что существуют другие факторы, которые определяют ее заселенность, которые не были учтены в наших моделях.

В случае рыси нами получено достоверное значение α -коэффициента ($\alpha = 0.31$, $p < 0.05$) для параметра $\rho(\text{RAI}_{atv})$. Согласно нему вероятность ее обнаружения склонна незначительно возрастать с увеличением активности внедорожной техники (рис. 2). Возможно, это связано с тем, что внедо-

рожная техника в большей степени проезжает по лесным дорогам и в меньшей степени по просекам. Таким образом, положительное значение коэффициента может говорить о большей вероятности обнаружения рыси на более открытых и просматриваемых лесных дорогах. В то же время это противоречит ранее полученным данным, где вероятность обнаружения рыси, наоборот, увеличивалась с возрастанием общей ремизности локации (Hofmeester et al., 2021). Кроме этого были получены отрицательные коэффициенты для лесных дорог ($\alpha = -3.6$) и звериных троп ($\alpha = -8.4$), но их значения не были достоверны (Hofmeester et al., 2021).

Известно, что в целом рысь избегает областей с интенсивной деятельностью человека, предпочитая разнообразные леса с достаточной плотностью населения копытных (Müller et al., 2014; Filla et al., 2017; Ripari et al., 2022). В то же время, ряд исследований выявил не только отсутствие избегания рысью человеческой активности, но даже, наоборот, некоторое тяготение к ней. Например, согласно результатам работ, проведенных в южной Норвегии, распределение рыси положительно связано с дорогами, ее индивидуальные участки обитания часто включают в себя населенные пункты (и даже окрестности таких крупных городов как Осло), а из всех антропогенных ландшафтов она избегает только сельскохозяйственных земель (Basille et al., 2009; Vouyer et al., 2015). Выявлено, что рысь тяготеет к антропогенным ландшафтам, в т.ч. к дорогам и населенным пунктам, за счет большей плотности населения потенциальной добычи (косуль и зайцев) в их округе. При этом она выбирает оптимальный баланс между доступностью пищевых ресурсов и человеческой активностью (Bunnefeld et al., 2006; Basille et al., 2009; Vouyer et al., 2015). В другой работе, проведенной в Центральной Европе, было выяснено, что рысь выбирает открытые местообитания с высокой плотностью населения копытных ночью, чтобы минимизировать контакты с человеком, а в течение дня предпочитает леса с густым подлеском вдали от человеческой инфраструктуры (Filla et al., 2017). Также известно, что избегание антропогенных местообитаний (в частности, дорог) происходит именно в дневное время, тогда как ночью рысь их активно использует (Sunde et al., 1998). То же самое было показано в Чехии, где рысь использовала дороги и туристические тропы ночью, но избегала их днем (Belotti et al., 2012).

В нашем случае перекрывание активности рыси было высоким как с пешеходами ($\hat{\Delta}_4 = 0.57$), так и с внедорожной техникой ($\hat{\Delta}_4 = 0.51$). Таким образом, мы не наблюдали заметного негативно-

го влияния антропогенной активности ни на пространственные, ни на временные паттерны рыси на территории исследований в 2022 г.

Для волка были получены самая низкая оценка вероятности заселенности ($\psi = 0.78$) и самая большая разница между простой и настоящей заселенностями ($\Delta\psi = 0.51$). В целом низкая заселенность волками исследуемой территории в летний период не позволяет выявить более явные паттерны их пространственной структуры. На вероятность обнаружения волка достоверно влияли переменные расстояния до деревьев ($\alpha = 1.50, p < 0.05$) и RAI техники ($\alpha = 0.79, p < 0.05$). При этом отмечено пограничное значение для переменной RAI пешеходов ($\alpha = 1.04, p = 0.05$). Таким образом, фотоловушке труднее зарегистрировать волка вблизи населенных пунктов за счет его большей скрытности, но легче обнаружить на проезжих лесных дорогах, в т.ч. с активностью человека. В Норвегии для вероятности обнаружения волка были также получены небольшой положительный коэффициент для лесных дорог ($\alpha = 0.37$) и намного больший отрицательный коэффициент для троп ($\alpha = -7.5$), но оба значения были недостоверны (Hofmeester et al., 2021). В Румынии было установлено, что успех отлова волка был выше на лесных дорогах, чем на тропах, но достоверной разницы выявлено не было (Oliveira et al., 2017).

В то же время известно, что при интенсивном посещении территории людьми в дневное время активность волков становится преимущественно ночной (Hebblewhite, Merrill, 2008). В Румынии коэффициент перекрытия суточных ритмик волка с человеком был самым низким ($\hat{\Delta}_1 = 0.29$) (Marcon et al., 2017). В другом исследовании также отмечено, что волк значительно чаще встречался в местах с активностью человека, но посещал их в ночное время, поэтому их временные ниши мало перекрывались (Oliveira et al., 2017). В нашем случае коэффициент перекрытия волка был наименьшим как в случае с пешеходами ($\hat{\Delta}_1 = 0.37$), так и в случае с техникой ($\hat{\Delta}_1 = 0.35$). Таким образом, полученные нами результаты согласуются с результатами рассмотренных работ. В условиях Южного лесничества ЦЛГЗ в 2022 г. для волка было свойственно как пространственное (в меньшей степени), так и временное (в большей степени) смещение паттернов распределения относительно человека.

Мы получили достаточно низкие значения вероятности обнаружения всех трех видов, особенно для рыси и волка, что также встречается и в других исследованиях. К примеру, в работе Ахумады с коллегами средняя вероятность обнаруже-

ния различных тропических млекопитающих была еще ниже ($p = 0.06$; Ahumada et al., 2011). Как правило, типичные вероятности обнаружения для большинства видов в исследованиях с фотоловушками обычно меньше 0.2 (Wearn, Glover-Kapfer, 2017).

В целом, оценки качества моделей для всех трех видов оказались невысокими, что, скорее всего, связано с небольшим числом фотоловушек. По нашему мнению, это также является следствием слабой объяснительной силы моделей, потому что использованные переменные недостаточно полно объясняют наблюдаемые распределения видов в пространстве. Это еще раз подчеркивает отсутствие выраженной реакции исследуемых видов на антропогенную активность. В частности, оценки качества моделей для волка оказались хуже всего в результате малого объема данных (MacKenzie, Bailey, 2004). В нашем случае имеющаяся сеть фотомониторинга не в состоянии грамотно оценить заселенность волка в летний период ввиду особенностей пространственной структуры его популяционной группировки. Это происходит, главным образом, потому, что все логова и большинство участков семей находятся за пределами области исследований (Летопись Природы ЦЛГЗ, 2023), что и определяет низкую заселенность волка. Для такого сложносциального вида как волк наблюдается сезонная динамика использования пространства различными членами семьи (Эрнандес-Бланко и др., 2005), что также оказывает большое влияние на заселенность. В связи с этим делать однозначные выводы о влиянии антропогенной активности на волка в нашем случае пока преждевременно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Антропогенная активность в целом, а также рекреационная деятельность и т.н. “экотуризм” в частности наносят существенный вред популяциям крупных хищников по всему миру, и изучению этого влияния уделяется большое внимание (Ahumada et al., 2011; Rovero et al., 2013, 2014; Fortin et al., 2016; Oberosler et al., 2017, 2020; Ordiz et al., 2016; Johnson et al., 2020; Penteriani et al., 2021; Ikeda et al., 2022; Salvatori et al., 2023). К сожалению, в России на сегодняшний день отсутствуют надежные методы оценки и регулирования такого влияния на млекопитающих. Совмещение анализа заселенности вместе с анализом суточной активности в рамках фотомониторинга на ООПТ способно предоставить ценный инструмент для управления человеческим вмешательством в Дикую Природу и сохранения естественных экосистем. Наиболее востребованным такой подход

должен стать в национальных парках, где предполагается рекреационная деятельность.

Также важно подчеркнуть ценность данных методов для своевременного выявления отрицательного влияния антропогенной активности на редкие и исчезающие виды крупных млекопитающих, такие как зубр (*Bison bonasus* L. 1758), переднеазиатский (*Panthera pardus ciscaucasica* Satunin 1914) и дальневосточный (*P. pardus orientalis* Schlegel 1857) леопарды, амурский тигр (*P. tigris altaica* Temminck 1844) и снежный барс (*P. uncia* Schreber 1775), восстановление и сохранение которых является национальным приоритетом государства.

Согласно полученным результатам, можно заключить, что строгий режим охраны Центрально-Лесного заповедника, отсутствие “экотуризма” непосредственно на самой его территории и регулируемое посещение способствуют поддержанию естественных паттернов пространственно-временного распределения бурого медведя и рыси. Для волка наблюдаемая антропогенная активность, по всей видимости, является уже ощутимой, но для более точных выводов необходимо учитывать социальность вида и расширить сеть фотоловушек. Подобную оценку необходимо проводить на постоянной основе, чтобы вовремя зафиксировать возможные негативные изменения и определить допустимые пороговые значения антропогенного пресса. Активность посетителей подвержена значительной сезонной динамике (студенческие практики, сезонные полевые работы сотрудников и т.п.), поэтому на следующем этапе мы планируем рассмотреть изменение заселенности крупных хищников в течение времени с помощью межсезонного анализа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность двум анонимным рецензентам и редакции “Зоологического журнала” за ценные замечания и советы, которые позволили значительно улучшить рукопись статьи на этапе ее подготовки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кириков С.В., 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. АН СССР. М.: Наука. 348 с.
- Летопись Природы. “Динамика явлений и процессов в природном комплексе заповедника”, 2023. Центрально-Лесной государственный заповедник. Книга 62. 316 с.
- Огурцов С.С., 2023. Оценка плотности и численности популяционной группировки бурого медведя с помощью фотоловушек в Центрально-Лесном заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 8. № 2. С. 1–21.
- Огурцов С.С., 2023а. Моделирование пригодности местообитаний бурого медведя *Ursus arctos* (Linnaeus, 1758) на основе функции выбора ресурсов в мозаичных ландшафтах южной тайги. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 26 с.
- Огурцов С.С., Желтухин А.С., 2022. Программа фотомониторинга крупных и средних млекопитающих на примере Центрально-Лесного заповедника // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии. Мат. конф. с межд. уч. 14–18 марта 2022. Москва, ИПЭЭ РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 257.
- Подласая А.И., Копеин К.И., 1982. Влияние антропогенных факторов на численность хищных млекопитающих // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюзного териолог. общества. Т. II. М. С. 243–244.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Козлов Д.Н., Кораблев Н.П., Федяева М.В., и др., 2016. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник. Научно-популярный очерк. Издание 2-е. Тверь: ООО “Печатня”. 80 с.
- Чапский К.К., 1957. Преобразование животного мира СССР. М.: Советская наука. 316 с.
- Эрнандес-Бланко Х.А., Поярков А.Д., Крутова В.И., 2005. Организация семейной группы волков (*Canis lupus lupus*) в Воронежском заповеднике // Зоологический журнал. Т. 84. № 1. С. 80–93.
- Ahumada J.A., Silva C.E., Gajapersad K., Hallam C., Hurtado J. et al., 2011. Community structure and diversity of tropical forest mammals: data from a global camera trap network // Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Science. V. 366. № 1578. P. 2703–2711.
- Barton K., 2020. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=MuumIn>. Дата обновления: 20.03.2023.
- Basille M., Herfindal I., Santin-Janin H., Linnell J.D.C., Odden J. et al., 2009. What shapes Eurasian lynx distribution in human dominated landscapes: selecting prey or avoiding people? // Ecography. V. 32. P. 683–691.
- Belotti E., Heurich M., Kreisinger J., Šustr P., Bufka L., 2012. Influence of tourism and traffic on the Eurasian lynx hunting activity and daily movements // Animal Biodiversity and Conservation. V. 35. P. 235–246.
- Bombieri G., Delgado M.D.M., Russo L.F., Garrote P., López-Bao J.V. et al., 2018. Patterns of wild carnivore attacks on humans in urban areas // Scientific Reports. V. 8. № 17728.
- Bonnot N.C., Couriot O., Berger A., Cagnacci F., Ciuti S., et al., 2020. Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe // Journal of Animal Ecology. V. 89. P. 132–145.
- Bouyer Y., Gervasi V., Poncin P., Beudels-Jamar R.C., Odden J. et al., 2015. Lynx tolerance to human disturbance in Norway // Animal Conservation. V. 18. P. 271–278.
- Bunnefeld N., Linnell J.D.C., Odden J., Van Duijn M.A.J., Andersen R., 2006. Risk taking by Eurasian lynx (*Lynx*

- lynx*) in a human-dominated landscape: effects of sex and reproductive status? // *Journal of Zoology*. V. 270. P. 31–39.
- Burnham K.P., Anderson D.R., 2002. Model selection and multi-model inference. A practical information–theoretic approach. New York: Springer. 488 p.
- Burton A.C., Fisher J.T., Adriaens P., Treweek J., Paetkau D., et al., 2018. Density and distribution of a brown bear (*Ursus arctos*) population within the Caucasus biodiversity hotspot // *Journal of Mammalogy*. V. 99. № 5. P. 1249–1260.
- Chapron G., Kaczensky P., Linnell J., von Arx M., Huber D., et al., 2014. Recovery of large carnivores in Europe’s modern human-dominated landscapes // *Science*. V. 346. P. 1517–1519.
- Diao Y., Zhao Q., Weng Y., Gu B., Wang F., 2021. Temporal shifts as elusive responses to anthropogenic stressors in a mammal community // *Biodiversity and Conservation*. V. 30. P. 1–16.
- Efford M.G., Dawson D.K., 2012. Occupancy in continuous habitat // *Ecosphere*. V. 3. P. 1–15.
- Filla M., Premier J., Magg N., Dupke C., Khorozyan I., et al., 2017. Habitat selection by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) is primarily driven by avoidance of human activity during day and prey availability during night // *Ecology and Evolution*. V. 7. P. 6367–6381.
- Fiske I., Chandler R., 2011. Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance // *Journal of Statistical Software*. V. 43. P. 1–23.
- Fortin J.K., Rode K.D., Hilderbrand G.V., Wilder J., Farley S., Jorgensen C., Marcot B.G., 2016. Impacts of human recreation on brown bears (*Ursus arctos*): a review and new management tool // *PLoS ONE*. V. 11. e0141983.
- Hebblewhite M., Merrill E., 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models // *Journal of Applied Ecology*. V. 45. P. 834–844.
- Hendry H., Mann C., 2018. Camelot – intuitive software for camera-trap data management // *Oryx*. V. 52. P. 15–15.
- Hofmeester T.R., Thorsen N.H., Cromsigt J.P.G.M., Kindberg J., Andrén H., et al., 2021. Effects of camera-trap placement and number on detection of members of a mammalian assemblage // *Ecosphere*. V. 12. e03662.
- Ikedo T., Higashide D., Shichijo T., 2022. Impact of human disturbance in Japan on the distribution and diel activity pattern of terrestrial mammals // *Journal for Nature Conservation*. V. 70. 126293.
- Jansen P.A., Ahumada J., Fegraus E., O’Brien T., 2014. TEAM: a standardised camera-trap survey to monitor terrestrial vertebrate communities in tropical forests // *Camera Trapping: Wildlife Research and Management*. Meek P.D., Ballard A.G., Banks P.B., Claridge A.W., Fleming P.J.S., (Eds). Melbourne: CSIRO Publishing. P. 263–270.
- Johnson C., Hilser H., Linkie M., Rahasia R., Rovero F., et al., 2020. Using occupancy-based camera-trap surveys to assess the Critically Endangered primate *Macaca nigra* across its range in North Sulawesi, Indonesia // *Oryx*. V. 54. P. 784–793.
- Kaczensky P., Huber D., Knauer F., Roth H., Wagner A., et al., 2006. Activity patterns of brown bears (*Ursus arctos*) in Slovenia and Croatia // *Journal of Zoology*. V. 269. P. 474–485.
- Kays R., Arbogast B.S., Baker-Whetton M., Beirne C., Boone H.M., et al., 2020. An empirical evaluation of camera trap study design: How many, how long and when? // *Methods of Ecology and Evolution*. V. 11. P. 700–713.
- Klinka D.R., Reimchen T.E., 2002. Nocturnal and diurnal foraging behaviour of brown bears (*Ursus arctos*) on a salmon stream in coastal British Columbia // *Canadian Journal of Zoology*. V. 80. P. 1317–1322.
- Ladle A., Avgar T., Wheatley M., Stenhouse G.B., Nielsen S.E., Boyce M.S., 2019. Grizzly bear response to spatio-temporal variability in human recreational activity // *Journal of Applied Ecology*. V. 56. P. 375–386.
- Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R., 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // *Ecological Monographs*. V. 62. P. 67–118.
- Lesmerises F., Dussault C., St-Laurent M.-H., 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest // *Forest Ecology and Management*. V. 276. P. 125–131.
- Linnell J.D., Boitani L., 2011. Building biological realism into wolf management policy: the development of the population approach in Europe // *Hystrix*. V. 23. P. 80–91.
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., Royle J.A., et al., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one // *Ecology*. V. 83. P. 2248–2255.
- MacKenzie D.I., Bailey L.L., 2004. Assessing the fit of site-occupancy models // *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. V. 9. P. 300–318.
- MacKenzie D.I., Royle J.A., 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort // *Journal of Applied Ecology*. V. 42. P. 1105–1114.
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Royle J.A., Pollock K.H., Bailey L.L., et al., 2006. Occupancy estimation and modeling: Inferring patterns and dynamics of species occurrence. San Diego: Elsevier. 344 p.
- Marcon A., Chiriac S., Corradini A., Pop I.-M., Oliveira T., et al., 2017. Diel activity overlap of wolf and sympatric large mammals as revealed by a camera-trapping survey in the Eastern Carpathians, Romania // 10th Baltic Theriological conference. 27–30 September 2017. Tartu. Estonia. Abstract Booklet. P. 54.
- Meek P.D., Ballard G., Claridge A., Kays R., Moseby K., et al., 2014. Recommended guiding principles for reporting on camera trapping research // *Biodiversity Conservation*. V. 23. P. 2321–2343.
- Mazerolle M.J., 2020. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1. [Электронный ресурс]. Режим досту-

- па: <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.
Дата обновления: 20.03.2023.
- Milda D., Kumar A., Ramesh T., Kalle R., Thanikodi T., 2023. Evaluation of anthropogenic pressure on the occupancy patterns of large mammals in the Western and Eastern Ghats // *Landscape Ecology*. V. 38. P. 409–422.
- Müller J., Wöfl M., Wöfl S., Müller D.W., Hothorn T., et al., 2014. Protected areas shape the spatial distribution of a European lynx population more than 20 years after reintroduction // *Biological Conservation*. V. 177. P. 210–217.
- Niedballa J., Sollmann R., Mohamed A.B., Bender J., Wilting A., 2015. Defining habitat covariates in camera-trap based occupancy studies // *Scientific reports*. V. 5. P. 1–10.
- Niedballa J., Sollmann R., Courtiol A., Wilting A., 2016. camtrapR: an R package for efficient camera trap data management // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 7. P. 1457–1462.
- O'Brien T.G., 2011. Abundance, density and relative abundance: a conceptual framework // *Camera traps in animal ecology: methods and analysis*. O'Connell A.F., Nichols J.D., Karanth K.U. (Eds). New York: Springer. P. 71–96.
- O'Connell A.F., Bailey L.L., 2011. Inference for Occupancy and Occupancy Dynamics // *Camera traps in animal ecology: methods and analysis*. O'Connell A.F., Nichols J.D., Karanth K.U. (Eds). New York: Springer. P. 191–205.
- Oberosler V., Groff C., Iemma I., Pedrini P., Rovero F., 2017. The influence of human disturbance on occupancy and activity patterns of mammals in the Italian Alps from systematic camera trapping // *Mammalian Biology*. V. 87. P. 50–61.
- Oberosler V., Tenan S., Rovero F., 2020. Spatial and temporal patterns of human avoidance by brown bears in a reintroduced population // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. V. 31. P. 148–153.
- Oliveira T., Chiriac S., Corradini A., Marcon A., Pop I.-M., et al., 2017. Factors influencing wolf (*Canis lupus*) detection rate in a camera trapping survey in the Eastern Carpathians, Romania // 10th Baltic Theriological conference. 27–30 September 2017. Tartu, Estonia. Abstract Booklet. P. 59.
- Olson T.L., Squibb R.C., Gilbert B.K., 1998. Brown bear diurnal activity and human use: a comparison of two salmon streams // *Ursus*. V. 10. 547–555.
- Ordiz A., Sæbø S., Kindberg J., Swenson J.E., Støen O.G., 2016. Seasonality and human disturbance alter brown bear activity patterns: implications for circumpolar carnivore conservation? // *Animal Conservation*. V. 20. P. 51–60.
- Ota A., Takagi E., Yasuda M., Hashim M., Hosaka T., et al., 2019. Effects of nonlethal tourist activity on the diel activity patterns of mammals in a National Park in Peninsular Malaysia // *Global Ecology and Conservation*. V. 20. e00772.
- Penteriani V., Delgado M.D.M., Krofel M., Jerina K., Ordiz A., et al., 2018. Evolutionary and ecological traps for brown bears *Ursus arctos* in human-modified landscapes // *Mammal Review*. V. 48. P. 180–193.
- Penteriani V., Lamamy C., Kojola I., Heikkinen S., Bombieri G., et al., 2021. Does artificial feeding affect large carnivore behaviours? The case study of brown bears in a hunted and tourist exploited subpopulation // *Biological Conservation*. V. 254. 108949.
- Penteriani V., López-Bao J.V., Bettega C., Dalerum F., Delgado M., et al., 2017. Consequences of brown bear viewing tourism: A review // *Biological Conservation*. V. 206. P. 169–180.
- R Development Core Team., 2020. R: a language and environment for statistical computing. Vienna; Austria: R Foundation for Statistical Computing [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.R-project.org>. Дата обновления: 20.03.2023.
- Rich L.N., Miller D.A.W., Robinson H.S., McNutt J.W., Kelly M.J., 2016. Using camera trapping and hierarchical occupancy modelling to evaluate the spatial ecology of an African mammal community // *Journal of Applied Ecology*. V. 53. P. 1225–1235.
- Ridout M.S., Linkie M., 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data // *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. V. 14. P. 322–337.
- Ripari L., Premier J., Belotti E., Bluhm H., Breitenmoser C., et al., 2022. Human disturbance is the most limiting factor driving habitat selection of a large carnivore throughout Continental Europe // *Biological Conservation*. V. 266. 109446.
- Rogala J.K., Hebblewhite M., Whittington J., White C.A., Coleshill J., et al., 2011. Human Activity Differentially Redistributes Large Mammals in the Canadian Rockies National Parks // *Ecology and Society*. V. 16 (3). P. 1–24.
- Rovero F., Collett L., Ricci S., Martin E., Spitalè D., 2013. Distribution, occupancy, and habitat associations of the gray-faced sengi (*Rhynchocyon udzungwensis*) as revealed by camera traps // *Journal of Mammalogy*. V. 94. P. 792–800.
- Rovero F., Spitalè D., 2016. Species-level occupancy analysis // *Camera trapping for wildlife research*. Rovero F., Zimmermann F. (Eds). Exeter, UK: Pelagic Publishing. P. 113–149.
- Rovero F., Martin E., Rosa M., Ahumada J.A., Spitalè D., 2014. Estimating species richness and modelling habitat preferences of tropical forest mammals from camera trap data // *PLoS ONE*. V. 9. e103300.
- Rowcliffe M.J., Kays R., Kranstauber B., Carbone C., Jansen P.A., 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 5. P. 1170–1179.
- Rowcliffe M.J., 2019. activity: Animal Activity Statistics. R package version 1.3. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=activity>. Дата обновления: 20.03.2023.
- Salvatori M., Oberosler V., Rinaldi M., Franceschini A., Truschi S., et al., 2023. Crowded mountains: Long-term effects of human outdoor recreation on a community of wild mammals monitored with systematic camera trap-

- ping // *Ambio. A Journal of the Human Environment*. V. 52 (6). P. 1085–1097.
- Sharief A., Joshi B.D., Kumar V., Kumar M., Dutta R., et al., 2020. Identifying Himalayan brown bear (*Ursus arctos isabellinus*) conservation areas in Lahaul Valley, Himachal Pradesh // *Global Ecology and Conservation*. V. 21. e00900.
- Sunde P., Stener S.Ø., Kvam T., 1998. Tolerance to humans of resting lynxes *Lynx lynx* in a hunted population // *Wildlife Biology*. V. 4. P. 177–183.
- Swenson J.E., Sandegren F., Söderberg A., Heim M., Sørensen O.J., et al., 1999. Interactions between brown bears and humans in Scandinavia // *Biosphere Conservation*. V. 2. P. 1–9.
- Taylor A.R., Knight R.L., 2003. Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions // *Ecological Applications*. V. 13. P. 951–963.
- Wearn O.R., Glover-Kapfer P., 2017. Camera-trapping for conservation: a guide to best-practices. WWF Conservation Technology Series 1(1). Woking: WWF-UK. 181 p.
- Zimmermann F., Foresti D., Rovero F., 2016. Behavioural studies // *Camera trapping for wildlife research*. Rovero F., Zimmermann F. (Eds). Exeter, UK: Pelagic Publishing. P. 142–167.

EVALUATION OF THE INFLUENCE OF HUMAN ACTIVITY ON THE SPATIO-TEMPORAL DISTRIBUTION PATTERNS OF LARGE CARNIVORES USING CAMERA TRAPS IN THE CENTRAL FOREST NATURE RESERVE

S. S. Ogurtsov^{1, 2, *}, A. S. Zheltukhin¹

¹Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Nelidovo District, Tver Region, 172521 Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: etundra@mail.ru

The possibilities for assessing the impact of human activity on mammals using camera traps are demonstrated in Russia for the first time, three species of large carnivores taken as examples: the brown bear (*Ursus arctos*), the Eurasian lynx (*Lynx lynx*), and the grey wolf (*Canis lupus*). To do this, a single-season species-level occupancy analysis and an analysis of daily activity were utilized. The study was carried out in 2022 in the territory of the Southern Forestry of the Central Forest Nature Reserve, western European Russia during the period of maximum human activity (July–August). The relative abundance indices of pedestrians, all-terrain vehicles, as well as the distance to villages were used as variables. The maximum predicted occupancy was found for the lynx ($\psi = 0.97$), vs the minimum for the wolf ($\psi = 0.78$). The detection probability was the highest for the brown bear ($p = 0.18$), in contrast to both lynx and wolf (0.08 each). For the lynx and the brown bear, large degrees of overlap of daily activities with pedestrians ($\hat{\Delta}_4 = 0.57$ and $\hat{\Delta}_4 = 0.47$) and all-terrain vehicles ($\hat{\Delta}_4 = 0.51$ and $\hat{\Delta}_4 = 0.41$) were noted, in contrast to those for the wolf ($\hat{\Delta}_1 = 0.37$ and $\hat{\Delta}_1 = 0.35$, respectively). Human activity had no noticeable effect on either the spatial or temporal distribution patterns of the brown bear and lynx. In contrast, the wolf showed a shift in both patterns away from human activity. The combined use of occupancy and daily activity analyses based on data from camera traps is the optimal method for assessing and regulating the human activity in particularly strictly protected natural areas.

Keywords: brown bear, daily activity, ecotourism, grey wolf, lynx, occupancy

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МАССЫ ОПЕРЕНИЯ КРАСАВКИ (*ANTHROPOIDES VIRGO* L. 1758) И СЕРОГО ЖУРАВЛЯ (*GRUS GRUS* L. 1758) (AVES, GRUIFORMES)

© 2023 г. В. Ю. Ильяшенко^а, *, К. Д. Кондракова^а, **

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

*e-mail: valpero53@gmail.com

**e-mail: kondrakova92@gmail.com

Поступила в редакцию 16.07.2023 г.

После доработки 19.08.2023 г.

Принята к публикации 01.09.2023 г.

Ключевые слова: аридные и болотные экосистемы, доли разных типов перьев журавлей

DOI: 10.31857/S0044513423110077, EDN: IBZOWI

Наружные покровы позвоночных животных служат прекрасным модельным объектом для раскрытия закономерностей приспособления систем органов к условиям обитания. Перьевой покров птиц обеспечивает физическое – экотермическое – регулирование теплообмена, уровень которого определяют термоизоляционные и гидрофобные свойства разных типов и размеров перьев, структура и масса оперения и, возможно, жировые отложения (Шилов, 1968).

Обычно выделяют восемь типов перьев, между которыми существует полный набор переходных форм: контурное (*plumae contoure*) – наиболее сложное, основная часть которого представлена плотным опахалом; полупуховое (*semiplumae*) – пуховая часть занимает не менее двух третей опахала; пуховое (*plumae*) – опахало полностью пуховое; пух (*plumae*) – лишен стержня, бородки первого порядка прикреплены непосредственно к очину пера; порошок пух (*pulviplumae*) – растет постоянно, так как апикальные части бородок все время обламываются, образуя подобную тальку пудру; кисточковое (*plumae penicilliformes*) – располагается в области копчиковой железы и выполняет роль “фитиля”; нитевидное (*filoplumae*) – с длинным стержнем, покрытым короткими редкими бородками на вершине; щетинка (*setae*) – имеет жесткий стержень, иногда с короткими бородками в его основании. У опахала контурного пера выделяют верхнюю контурную часть (*pars pennacea*) и нижнюю пуховую (*pars plumacea*). У контурного, полупухового и пухового перьев может быть дополнительное перо (*hypoplumae*). Оно имеет стержень, который крепит-

ся на внешнем крае отверстия (*umbilicus superior*) на стержне основного пера, и пупочный пух (*hypoplumae*) – стержень отсутствует, бородки крепятся к краям этого отверстия (Чернова и др., 2006; Lucas, Stettenheim, 1972).

Оперение птиц выполняет функцию барьера между кожей и окружающей средой, контролирует, в том числе, теплообмен и препятствует проникновению воды. Перья каждого типа выполняют собственную функцию. Вершины контурных и полупуховых перьев формируют обтекаемый силуэт птицы. Пуховые части контурного пера, полупуховое перо, дополнительное перо и пупочный пух, пуховые перья и пух обеспечивают терморегуляцию и служат демпфером, предотвращающим смыкание контурных перьев с кожей при физической нагрузке на них (Prum, Brush, 2002). Птицы, живущие в более теплом сухом климате, по-видимому, могут за счет оперения уменьшить поглощение тепла, чтобы предотвратить его проникновение на кожу, или повысить теплоотдачу от тела в окружающую среду за счет изменения структуры оперения (Walsberg, 1988; Walsberg, King, 1978).

До настоящего времени, даже в обобщающих монографиях и фундаментальных сводках, содержатся лишь общие сведения о том, что масса оперения обычно составляет около 5–7% от общей массы тела (Dorst, 1985). Дементьев (1940) приводит сведения о массе тела и оперения у 44 видов птиц, у которых доля массы оперения составляет 5–10% от массы тела. Turček (1966) исследовал оперение у 91 вида, представляющих 34 семей-

ства, и определил, что доля массы оперения составляет 4–11% от массы тела.

По нашим данным, доля массы оперения у 56 видов птиц варьирует от 4.4 до 16.9%, при этом она может различаться у одного и того же вида в два раза в зависимости от сезона года, стадии линьки, жировых накоплений и степени наполнения пищеварительного тракта. Нами выявлены следующие тенденции. (1) Относительная масса оперения меньше у видов из группы птиц, predisposed к обильному накоплению подкожного жира. Среди изученных видов водных и околоводных птиц наименьшую массу оперения имеют чомга (*Podiceps cristatus* L. 1758), хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* L. 1758) и лысуха (*Fulica atra* L. 1758), т.е. сугубо гидрофильные виды со значительным накоплением подкожного жира. (2) У околоводных видов с меньшим накоплением жира – цапель (*Ardea* sp.), чаек (*Larus* sp.) и крачек (*Chlidonias* sp., *Sterna* sp.) – масса оперения в полтора-два раза больше. Такое же соотношение и среди куликов – минимальные значения у влаголюбивых – лесного дупеля (*Gallinago megala* Swinhoe 1861) и азиатского бекаса (*G. stenura* Bonaparte 1830), что в полтора раза меньше, чем у жителя полей и лугов чибиса (*Vanellus vanellus* L. 1758). В других группах птиц (3) наименьшие показатели относительной массы оперения у лесных видов – дятлообразных (*Picus* sp., *Junco* sp.), (4) наибольшие – у активно летающих представителей дневных хищных птиц (*Falco* sp.), сов (*Asio* sp.) и козодоев (*Caprimulgus* sp.) (Юдин и др., 2005).

125 видов птиц, обитающих преимущественно в странах Восточной Европы, ранжировали по пяти группам местообитаний: наземные (редко встречающиеся с водой); прибрежные (живущие в местообитаниях водно-болотных угодий, таких как болота и осоки); околоводные – кулики (перемещаются выше и вокруг поверхности воды), плавающие (плавают на воде, но не ныряют) и ныряющие (долго задерживаются под поверхностью воды) (Osvath et al., 2017). Выяснено, что среда обитания влияет на массу (г/см^2) оперения и плотность типов пера (шт./ см^2) на разных сторонах тела. Виды разделили на резидентов Восточной Европы и мигрирующих в теплый климат Африки. Плотность оперения на спинной стороне, а также плотность пуха и полупуховых перьев на обеих сторонах тела указывали на их большую плотность у видов резидентов, зимующих в холодном климате. Плотность пуховых и полупуховых перьев на брюшной стороне тела у этих видов больше, чем на спинной. Общая плотность оперения и плотность различных типов перьев тела увеличивается от наземных до водных

птиц, с промежуточным значением у представителей прибрежных и болотных биотопических групп. Таким образом, среда обитания влияет и на плотность водоотталкивающих контурных перьев, и на термоизоляционный пуховый слой. У плотоядных и растительноядных групп птиц корм обуславливает разный уровень синтеза кератина во время роста пера. Это влияет на общую плотность оперения так же, как и на плотность пуховых и полупуховых перьев. Виды, питающиеся объектами с высоким содержанием животного белка, имеют более высокую плотность этих типов пера, в т.ч. на спинной стороне, чем виды с низким содержанием растительного белка. При сравнительном анализе изученных параметров массы и плотности оперения выявлено, что серый журавль (*Grus grus* L. 1758), отнесенный к прибрежным видам, сходен с некоторыми представителями околоводных и водоплавающих птиц. Авторы подчеркивают, что их видовой пул охватывает адаптированных к холоду птиц умеренного пояса, а функции терморегулирования оперением у птиц, обитающих в жарком климате, остаются неизученными.

Малоизвестно и распределение общей массы оперения по участкам тела – птерилиям. Особый интерес представляет масса оперения на верхней и нижней сторонах туловища, требующих наиболее эффективной терморегуляции.

Такая информация без разделения на типы перьев приведена для семи видов журавлей (*Gruidae* Vigors 1825), содержащихся в питомнике Окского заповедника (Кашенцева, 1998), у лысухи, вертишейки (*Junx torquilla* L. 1758) и каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina* Temminck 1829) (Юдин и др., 2006). У лысухи, если исключить из расчетов массу контурных перьев головы, крыла и рулевых, доля оперения на грудной птерилии составляет 41.5% от оперения всего туловища, в то время как у каменки-плясуньи – 27.4%, а у вертишейки – 17.8%. Общая доля массы оперения на вентральной стороне туловища лысухи, которая большую часть времени погружена в воду и имеет значительный слой подкожного жира, составляет 79.9%, а доля оперения на этой стороне тела у сухопутных каменки – 58.3% и вертишейки – 54.5%.

Распределение массы пуха и пуховых перьев по телу птиц описано лишь в одной статье (Юдин и др., 2006). Это распределение не всегда совпадает с таковым для контурных перьев, особенно у водоплавающих птиц, у которых пух может присутствовать как между перьями птерилий, так и на аптериях. В общей массе оперения лысухи доля пуха и пуховых перьев составляет 6.7%. При этом на крестце доля таких пуховых структур до-

стигает половины массы оперения этой птерилии, на спинной, бедренной и голенной птерилиях — одной трети, а на вентральной стороне туловища в 23 раза меньше массы контурных перьев.

Таким образом, у водоплавающих птиц доля контурных перьев на вентральной стороне туловища больше, а пуха и пуховых перьев меньше, чем на дорсальной стороне. Подкожный жир и плотное оперение на нижней стороне туловища, а также большее количество пуха на верхней стороне обеспечивают эффективную наружную терморегуляцию. У изученных сухопутных видов птиц такие яркие различия в распределении оперения не наблюдаются.

В этой связи представляет интерес сравнительный анализ элементов оперения близкородственных сухопутных видов, проводящих сезон размножения в разных климатических зонах и местообитаниях.

Для исследования нами выбраны виды журавлей, у которых ожидаемые различия в структуре оперения могут быть отчетливо выражены: красавка (*Anthropoides virgo* L. 1758), обитатель аридной зоны, и серый журавль, населяющий болота преимущественно лесной зоны, вплоть до лесотундры.

Климатические условия их мест обитания принципиально различаются. К примеру, в Калмыкии, гнездовой части ареала красавки, в июле средние температуры днем достигают +34°C, абсолютный максимум +44°C, ночью +24°C, количество осадков 36 мм, относительная влажность воздуха 45%, в отдельные дни 20% и ниже. В Архангельской обл., северном крае ареала серого журавля, средняя температура в июле днем достигают +21°C, ночью +14°C, абсолютный минимум –5°C, количество осадков 51 мм, относительная влажность воздуха 75%. Очевидно, что такая разница в условиях обитания должна отражаться на структуре перьевого покрова сравниваемых видов.

Обе особи журавлей обнаружены в начале мая 2022 г. Красавку нашли в группе мертвых особей в Крыму, погибших в результате отравления пестицидами (Ильяшенко и др., 2023). Серого журавля обнаружили в Ставропольском крае. Он погиб, вероятно, от последствий заболевания птичьим гриппом на зимовке в Израиле и ослаб во время миграции.

Во время линьки оба вида питаются насекомыми, т.е. уровень синтеза кератина во время роста пера у них сходный. Оба — дальние мигранты и зимуют в подавляющем большинстве случаев в аналогичных климатических условиях. Масса

птицы зависит от пола, возраста особи, сезона года, наполнения пищеварительного тракта и упитанности, а на массу оперения влияют его влажность, загрязненность, степень изношенности и состояние линьки. Оба журавля не линяли, были без жировых запасов и с пустыми желудками. Оперение без загрязнения. Это позволило оценить реальное соотношение массы тела и элементов оперения у этих птиц в весенний период.

Тушки журавлей просушили в открытом помещении в течение нескольких часов, затем взвесили с помощью пружинного безмена. Масса красавки составила 2.8 кг, серого журавля — 5.1 кг. Оперение ощипывали и взвешивали по птерилиям. Массу порций контурных, пуховых перьев и пуха определяли на цифровых весах марки JVN (Китай) с погрешностью взвешивания менее 0.1 г. Структурные элементы оперения взвешивали по частям: покровную часть — контурные и полупуховые перья; пуховую часть — пуховые перья и пух. В питомнике Окского заповедника с дорсальной и вентральной сторон туловища взяли по 10 экз. каждого из двух размерных рядов пуха, пуховых перьев и пуховой части полупуховых перьев и измерили металлической мерной линейкой.

Результаты взвешиваний показали, что масса контурных перьев соответствовала размерам тела. У серого журавля она в два раза больше, чем у красавки, но у обоих видов распределена по телу относительно одинаково (табл. 1).

Принципиальные различия отмечены в распределении массы пуха и пуховых перьев (табл. 2). У серого журавля — обитателя холодных и влажных мест обитания — доля этого опушения на дорсальной стороне и на ногах в несколько раз больше, чем у красавки.

При этом у серого журавля на вентральной стороне туловища доля опушения значительно больше, чем на дорсальной (табл. 3). В гнездовой и предотлетный периоды он живет в условиях холодных мелководий болот, во влажном после дождя или росы высокотравье, а порой и в условиях наземных заморозков с образованием инея. Очевидно, что именно такое распределение опушения обеспечивает эффективную терморегуляцию у этого холодо- и влагоустойчивого вида.

У красавки, наоборот, обилие пуха и пуховых перьев на вентральной стороне туловища в три раза меньше, чем на дорсальной и в два раза меньше, чем у серого журавля. На дорсальной стороне туловища красавки опушения почти в полтора раза больше, чем у серого журавля.

По длине и доле разных типов опушения на контурных перьях эти виды также различаются.

Таблица 1. Распределение контурных перьев по телу красавки и серого журавля

| Участок тела, показатель | Красавка | | Серый журавль | |
|---|----------|---------|---------------|---------|
| | масса, г | доля, % | масса, г | доля, % |
| Голова | 2.3 | 2.2 | 2.9 | 1.1 |
| Шея | 8.6 | 8.1 | 15.5 | 6.1 |
| Вентральная часть туловища | 5.3 | 5.0 | 22.2 | 8.7 |
| Дорсальная часть туловища | 16.5 | 15.4 | 41.8 | 16.3 |
| Крылья | 67.3 | 63.1 | 154.3 | 60.2 |
| Ноги | 1.9 | 1.7 | 8.9 | 3.5 |
| Хвост | 4.8 | 4.5 | 10.5 | 4.1 |
| Всего | 213.4 | 100 | 512.2 | 100 |
| Доля контурных перьев (%) от массы тела | 7.6 | | 10.0 | |
| массы всего оперения | 88.3 | | 85.2 | |

Таблица 2. Распределение пуха и пуховых перьев по телу красавки и серого журавля

| Участок тела, показатель | Красавка | | Серый журавль | |
|--|----------|---------|---------------|---------|
| | масса, г | доля, % | масса, г | доля, % |
| Шея | 6.6 | 23.4 | 9.8 | 11.0 |
| Вентральная сторона туловища | 6.6 | 23.4 | 17.6 | 19.8 |
| Дорсальная сторона туловища | 2.4 | 8.5 | 22.4 | 25.2 |
| Крылья | 10.6 | 37.6 | 25.2 | 28.3 |
| Ноги | 2.0 | 7.1 | 14.0 | 15.7 |
| Всего | 28.2 | 100 | 89.0 | 100 |
| Доля пуха и пуховых перьев (%) от массы всего оперения | 11.7 | | 14.8 | |

Таблица 3. Распределение пуха и пуховых перьев по туловищу красавки и серого журавля

| Участок туловища, показатель | Красавка | | Серый журавль | |
|--|----------|---------|---------------|---------|
| | масса, г | доля, % | масса, г | доля, % |
| Вентральная сторона | 6.6 | 26.7 | 17.6 | 56.0 |
| Дорсальная сторона | 2.4 | 73.3 | 22.4 | 44.0 |
| Всего | 9.0 | 100 | 40.0 | 100 |
| Доля пуха и пуховых перьев (%) от массы тела | 1.0 | | 1.7 | |
| массы всего оперения | 11.7 | | 14.8 | |

Таблица 4. Распределение пуховой части на опахалах контурных перьев туловища красавки и серого журавля

| Участок туловища, длина (см) опахала контурного пера | Пуховая часть опахала контурного пера | | | |
|---|---------------------------------------|-----------|----------------|-----------|
| | красавки | | серого журавля | |
| | длина, см | доля, % | длина, см | доля, % |
| Вентральная сторона, 7–9 см | 1.0–2.0 | 13.8–25.0 | 1.5–2.0 | 21.4–28.6 |
| Дорсальная сторона, 12–15 см | 3.0 | 19.0–21.4 | 6.0 | 52.2–53.6 |

У красавки доля пуховой части опахала контурного пера на разных по размеру перьях дорсальной и вентральной сторон примерно равная. Длина пуховой части на дорсальной стороне у серого журавля в два раза больше, чем у красавки и доля этой части пера в полтора–два раза больше, чем на вентральной стороне (табл. 4). У серого журавля дополнительное пуховое перо, как правило, превышает 2 см. У красавки на контурном пере присутствует преимущественно пупочный пух, а дополнительное перо обычно не превышает 1 см.

В Калмыкии, где в особо жаркие дни температура в приземных слоях воздуха может достигать +60°C, терморегуляция на вентральной стороне туловища красавки, вероятно, обеспечивается необильным опушением и активной пилomotorной реакцией – подъемом и опусканием контурных перьев, для проветривания толщи оперения. Обилие опушения на дорсальной стороне препятствует перегреву туловища от сильной инсоляции. В наиболее жаркие полуденные часы в июле группы неполовозрелых и не участвующих в размножении особей довольно часто взлетают и кружат на высоте в несколько сот метров, где температура значительно ниже. Серый журавль такой прием не использует.

У красавки, живущей в гнездовой период в жарком сухом климате, доля пуховых структур на вентральной стороне туловища меньше, чем на дорсальной. Это позволяет лучше вентилировать толщу оперения и повышать теплоотдачу от тела в окружающую среду. Большая доля пуховых структур на дорсальной стороне препятствует проникновению тепла на кожу.

У серого журавля, гнездящегося в сырых местообитаниях умеренного и холодного климата, доля пуховой части на контурных перьях на дорсальной стороне туловища в два раза больше, чем на вентральной. Доля массы пуховых структур немногим больше на вентральной стороне, и об-

щая масса в несколько раз больше, чем у красавки, что способствует сохранению тепла туловища.

Выявленные особенности структуры перьевого покрова демонстрируют у изученных представителей разных экологических групп птиц целенаправленные морфологические приспособления к их функционированию в климатических условиях и типах местообитаний в гнездовой части ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дементьев Г.П., 1940. Птицы // Руководство по зоологии. Отв. ред. Матвеев Б.С. Т. VI. М.-Л.: Изд. АН СССР. 856 с.
- Ильяшенко В.Ю., Прокопов Г.А., Гринченко А.Б., Кондракова К.Д., Ильяшенко Е.И., 2023. Отравление журавлей в Республике Крым весной 2022 г. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 17. С. 173–177.
- Кашенцева Т.А., 1998. Структура и смена оперения у журавлей. Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ Природы. 159 с.
- Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Перфилова Т.В., 2006. Архитектоника пера и ее диагностическое значение. Теоретические основы современных методов экспертного исследования. М.: Наука. 100 с.
- Шилов И.А., 1968. Регуляция теплообмена у птиц (эколого-физиологический очерк). М.: МГУ. 252 с.
- Юдин В.Г., Ильяшенко В.Ю., Юдина Е.В., 2005. Материалы по массе перьевых покровов и кожи некоторых видов птиц // Орнитология. Вып. 32. С. 164–167.
- Юдин В.Г., Ильяшенко В.Ю., Юдина Е.В., 2006. К материалам о массе наружных покровов птиц // Орнитология. Вып. 33. С. 224–228.
- Dorst J., 1985. "Plumage" / Campbell B. & Lack E. (Eds) // A Dictionary of Birds. Calton & Vermillion. P. 470–472.
- Lucas A.M., Stettenheim P.R., 1972. Avian Anatomy: Integument // Agricultural Handbook 362. Part I. 340 p.
- Osvath G., Daubner T., Dyke G., Fuisz T.I., Nord A., Penzes J., Vargancsik D., Vagasi C.I., Vincze O., Pap P.L., 2017. How feathered are birds? Environment predicts both the mass and density of body feathers // Functional Ecology. 32 (3). P. 1–54.

Prum R.O., Brush A.H., 2002. The evolutionary origin and diversification of feathers // *Quarterly Review of Biology*. 77. P. 261–295.

Turček F.J., 1966. On plumage quantity in birds // *Ekologia Polska (Ser. A)*. № 14. P. 617–633.

Walsberg G.E., 1988. Heat flow through avian plumages: The relative importance of conduction, convection, and radiation // *Journal of Thermal Biology*. 13. P. 89–92.

Walsberg G., King J.R., 1978. The relationship of the external surface area of birds to skin surface area and body mass // *Journal of Experimental Biology*. 76. P. 185–189.

A COMPARATIVE ANALYSIS OF THE PLUMAGE MASS OF THE DEMOISELLE CRANE (*ANTHROPOIDES VIRGO* L. 1758) AND THE EURASIAN CRANE (*GRUS GRUS* L. 1758) (AVES, GRUIFORMES)

V. Yu. Ilyashenko¹, *, K. D. Kondrakova¹, **

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

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

***e-mail: kondrakova92@gmail.com*

The distribution of the mass of both down and down feathers along the pterilia of the Demoiselle crane and the Eurasian crane has been described for the first time. Fundamental differences in the plumage structure of these closely related species living in the summer in different climatic zones have been revealed. On the ventral side of the body of the Eurasian crane, the proportion of down and down feathers is significantly greater than on the dorsal side, whereas the proportion of the downy part of the contour feather vane is 1.5 to 2 times less. The additional down feather exceeds 2 cm, as a rule. Such a distribution of fluff ensures effective thermoregulation in this cold- and moisture-resistant species. In the Demoiselle crane, the abundance of down and down feathers on the ventral side of the body is 3 times less than on the dorsal side and 2 times less than in the Eurasian crane. On the dorsal side of the body, the proportion of fluff is almost 1.5 times greater than that of the Eurasian crane. The proportion of the downy part of the contour feather vane on feathers of different sizes on the dorsal and ventral sides is approximately the same. The contour feather contains predominantly umbilical fluff. Such a structure of the integument on the ventral side of the body allows the Demoiselle Crane, an inhabitant of hot climates, to better ventilate the thickness of the plumage and to increase the heat transfer of the body to the environment. The large proportion of downy structures on the dorsal side prevents heat from penetrating the skin.

Keywords: arid and swampy ecosystems, proportions of different types of crane feathers

РЕЦЕНЗИЯ

ЭНЦИКЛОПЕДИЯ КЛАДОЦЕР ПАЛЕАРКТИКИ. РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ ПОД РЕДАКЦИЕЙ Н.М. КОРОВЧИНСКОГО И А.А. КОТОВА “ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA: CLADOCERA) СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ”, В ДВУХ ТОМАХ. Т. 1. “ОБЩАЯ ЧАСТЬ”, АВТОРЫ Н.М. КОРОВЧИНСКИЙ, А.А. КОТОВ, А.Ю. СИНЕВ, О.С. БОЙКОВА И Н.Н. СМИРНОВ. М.: ТОВАРИЩЕСТВО НАУЧНЫХ ИЗДАНИЙ КМК, 2021, 481 с. Т. 2. “СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ”, АВТОРЫ Н. М. КОРОВЧИНСКИЙ, А.А. КОТОВ, А.Ю. СИНЕВ, А.Н. НЕРЕТИНА И П.Г. ГАРИБЯН. М.: ТОВАРИЩЕСТВО НАУЧНЫХ ИЗДАНИЙ КМК, 2021, 544 с.

ENCYCLOPEDIA OF PALEARCTIC CLADOCERANS: A REVIEW OF THE TWO-VOLUME MONOGRAPH EDITED BY N.M. KOROVCHINSKY AND A.A. KOTOV “CLADOCERANS (CRUSTACEA: CLADOCERA) OF NORTHERN EURASIA”. V. 1. INTRODUCTIVE PART (MORPHOLOGY, BIOLOGY AND ECOLOGY), AUTHORS N.M. KOROVCHINSKY, A.A. KOTOV, A.Yu. SINEV, O.S. BOIKOVA AND N.N. SMIRNOV. MOSCOW: KMK SCIENTIFIC PUBLISHERS, 2021, 481 p. V. 2. SYSTEMATIC PART, AUTHORS N.M. KOROVCHINSKY, A.A. KOTOV, A.YU. SINEV, A.N. NERETINA AND P.G. GARIBYAN. MOSCOW: KMK SCIENTIFIC PUBLISHERS, 2021, 544 p.

© 2023 г. В. Р. Алексеев*

*Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1,
Санкт-Петербург, 199034 Россия*

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

DOI: 10.31857/S004451342311003X, EDN: UYFMPQ

Академически изданная монография представляет собой детальнейшее руководство по всестороннему изучению клadoцер — ведущей группы лимнофауны континентальных водоемов северных и умеренных широт Евразии (рис. 1). Монография была подготовлена группой московских исследователей, прежде всего систематиков ветвистоусых ракообразных. Как по сути своей, так и по значению для современной отечественной и мировой зоологической науки авторский коллектив лучше всего может быть охарактеризован таким понятием, как научная школа. Основатель ее и один из авторов первого тома профессор Николай Николаевич Смирнов (1928–2019) был, в свою очередь, учеником и последователем известного гидробиолога и зоолога Ф.Д. Мордухай-Болтовского, а через него был связан научной традицией с крупнейшим отечественным зоологом беспозвоночных В.А. Догелем, кафедру кото-

рого в Санкт-Петербургском университете Мордухай-Болтовской окончил в 1922 г. Авторам книг отчетливо свойствен научный подход с энциклопедическим знанием предмета, а также проникновением в самую его суть. Эти черты напоминают о времени расцвета российской зоологической науки, которое пришлось на начало прошлого века и привело к появлению таких имен, как И.П. Павлов, И.Л. Мечников, Н.К. Кольцов, К.И. Скрябин, А.Н. Северцов и многих других, завоевавших авторитет России в области биологии.

Первый том рецензируемой книги содержит практически все, что к настоящему моменту известно об эмбриологии, морфологии, зоогеографии, эволюции и прочих сторонах биологии ветвистоусых ракообразных, причем не в общем плане, а по основным таксономическим группам. Это дает читателям возможность получить путем аппроксимации необходимую биологическую



Рис. 1. Внешний вид двух томов монографии “Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии”.

информацию практически для всех таксонов кладоцер, обитающих в обширной части Палеарктики. Эта информация изложена в 15 главах, большая часть которых детально структурирована, что заметно упрощает поиск необходимых сведений. Объем рецензии не позволяет полностью охарактеризовать все 15 разделов, поэтому остановлюсь на двух крупнейших главах — 7 “Размножение, развитие и рост” (автор О.С. Бойкова) и 8 “Образ жизни, поведение, пространственное распределение, отношение к факторам среды” (автор Н.М. Коровчинский), которые вместе составили около четверти объема основного текста первого тома. Еще две небольшие главы, подготовленные А.А. Котовым, — 9 “Ископаемые Cladocera” и 12 “Генетические исследования” — следует упомянуть, поскольку эти темы впервые описываются в отечественных изданиях по этой группе ракообразных. В главе 7 детально освещаются такие важные вопросы биологии кладоцер, как цикли-

ческий партеногенез, смена способов размножения и факторы, его обуславливающие, овогенез, формирование яйцевых оболочек у субитанных и покоящихся яиц; подробно рассматриваются развитие яиц этих типов, механизм диапаузы и связанные с ней адаптации жизненного цикла. Еще шире представлены описания биологии и экологии ветвистоусых ракообразных в главе 8, в которой анализируются различные аспекты пространственного, временного и вертикального распределения ракообразных этой группы в водоемах различного типа, подробно описываются абiotic факторы среды, влияющие на жизненные циклы кладоцер, в т.ч. температура, содержание кислорода, соленость, активная реакция среды, содержание минеральных веществ и т.д. Отдельно рассмотрены такие важные жизненные функции кладоцер, как питание, включая пищевой спектр у разных видов, скорость фильтрации, конкурентные отношения, воздействие паразитов, симбионтов и

тому подобные биотические отношения в водной среде, в т.ч. стратегии избегания позвоночных и беспозвоночных хищников. В главе 9 представлен сравнительно небольшой достоверный материал о сохранившихся остатках ископаемых кладоцер. Самые древние образцы датированы возрастом 47 млн лет тому назад. Сроки происхождения надвидовых таксонов определены при использовании молекулярных часов. Весьма показательно, что дифференциация родов Daphniidae произошла уже в мезозое (не позднее 145 млн лет тому назад). В главе 12 автор подробно и в то же время достаточно компактно излагает основные достижения в области изучения ветвистоусых ракообразных современными молекулярно-генетическими методами. Следует упомянуть, что наиболее значимые результаты в этой области среди российских исследователей последних лет относятся именно к работам А.А. Котова и его учеников. Две последние главы, “Систематика Cladocera” и “Фауногенез и географическое распространение” (автор Н.М. Коровчинский), во многом представляют собой переход к содержанию второго тома и являются его теоретической основой.

Том второй “Систематическая часть” открывается кратким описанием надотряда Cladocera. Следует приветствовать возвращение в научный обиход отечественной науки названия Cladocera в качестве надотряда, которое ранее было подвергнуто незаслуженной критике и устранено из системы как сборный полифилетический отряд. Теперь оно вновь было использовано в системе ветвистоусых раков, но на более высоком уровне. Авторы вернулись и к ряду других традиционных названий высоких таксонов, ранее измененных в соответствии с предложениями Я.И. Старобогатова (Старобогатов, 1986) по повышению уровня ряда семейств ракообразных и унификации наименований этих отрядов путем добавления латинского окончания – formes. Так, во втором томе этой книги вновь образован отряд Stenopoda (ранее в некоторых ключах у этих же авторов семейства данного отряда составляли часть отряда Daphniiformes – Смирнов, 1994). В отряд вновь включены традиционные семейства Holopediidae Sars 1865, Sididae Baiard 185, а также сравнительно новое семейство Pseudopenilidae Korovchinski et Sergeeva 2008.

Отряд Anomopoda Sars 1865 теперь разделен на два подотряда (ключи для подотрядов нет, вместо него приведены краткие описания). Выделенный новый подотряд Aradopoda Kotov 2013 также не содержит ключа для содержащихся в нем семейств Daphniidae Straus 1820 и Moinidae Goulden 1968, вместо ключа приведены краткие описания данных семейств. Второй подотряд Radopoda Dumont et Silva-Briano 1998 включает представителей 10 семейств. В книге для определения всех 12 семейств отряда приведен общий ключ, что, на

мой взгляд, несколько снижает таксономический смысл выделения двух выше упомянутых подотрядов. Родовые и видовые ключи внутри рассмотренных во втором томе семейств выполнены на высоком таксономическом уровне, описания видов проиллюстрированы рисунками отличного качества. Крупнейшим родом отряда является род *Daphnia* с 37 видами для Северной Евразии. Определение видов этого рода усложняется из-за склонности многих его представителей к межвидовой гибридизации. В определителе имеются ключи в т.ч. и для гибридов. Весьма существенная роль в систематике и таксономии этого рода принадлежит морфологическим различиям у самцов, что ранее практически не использовалось в отечественной литературе. Всего в отряд вошли 53 рода, он наиболее богат таксонами видового уровня и включает большинство так называемых массовых видов зоопланктона в водоемах лимнического типа.

Отряд Onychopoda Sars 1865, включающий почти исключительно хищные формы кладоцер, подразделяется на три семейства. Он состоит из сравнительно небольшого количества видов, объединяющихся в 10 родов. Род *Polyphemus* длительное время включал в себя один космополитический вид *P. pediculus* (L. 1758). В настоящее время результаты исследований, полученных при использовании молекулярно-генетических методик, позволяют предположить, что этот вид состоит из букета видов-близнецов. Тем не менее, до появления надежных морфологических описаний, родовой ключ *Polyphemus* содержит лишь два вида, описанных в этом томе.

Заключающий книгу отряд Naplopoda Sars 1865 содержит одно семейство и один род *Leptodora*, длительное время считавшийся монотипичным, однако, как и в случае с *Polyphemus*, единственный вид *L. kindtii* (Fokke 1844) сейчас разделен как минимум на два вида и ожидается дальнейшее дробление его на основе молекулярно-генетической диверсификации. Исследования, проведенные в Японии с использованием молекулярно-генетических методов, выявили значительные различия между популяциями *L. kindtii*, обитающими в озерах Бива и Сува.

В целом, в определителе даны описания и ключи к 287 видам из 74 родов, объединяемых в 16 семейств и 4 подотряда кладоцер. Это заметно превышает число таксонов, представленных в предшествующем определителе Мануйловой (1964), который тоже содержит описания видов (164 вида, 51 род, 8 семейств). Последний по времени опубликования Определитель зоопланктона Европейской части России, в котором раздел ветвистоусых раков был подготовлен этой же группой исследователей (Котов и др., 2010), также давал возможность определения меньшего числа видов.

К тому же он не содержит описания морфологии конкретных видов, что снижает его таксономические возможности. Точность определения, обусловленная более широким набором морфологических признаков в определителе 2021 г., несомненно выше таковой всех предшествовавших отечественных изданий, а иллюстрации и описания заметно информативнее, чем во всех определителях предыдущих лет, включая зарубежную литературу. Таким образом, с учетом таксономической ценности, рецензируемая книга существенно превосходит все ранее изданное по фауне кладоцер Евразии. Мне не известно ни одно зарубежное издание по систематике и таксономии кладоцер Евразии, которое могло бы с ним сравниться.

Книги прекрасно изданы, напечатаны на мелованной бумаге, помещены в твердые переплеты, содержат крупные и четкие иллюстрации. Текстовый материал детально структурирован по разделам, оба тома снабжены указателями латинских названий организмов, оглавление книг име-

ет английский перевод. Жаль, что английский перевод не распространился на подписи к рисункам и на определительные ключи, в особенности для второго тома, что расширило бы востребованность книг иностранными специалистами. С другой стороны, это может и поспособствует скорейшему переводу и изданию монографии на английском языке, чего она явно заслуживает и что, несомненно, принесло бы значительную пользу мировой науке в этой области зоологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мануйлова Е.Ф.*, 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Определители по фауне СССР. Т. 88. М.-Л.: Наука. 372 с.
- Старобогатов Я.И.*, 1986. Система ракообразных // Зоологический журнал. Т. 65. № 12. С. 1769–1781.
- Котов А.А., Синев А.Ю., Глаголев С.М., Смирнов Н.Н.*, 2010. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera). В книге под редакцией В.Р. Алексеева и С.Я. Цалюхиной Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. С. 151–276.