

Том 103, Номер 1

ISSN 0044-5134

Январь 2024



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 1, 2024

Первая находка <i>Branchinecta orientalis</i> G.O. Sars 1901 (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca) в Западной Сибири <i>Я. С. Пяткова, Д. М. Безматерных</i>	3
Nine new species of the genus <i>Oligaphorura</i> Bagnall 1949 (Collembola, Onychiuridae) from Russia <i>Yu. B. Shveenкова, M. D. Antipova, A. B. Babenko</i>	8
Новый вид щетинохвосток рода <i>Ditrigoniophthalmus</i> Kaplin (Microcoryphia, Machilidae) из Алтайского края <i>В. Г. Каплин</i>	33
Методические аспекты использования показателя частоты встречаемости для анализа ихтиоценозов на примере ихтиофауны прибрежной зоны Балтийского моря <i>С. В. Шибает*</i>	40
Результаты учетов чибисов (<i>Vanellus vanellus</i> , Charadriiformes) на Олонецких полях Карелии (Северо-Запад России) в 1993–2023 гг. <i>С. А. Симонов, А. В. Артемьев, Н. В. Лапшин, А. О. Толстогозов, М. В. Матанцева</i>	47
Состояние российской популяции северной олуши (<i>Morus bassanus</i> , Sulidae, Aves) и определяющие его факторы <i>А. В. Ежов, Ю. В. Краснов</i>	53
К истории распространения снегирей (<i>Pyrrhula</i> , Passeriformes, Aves) <i>В. Е. Ивушкин</i>	59
Пространственная организация ассоциаций кабана (<i>Sus scrofa ussuricus</i>) при влиянии охот тигра (<i>Panthera tigris altaica</i>) в Центральном Сихотэ-Алине <i>В. А. Зайцев</i>	85
Травматизм черепа волка (<i>Canis lupus</i> , Canidae, Carnivora) центра европейской части России <i>П. Н. Кораблев, Н. П. Кораблев, М. П. Кораблев</i>	104
Краткое сообщение К фауне гельминтов большого баклана (<i>Phalacrocorax carbo</i>) Ладожского озера (Северо-Запад России) <i>Г. А. Яковлева</i>	116

Contents

Volume 103, № 1, 2024

The first record of <i>Branchinecta orientalis</i> G.O. Sars 1901 (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca) in western Siberia	
Y. S. Pyatkova, D. M. Bezmaternykh	3
Nine new species of the genus <i>Oligaphorura</i> Bagnall 1949 (Collembola, Onychiuridae) from Russia	
Yu. B. Shveenkov, M. D. Antipova, A. B. Babenko	8
A new species of bristletail of the genus <i>Ditrigoniophthalmus</i> Kaplin (Microcoryphia, Machilidae) from the Altai region	
V. G. Kaplin	33
Methodological aspects of using the frequency of occurrence indicator for an analysis of ichthyocenoses, the ichthyofauna of the Baltic Sea coastal zone taken as an example	
S. V. Shibaev	40
Census results of the Northern Lapwing (<i>Vanellus vanellus</i> , Charadriiformes) on the Olonets fields of Karelia, northwestern Russia in 1993–2023	
S. A. Simonov, A. V. Artemyev, N. V. Lapshin, A. O. Tolstoguzov, M. V. Matantseva	47
Current state and development factors of northern gannet (<i>Morus bassanus</i> , Sulidae, Aves) colonies in the Russian sector of the Barents Sea	
A. V. Ezhov, Yu. V. Krasnov	53
On the distributional history of bullfinches (<i>Pyrrhula</i> , Passeriformes, Aves)	
V. E. Ivushkin	59
The spatial organization of wild boar (<i>Sus scrofa ussuricus</i>) associations under the impact of the tiger (<i>Panthera tigris altaica</i>) in the central Sikhote-Alin Mountains, Russian Far East	
V. A. Zaitsev	85
Traumatism of grey wolf (<i>Canis lupus</i> , Canidae, Carnivora) skulls in the center of the European part of Russia	
P. N. Korablev, N. P. Korablev, M. P. Korablev	104
Brief Communication	
On the helminth fauna of the Great Cormorant, <i>Phalacrocorax carbo</i> , in Lake Ladoga, northwestern Russia	
G. A. Yakovleva	116

УДК 592:593.3

ПЕРВАЯ НАХОДКА *BRANCHINECTA ORIENTALIS* G.O. SARS 1901 (CRUSTACEA, BRANCHIOPODA, ANOSTRACA) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. Я. С. Пяткова^{a, b, *}, Д. М. Безматерных^{b, **}

^aАлтайский филиал ФГБНУ “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии” (“АлтайНИРО”), Барнаул, 656056 Россия

^bИнститут водных и экологических проблем СО РАН, Барнаул, 656038 Россия

*e-mail: pyatkova-iana@ya.ru

**e-mail: bezmater@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2023 г.

После доработки 04.10.2023 г.

Принята к публикации 09.11.2023 г.

Приведены данные о первой достоверной находке *Branchinecta orientalis* G.O. Sars 1901 в Западной Сибири. Этот вид был обнаружен в июле 2022 г. в солоноватом озере Большой Сор Кулундинского района равнинной части Алтайского края. Приведены сведения о видовых признаках и размерах взрослых особей. Описано географическое расположение водоема и дана его экологическая характеристика.

Ключевые слова: жаброноги, солоноватые озера, ареал, Алтайский край, Россия

DOI: 10.31857/S0044513424010017, **EDN:** JOPDQT

В роде *Branchinecta* (Branchiopoda) насчитывается около 50 видов, которые распространены на всех континентах, за исключением Австралии (Чернякова, 2010; Beladjal, Amarouayache, 2019). В Евразии отмечено 6 видов этого рода (Rogers, 2006). Для России также указывается 6 видов (Определитель ..., 2010).

Branchinecta orientalis G.O. Sars 1901 — обитатель малых водоемов степной зоны. Впервые данный вид описал Sars G.O. из проб, привезенных из Монголии в 1911 г. (Global Biodiversity Information Facility, 2023). На территории России найденный вид изучен мало. Согласно международным таксономическим базам данных Encyclopedia of Life (<http://eol.org>), Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org/>) и Fauna Europaea (<http://www.faunaeur.org>), в Евразии этот вид отмечен в Испании, Венгрии, Австрии, Румынии, Украине, европейской части России, Восточной Сибири, Монголии и Иране. Также данный вид отмечен на территории Северной Африки (Алжир) (Beladjal, Amarouayache, 2023). В России основные научно-исследовательские работы по данному виду проводились в Саратовской и Волгоградской областях (Сергеева и др., 2016, 2017). В Саратовской обл. вид *B. orientalis* исследователи относят к редким водным беспозвоночным (Ермохин, Евдокимов, 2016). Евдокимов (2003) по морфологическому анализу мандибул и торакопод взрослых рачков

отнес их к хищникам-зоофагам. Целью данной работы является описание впервые найденных представителей вида *B. orientalis* на территории Западной Сибири, а также уточнение данных об их географическом распространении.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Взрослые особи голых жаброногов были найдены в июле 2022 г. в оз. Большой Сор Кулундинского р-на Алтайского края (52.4° с.ш., 78.9° в.д., 125 м над ур. м.) (рис. 1). Территория этого района относится к Кулундинской низменности, степной зоне, бассейну внутреннего стока Обь-Иртышского междуречья со слабо развитой речной сетью и большим количеством малых бессточных озер. Почвы данного региона изменяются от маломощных суглинистых и песчаных черноземов до солонцов вместе с солодами. Климат характеризуется континентальностью и сухостью (Ресурсы ..., 1962; Атлас Алтайского края, 1991).

Сбор материала для данной работы, его фиксирование и этикетирование выполняли по общепринятым методикам и рекомендациям (Ручковство ..., 1992). Качественные пробы голых жаброногов отбирали вручную с помощью гидробиологического сачка. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Всего собрано 23 особи жаброногов. Идентификацию вида

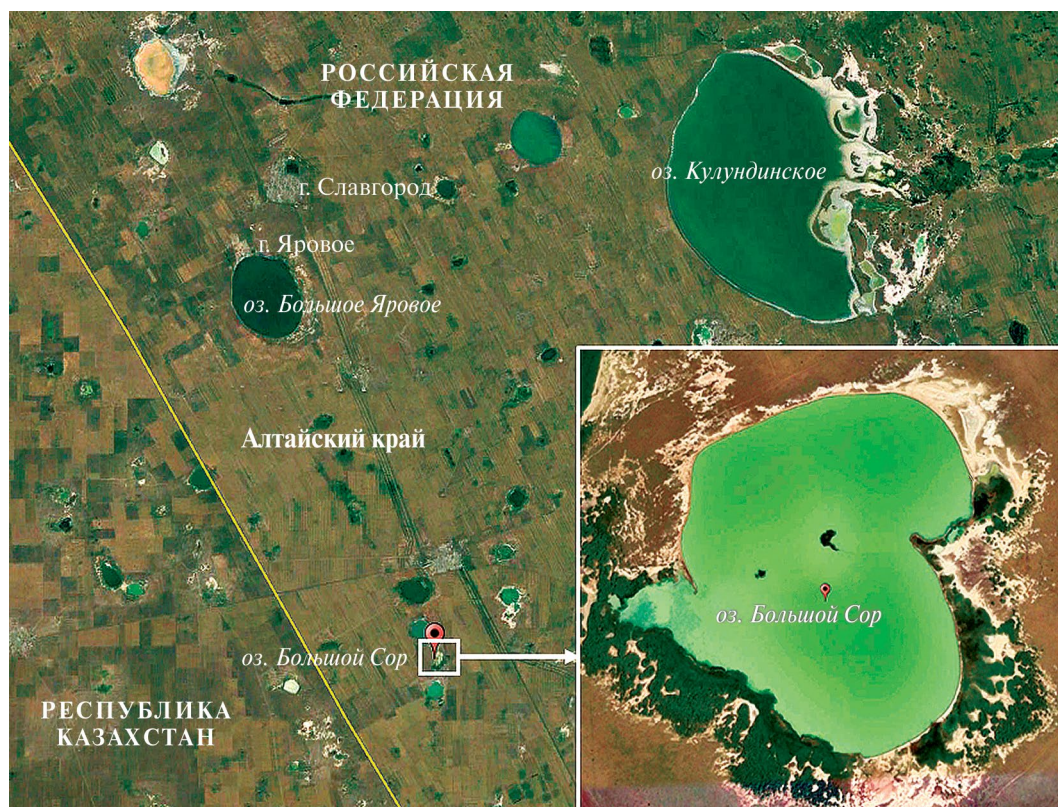


Рис. 1. Место расположения оз. Большой Сор (по космоснимку “Google Планета Земля”).

проводили по определителям (Определитель ..., 2010; Keys ..., 2019). Обработку проб проводили под стереоскопическим микроскопом “Микромед МС-2 ZOOM” (Россия), снабженным окуляр-микрометром. Фотографии были сделаны с помощью видеоокуляра TourCam 10.0 MP. Общую длину взрослых самцов и самок измеряли от переднего края головы до основания фуркальных ветвей.

При отборе проб зоопланктона также отбирали пробы на гидрохимический состав воды (объем 1.5 л). Анализ гидрохимических проб проводили в испытательном лабораторном центре ФБУЗ “Центр гигиены и эпидемиологии в Алтайском крае в городах Славгород и Яровом, Славгородском и Бурлинском районах”.

Озеро Большой Сор — это небольшой по площади водоем (1.15 км²), округлой формы, с пологими берегами и слабоизвилистой береговой линией (Пяткова и др., 2022). Донные осадки озера — песчано-глинистые. Вода озера мутная, зеленоватого цвета, солоноватая (по классификации Китаева, 2007), со щелочной реакцией среды. По классификации Алекина (1970), вода гидрокарбонатного класса натриевой группы. Основные химические показатели воды оз. Большой Сор 28.07.2022 г. были следующие: HCO_3^- —4.33 г/л, CO_3 —1,32 г/л, Cl^- —0.68 г/л, SO_4^{2-} —1.89 г/л, Ca^{2+} —0.03, Mg^{2+} —0.04 г/л,

Na^++K^+ —3.87 г/л, сухой остаток—9.27 г/л, pH—9.4, жесткость—4.4 °Ж.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Жаброногие рачки *B. orientalis*, собранные в оз. Большой Сор, являются первой находкой данного вида для Алтайского края и для Западной Сибири в целом. Средняя общая длина самцов составила 23.5 ± 0.33 мм (min 22.5 мм, max 25.0 мм, $n = 9$). Средняя общая длина самок 25.2 ± 0.82 мм (min 21.0 мм, max 27.9 мм, $n = 9$).

Рачки были идентифицированы по внешнему виду, размерам, строению антенн вторых и церкопод обоих полов. Различий между церкоподами самца и самки не обнаружено. Для самцов всех видов рода *Branchinecta* характерны примитивные хватательные антенны вторые, сегменты абдомена на вентральной стороне без мелких зубчиков. Яйцевой мешок в 3 и более раза длиннее своей ширины, а ноги обычно с одним преэпиподитом (Определитель ..., 2010). Гонопод с проксимальной лопастью, выступающей за вентролатеральный шип, вершина губы коническая, покрыта тонкими щетинками (Keys ..., 2019). Яйцевые мешки самок были пусты или содержали лишь формирующиеся половые продукты (рис. 2).

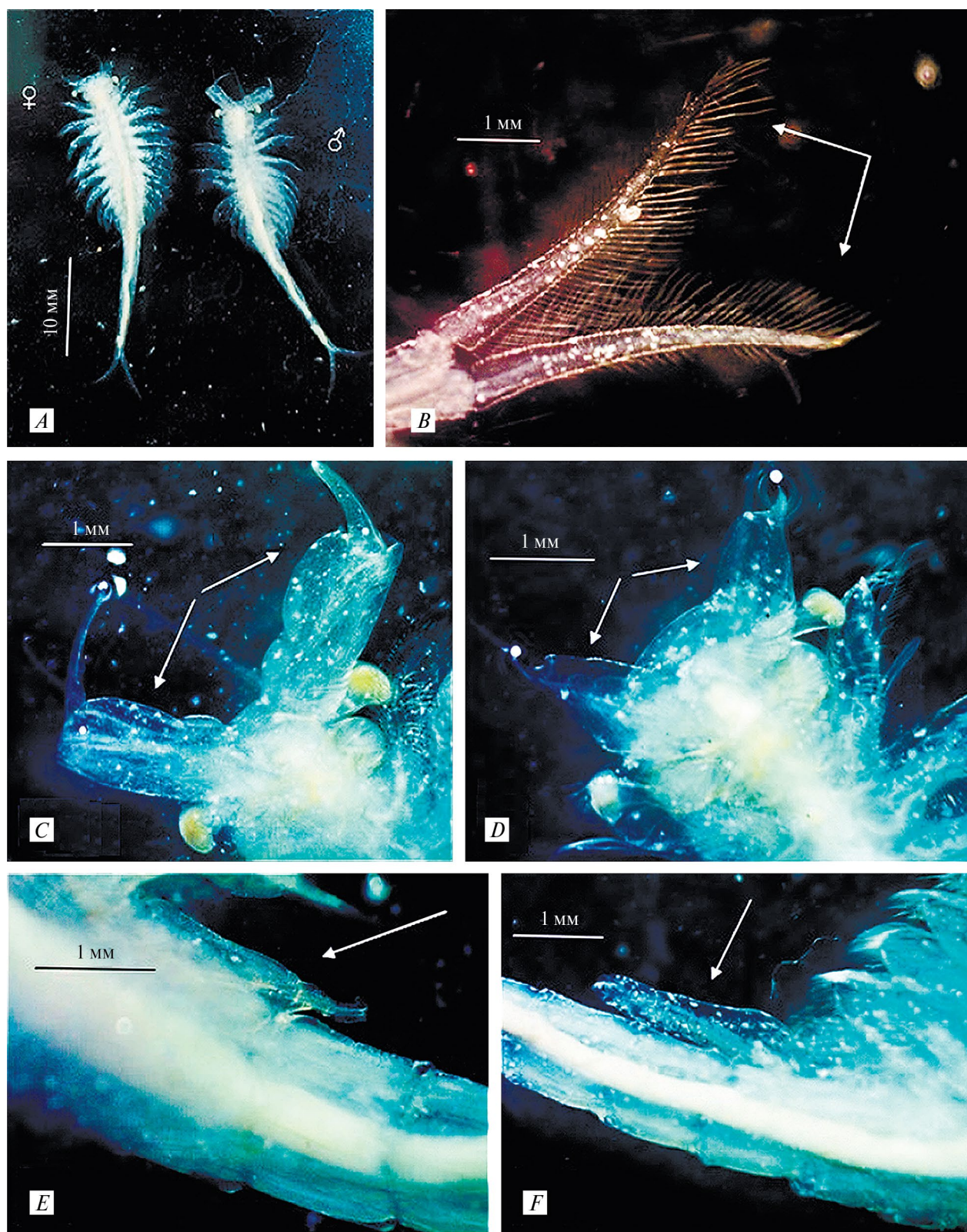


Рис. 2. *B. orientalis*: *A* – внешний вид самки и самца; *B* – церкопы самки; *C* – вид спереди антенн вторых самца; *D* – вид спереди антенн вторых самки; *E* – копулятивный орган самца; *F* – яйцевой мешок самки, вид сбоку.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ближайшая точка обнаружения жабронога *B. orientalis* за пределами Алтайского края — озера Курганской обл. (южное Зауралье), где исследователи характеризуют этот вид как редко встречаемый представитель галофильной степной фауны (Козлов и др., 2018). В работе Евдокимова и Ермохина (2009) указано, что в Саратовской обл. рачок *B. orientalis* был обнаружен в зоне опустыненной степи, во временном слабоминерализованном водоеме. В настоящее время вид включен в Красную книгу Саратовской обл. (Евдокимов, Ермохин, 2021), где охарактеризован как типичный обитатель солоноватых водоемов на солончаках в понижениях местности, с размерами тела до 25 мм. В работе Сергеевой с соавторами (2017) по ревизии видов голых жаброногов Волгоградской обл. указано, что особи *B. orientalis* были найдены в лужах и лимане, максимальные размеры (мм) составили: самок 25, самцов 20.

Таким образом, впервые в южной части Западной Сибири найден вид жаброногочерного рачка *Branchinecta orientalis* G.O. Sars, который является типичным обитателем солоноватых водоемов степной зоны. По длине тела найденные особи крупнее рачков, указанных до этого в научной литературе. Рачок является краснокнижным видом в других регионах Российской Федерации, поэтому целесообразно подробнее изучить состояние популяции *B. orientalis* в Алтайском крае. Учитывая, что на равнинной территории Алтайского края расположено большое количество сходных мелководных солоноватых озер (Савченко, 1997), не исключены дальнейшие находки голых жаброногов этого вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам Лаборатории гидробиологии Алтайского филиала федерального государственного бюджетного научного учреждения “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии” за помощь в сборе материала, особенно Г. В. Лукериной и Д. М. Суркову.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Алтайского филиала федерального государственного бюджетного научного учреждения “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии” и федерального государственного бюджетного учреждения науки Института водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А., 1970. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеоиздат. 443 с.
- Атлас Алтайского края, 1991. М.: Госгеодезия СССР. 35 с.
- Евдокимов Н.А., 2003. Функциональная морфология и трофический статус голых жаброногов (Crustacea, Anostraca) во временных водоемах Саратовской области // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Материалы Междунар. конф. 28–31 октября. Борок. С. 37.
- Евдокимов Н.А., Ермохин М.В., 2009. Ракообразные зоопланктона временных водоемов Саратовской области на территории различных природных зон // Биология внутренних вод. № 1. С. 62–69.
- Евдокимов Н.А., Ермохин М.В., 2021. Бранхинекта восточная — *Branchinecta orientalis* G.O. Sars 1901 // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Папирус. С. 257–258.
- Ермохин М.В., Евдокимов Н.А., 2016. Редкие и исчезающие виды водных беспозвоночных, предлагаемые для включения в третье издание Красной книги Саратовской области // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. Т. 16. Вып. 3. С. 309–313.
- Китаев С.П., 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. 395 с.
- Козлов О.В., Аршевский С.В., Аршевская О.В., Павленко А.В., 2018. Гипергалинный лимнопланктон юго-запада Западно-Сибирской равнины // Актуальные проблемы планктонологии. материалы III Международной конференции. С. 104–107.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России, 2010. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалохина. М.: Товарищество научных изданий КМК. 495 с.
- Пяткова Я.С., Лукерина Г.В., Ронжина Т.О., Толкушкина Г.Д., Сурков Д.А., 2022. Результаты рекогносцировочных исследований малых озер Алтайского края // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: Материалы X междунар. науч.-практ. конф. молодых учёных и специалистов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 206–208.

- Ресурсы поверхностных вод районов освоения целинных и залежных земель, 1962. Под общ. ред. В.А. Урываева. Л.: Гидрометеиздат. Т. 6.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем, 1992. Под ред. В.А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат. 319 с.
- Савченко Н.В., 1997. Озера южных равнин Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН 300 с.
- Сергеева И.В., Евдокимов Н.А., Даулетов М.А., Мухамбетов Д.А., 2016. Структура сообщества голых жаброногов (Crustacea, Anostraca) водоемов Саратовской области // Аграрный научный журнал. № 12. С. 31–35.
- Сергеева И.В., Евдокимов Н.А., Евдокимова А.И., Андриянова Ю.М., Мохонько Ю.М., Сергеева Е.С., 2017. Ревизия видов голых жаброногов (Crustacea, Anostraca) Волгоградской области // Аграрный научный журнал. № 4. С. 44–48.
- Чернякова Д.Д., 2010. Находки редких видов голых жаброногов (Crustacea, Anostraca) в олигогалинных водоёмах Черноморского биосферного заповедника НАН Украины // Сборник материалов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 30 октября – 2 ноября 2010 г. Ярославль: Принтхаус. С. 339–340.
- Atashbar B., Agh N., Manaffar R., et al., 2016. Morphometric and preliminary genetic characteristics of *Branchinecta orientalis* populations from Iran (Crustacea: Anostraca). Zootaxa. V. 4109. № 1. P. 31–45. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4109.1.3>
- Beladjal L., Amarouayache M., 2019. Irregular hatching patterns of *Branchinecta orientalis* G.O. Sars, 1901 (Branchiopoda: Anostraca) in response to parental food, brood order, and pre-inundation conditions // Journal of Crustacean Biology. V. 39. P. 500–508. <https://doi.org/10.1093/jcobiol/ruz020>
- Beladjal L., Amarouayache M., 2023. On the occurrence of *Branchinecta orientalis* Sars, 1901 (Crustacea, Anostraca) in Algeria, with some ecological notes // Zootaxa. V. 5263. № 1. P. 79–92. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5263.1.4>
- Encyclopedia of Life [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://eol.org/pages/327143/data?predicate_id=941#trait_id=R161-PK94232052 (дата обращения: 15.05.2023).
- Global Biodiversity Information Facility [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.gbif.org/species/2235388> (дата обращения: 15.05.2023)
- Fauna Europaea [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://fauna-eu.org/cdm_dataportal/taxon/f5af327d-3770-4381-9703-41eac599dc91 (дата обращения: 15.05.2023).
- Keys to Palaearctic Fauna, 2019. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. V. IV: 4th edn. / eds Rogers D.C., Thorp J.H. Kidlington, Oxford: Academic Press. 920 p.
- Rogers D.C., 2006. Three new species of Branchinecta (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca) from the Nearctic // Zootaxa. V. 1126. № 1. P. 35–51.

THE FIRST RECORD OF *BRANCHINECTA ORIENTALIS* G.O. SARS 1901 (CRUSTACEA, BRANCHIOPODA, ANOSTRACA) IN WESTERN SIBERIA

Y. S. Pyatkova^{1, 2, *}, D. M. Bezmaternykh^{2, **}

^{1,2}Altai Branch, All-Russian Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography (“AltaiNIRO”), Barnaul, 656056 Russia

²Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Barnaul, 656038 Russia

*e-mail: pyatkova-iana@ya.ru

**e-mail: bezmater@mail.ru

Data on the first reliable record of *Branchinecta orientalis* G.O. Sars 1901 in western Siberia are presented. This species was found in July 2022 in a small brackish lake, Bolshoi Sor, Kulunda District, plain part of the Altai Krai. Information on the species' morphology, the geographical location of the reservoir and its hydrochemical characteristics is provided.

Keywords: branchiopods, brackish lake, distribution, Altai Krai, Russia

УДК 595.713+57.063.7

NINE NEW SPECIES OF THE GENUS *OLIGAPHORURA* BAGNALL 1949 (COLLEMBOLA, ONYCHIURIDAE) FROM RUSSIA

© 2024 Yu. B. Shveenкова^{a, *}, M. D. Antipova^{b, **}, A. B. Babenko^{b, ***}

^a"Privolzhskaya lesostep" State Nature Reserve, Penza, 440031 Russia

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

* e-mail: jushv@mail.ru

** e-mail: antimar.2410@gmail.com

*** e-mail: lsdс@mail.ru

Received October 18, 2023

Revised November 07, 2023

Accepted November 08, 2023

Nine new species of the genus *Oligaphorura* are described based on material from various parts of the Russian Federation. Among them, three species, *O. ossetica* sp. n., *O. anocellata* sp. n., and *O. octosetosa* sp. n., are representatives of the Caucasian fauna. The former one belongs to the *marcuzzii*-group and differs from other members of the group by an increased number of dorsal and subcoxal pseudocelli. *Oligaphorura anocellata* sp. n., from the *differens*-group, shows the same pattern of dorsal pseudocelli as *O. hackeri* (Christian), but it lacks subcoxal pseudocelli. The latter Caucasian species described here, *O. octosetosa* sp. n. (the *daii*-group), is characterized by the presence of eight distal setae on the tibiotarsi, four papillae in the antennal organ, and only one pair of pseudocelli on the second thoracic tergum. *Oligaphorura ligni* sp. n., from the *absoloni*-group, is from the southern Primorye, Russian Far East, and it can be distinguished from the probably most similar, Chinese species *O. shifangensis* Liu et Sun by a longer unguiculus, a smaller postantennal organ, and fewer ventral parapseudocelli. The remaining five species described belong to the *groenlandica*-group and were found in different parts of the eastern Palaearctic. *Oligaphorura yakutica* sp. n. is most similar to *O. duocellata* Babenko et Fjellberg, from the Magadan Region, due to the presence of two pairs of dorsal pseudocelli on the first thoracic segment and a peculiar furcal remnant. Yet it is easily distinguishable from the latter by the complete absence of pseudocelli on the abdominal sterna. *Oligaphorura subnuda* sp. n., from the Taimyr Peninsula, northern Siberia, differs from the Nearctic *O. nuda* (Fjellberg) by the presence of pseudocelli on the fourth abdominal sternum. *Oligaphorura cavicola* sp. n., a species found in a cave in the northern Urals, is characterized by an increased number of dorsal pseudocelli on all abdominal segments (44454) and, unlike such sympatric congeners with the same number of abdominal pseudocelli as *O. interrupta* (Fjellberg) or *O. nuda* (Fjellberg), it shows a pseudocellus each side of the thorax I. *Oligaphorura neglecta* sp. n., widespread in the NE Palaearctic, is very similar to the circumpolar *O. groenlandica* (Tullberg). These two species can be distinguished by the presence/absence of a cuticular fold in the furcal remnant and different lengths of axial setae on the fifth abdominal terga. Finally, *O. primorica* sp. n., from the Russian Far East, can be compared to several Korean species described by Weiner (1994). All of them have a unique type of granulation that covers the anterior part of the body and the last abdominal segment, probably representing an isolated regional group of related species. The new species is characterized by the same number of pseudocelli as *O. koreana* (Weiner) and differs from the latter species (and the other related congeners of the region) in having strongly differentiated dorsal setae. An updated key to all presently known 77 *Oligaphorura* species is also given.

Keywords: taxonomy, Oligaphorurini, Caucasus, Urals, Northern and Northeastern Palaearctic, Russian Far East, identification key

DOI: 10.31857/S0044513424010029, **EDN:** JOKHIF

The most comprehensive identification key of the genus *Oligaphorura* Bagnall 1949, proposed by Pašnik and Weiner (2017), includes 55 valid species of the genus. During the current decade, the group has been supplemented by new congeners from Alaska (Pašnik, Kaprus',

2019), Eastern Asia (Liu et al., 2019; Sun et al., 2019) and the East European part of the Palearctic (Shveenкова, Babenko, 2021, 2022). As a result, 68 named species are currently listed at www.collembola.org (Bellinger et al., 1996–2023). Modern ecological studies of

soil springtails carried out in the Caucasus (Kuznetsova et al., 2019) and in the Russian Far East (Kuznetsova et al., 2021), as well as the available collections from the northern regions of Russia (Babenko, 2013), have revealed nine additional, still undescribed species of this group. This paper is devoted to their descriptions. Hence, the already long list of the known representatives of the genus *Oligaphorura* has increased to 77 species, which brings the genus to the third in the subfamily Onychiurinae in terms of species diversity. We also propose an updated identification key for all known *Oligaphorura* species of the world, based on species-groups identified earlier in the genus (Shveenikova, Babenko, 2021).

All types of the described species are kept in the collection of the Zoology and Ecology Department of the Moscow State Pedagogical University (MSPU).

Abbreviations. *Abd.* I–VI, abdominal segments; *A-*, *AC-*, *ABC-*, *ABD*-type, types of labium (Fjellberg, 1999), *A–E*, labial papillae; *A-*, *T-*, *B-*, *C-*, *M*-setae, tibiotarsal setae named according to Deharveng (1983); *a-*, *b-*, *c*-setae, setae on anal valves (Yoshii, 1996); *absoloni* (*A*)-, *differens* (*D*)-, *humicola* (*H*)-, *schoetti* (*S*)-type, types of furcal remnant (Shveenikova, Babenko, 2021, 2022); *a-*, *m-*, *p*-setae, setae of anterior, medial, and posterior rows on terga; *Ant.* I–IV, antennal segments; *AIIO*, antennal organ on *Ant.* III; *a'0-*, *a0-*, *a0'-*, *d0*-setae, unpaired dorsal setae on head (Jordana et al., 1997; D'Haese, 2003); *a-* and *b*-*ps*o, medial pseudocelli on terga (Pomorski, 1996); *ms*, microsensillum(a); *PAO*, postantennal organ; *ps*o, pseudocellus(i); *d. ps*o, full number of dorsal pseudocelli; *psx*, parapsudocellus(i); *S*, lanceolate sensorial seta(e); *Sc*, subcoxa(e); *Th.* I–III, thoracic segments; *Ti*, tibiotarsus(i); *VT*, ventral tube.

SPECIES DESCRIPTIONS

Oligaphorura ossetica

Shveenikova, Antipova et Babenko sp. n.
(Figs 1, 1–6)

Diagnosis. Species of the *marcuzzii*-group. Dorsal sensilla on body well-marked. Anal spines absent. Pseudocellar formulae 42/244/5.7.7.10.6 (dorsal), 11/000/1112(1) (ventral), and 233 (subcoxal). Ventral *psx* hardly visible. *AIIO* with 5 papillae. *PAO* slightly larger than nearest *ps*o, with 3–4 lobes. Labium of *ABD*-type (papilla *E* entirely absent). *Th.* III without lateral *ms*. *Abd.* IV with unpaired seta *p0*. Distal whorls (*A+T*) of each tibiotarsus with 9 setae. Furcal remnant of *S*-type, with a small cuticular fold.

Type material. Holotype, female, Russia, Northern Caucasus, North Ossetian State Nature Reserve, upper part of Tsey Gorge, young birch forest with rich herbaceous cover [42.7788°N 43.8646°E], 2244 m alt., soil and litter, 27.07.2021, M. Antipova & A. Babenko leg. Paratypes, female and I instar juvenile,

same data as holotype, but mixed forest with pine, birch and willow [42.7830°N, 43.8701°E], 2193 m alt.

Description. Size 0.7–0.8 mm, holotype 0.8 mm. Colour white in alcohol. Body shape typical of genus. Granulation regular, only slightly coarser around dorsal *ps*o (12–13 granules) (Fig. 1, 1).

Number of *ps*o: 42/244/5.7.7.10.6 (dorsal) and 11/000/1112(1) (ventral) (Figs 1, 1–3) with some variations detected. Ventral *psx* usually invisible. Upper *Sc* of legs I–III with 233 *ps*o.

Antennae slightly shorter than head. *Ant.* IV with many curved sensilla, three of which thickened stronger, subapical organite present, microsensillum located under proximal row of setae almost hidden under papillae of *AIIO* (Fig. 1, 4). *AIIO* consisting of 5 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one larger) and lateral *ms*. *Ant.* I–II with 8 and 12–13 setae, respectively. Antennal area not marked. *PAO* located laterally in a cuticular furrow, with 4(3) lobes, its longer axis about as long as 1.2 diameter of nearest *ps*o. Maxilla unmodified. Maxillary outer lobe simple with 1 basal seta and 2 sublobes. Labrum with 4/342 setae. Labium with 6 proximal, 4 basomedian and 5 basolateral setae, terminal sensilla of papillae *A*, *B* and *D* thickened, papilla *C* and its terminal sensillum short, but also slightly thickened, papilla *E* entirely absent (Fig. 1, 5). Eleven guard setae present on labial palp, four of them spiniform as usual, seven others also rather short but curved. Their exact assignment uncertain: three guards located on site of reduced papilla *E*, and other four – next to papillae *B* and *D*.

Dorsal setae distinctly differentiated into macro- and microsetae only on last abdominal terga, mutual position of setae symmetrical in general (Fig. 1, 1). *S*-setae well marked and usually distributed as follows: 11/012/222110 (dorsally), 11/000/000100 (ventrally) and 000 on lower *Sc* of legs I–III. Head with only one axial unpaired seta *a0*, *d0* being absent as usual for the genus. Setae *p1* on head located in front of setae *p2*. *Th.* I with 5–6+5–6 dorsal setae. Lateral *ms* present only on *Th.* II. Terga of *Th.* II–*Abd.* III with 3–4 pairs of axial setae. *Abd.* IV with unpaired seta *p0* (*m0*?). On *Abd.* VI *a0* and *a2* subequal macrosetae, *a1* as microsetae. Thoracic sterna with 0–1–1 setae each side of ventral line. Ventral chaetotaxy of head and abdomen as in Figs 1, 2–3.

Upper subcoxae of legs I–III with 4, 4–5, 4–5 setae, respectively. Tibiotarsi I–III with 18–19–17 setae, respectively: distal whorl (*T+A*) with 9 setae (setae *T2* and *T3* absent), 7 *B*-setae (*B7* absent on *Ti* III), unpaired seta *M* and one seta (or two setae on *Ti* II) of *C*-whorl. Unguis with neither inner nor lateral teeth, unguiculus without clear basal lamella, about half as long as inner edge of unguis (Fig. 1, 6). *VT* with (6)7+(6)7 proximal and 2+2 setae at base. Furcal remnant of *S*-type, cuticular fold small (Fig. 1, 2). Each lateral anal valve with *a0* and *2a1* setae, unpaired valve with *a0*, *2b1*, *2b2* (*a1*

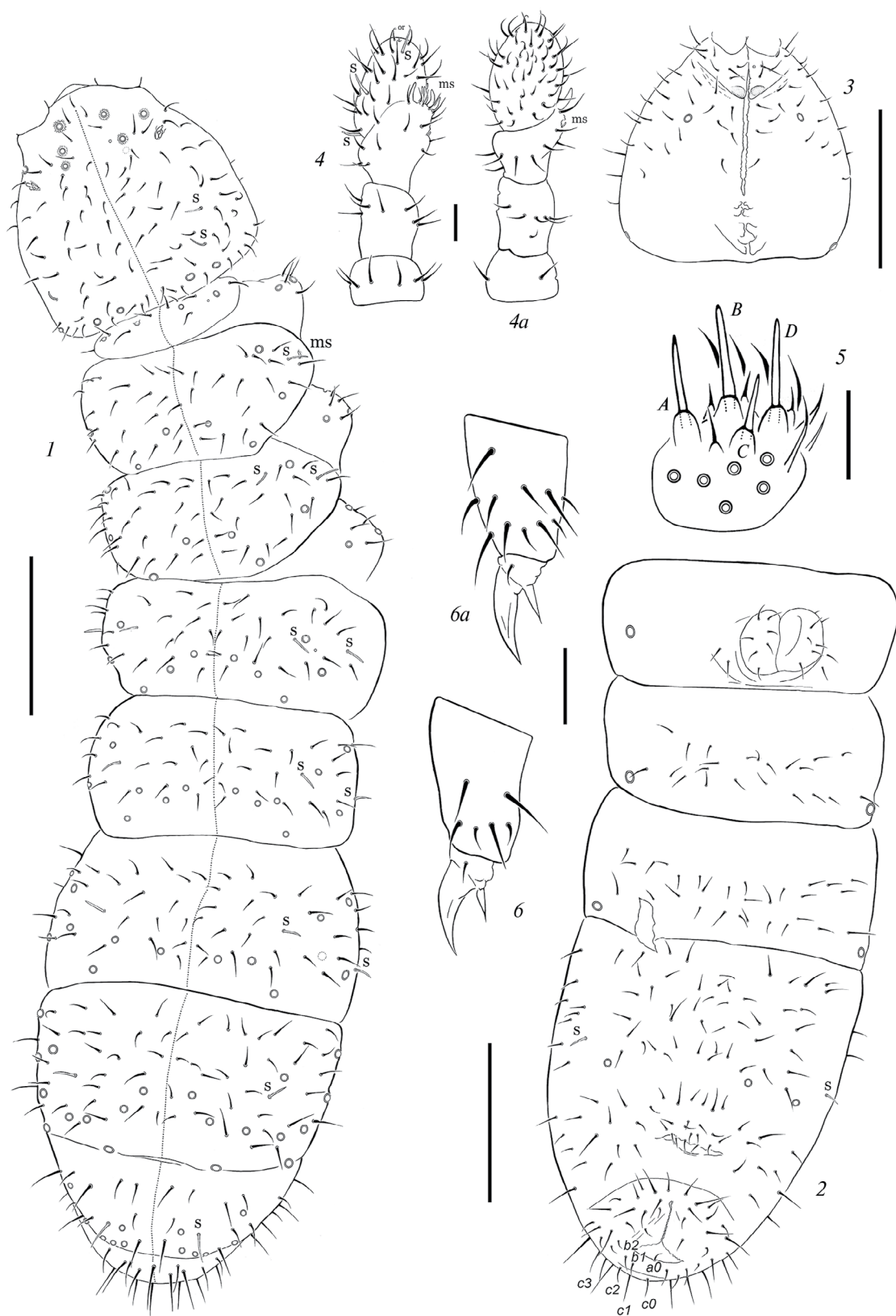


Fig. 1. *Oligaphorura ossetica* sp. n: 1 – dorsal chaetotaxy; 2 – ventral chaetotaxy of abdomen; 3 – ventral chaetotaxy of head; 4 – antenna, dorsal view; 4a – ibid., ventral view; 5 – labial palp; 6 – tip of leg III, inner side; 6a – ibid., outer side. Scales, mm: 1–3 – 0.1; 4–6 – 0.01.

and *b0* absent) and at least 7 setae in *c*-row. Anal spines absent.

E t y m o l o g y. The species is named after the region of its type locality, the Republic of North Ossetia–Alania.

A f f i n i t i e s. *Oligaphorura ossetica* sp. n. is a typical member of the *marcuzzii*-group due to the presence of 4+4 *ps0* at the antennal base and the absence of anal spines. Its labial palps are of the peculiar *ABD*-type with a reduced papilla *E*, like those of most other members of the group. Due to the presence of nine distal setae on each tibiotarsus, the new species is similar to *O. igori* Shveenkov et Babenko 2022, but differs clearly in the number of dorsal and subcoxal *ps0* (42/244/5.7.7.10.6 and 233 in *O. ossetica* sp. n., vs 43/133/44354 and 222 in *O. igori*).

Oligaphorura ossetica sp. n. was recently referred to in North Ossetia's species checklist of Collembola as *Oligaphorura* sp. 4 (Antipova, Babenko, 2022).

The *marcuzzii*-group appears to be rather diverse in the Caucasus including the region of the type locality of *O. ossetica* sp. n. For instance, *O. montivaga* Shveenkov et Babenko 2022 was recently described from a nearby area of the same republic. Moreover, when describing the latter species, an undescribed form, represented by juvenile specimens and found in the same gorge as *O. ossetica* sp. n. was mentioned as well (Shveenkov, Babenko, 2022, p. 583). It is characterized by the same type of the labium and 9 distal setae on the tibiotarsi, but has a different pseudocellular formula with a lower *ps0* number. Previously this latter form was referred to as *Oligaphorura* sp. n. 2 aff. *kremenitsai* Shvejonkova et Potapov (Kuznetsova et al., 2019) or *Oligaphorura* sp. 3 (Antipova, Babenko, 2022).

Oligaphorura anocellata

Shveenkov, Antipova et Babenko sp. n.
(Figs 2, 1–6)

D i a g n o s i s. Species of the *differens*-group. Dorsal sensilla not distinguishable. Anal spines present. Pseudocellular formulae: 32/022/33343 (dorsal), 10(?) / 000/0000 (ventral), and 000 (subcoxal). Ventral *psx* not visible. *AIHIO* with 5 papillae, *PAO* slightly larger than nearest *ps0*, with 3–4 lobes. Labium of *ABC*-type. *Th.* III without lateral *ms*. Distal whorls (*A+T*) of each tibiotarsus with 9 setae. Furcal remnant of *D*-type.

T y p e m a t e r i a l. Holotype, male, Russia, Northern Caucasus, North Ossetian State Nature Reserve, vicinity of Verkhniy Tsey., 1676 m alt., green moss-rhododendron pine forest [42.7971°N, 43.9242°E], soil and litter, 20.06.2016, N. Kuznetsova & A. Geraskina leg. Paratype, male, same data as holotype.

D e s c r i p t i o n. Holotype length about 0.8 mm. Colour white in alcohol. Body shape typical of the genus. Granulation regular, slightly coarser around dorsal *ps0* (10–11 granules) (Fig. 2, 1).

Number of *ps0*: 32/022/33343¹ (dorsal) and 10(?) / 000/0000 (ventral) (Figs 2, 1–3). Ventral *psx* invisible. Upper *Sc* of legs I–III with neither *ps0* nor *psx*.

Antennae about as long as head. *Ant.* IV without thickened *S*-setae, subapical organite present, microsensillum located in proximal row of setae (Fig. 2, 4). *AIHIO* consisting of 5 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one larger) and lateral *ms*. *Ant.* I–II with 8 and 12–13 setae, respectively. Antennal area slightly marked. *PAO* located laterally in a cuticular furrow, with 4(3) lobes and slightly larger than nearest *ps0*. Maxilla unmodified. Maxillary outer lobe simple with 1 basal seta and 2 sublobes. Labrum with 4/342 setae. Labial palp with 6 proximal setae and 10 guards, four of which spiniform as usual, remaining six guards longer and curved. Basomedian and basolateral fields of labium with 4 and 5 setae, respectively. Terminal sensilla of papillae *A*, *B* and *C* thickened (Fig. 2, 5).

Dorsal setae poorly differentiated into macro- and microsetae, symmetrical in general (Fig. 2, 1). *S*-setae not distinct. Head probably with two axial unpaired seta *a0* and *a'0* (?), *d0* absent as usual for the genus. Setae *p1* on head located slightly above of setae *p2*. *Th.* I with 4(5)+4(5) dorsal setae. Lateral *ms* present only on *Th.* II and absent on *Th.* III. Terga of *Th.* II–*Abd.* III each with 3–4 pairs of axial setae. On *Abd.* VI, setae *a0* and *a2* approximately same in size, setae *a1* half as long as *a0*. Thoracic sterna with 0–1–1 setae each side of ventral line. Ventral chaetotaxy as in Figs 2, 2–3.

Upper subcoxae of legs I–III with 2, 3, 3 setae, respectively. Tibiotarsal chaetotaxy with 18(17)–18–17 setae: distal whorl (*T+A*) with 9 setae (setae *T2* and *T3* absent), 7 *B*-setae (*B7* absent on *Ti* III), an unpaired seta *M* and one seta of *C*-whorl. Unguis with neither inner nor lateral teeth, unguiculus with a broad basal lamella, approximately as long as 0.8–0.9 of inner edge of unguis (Fig. 2, 6). *VT* with 6+6 proximal setae and 1+1 setae at base. Furcal remnant of *D*-type (Fig. 2, 2). Each lateral anal valve with *a0* and *2a1* setae, unpaired valve with *a0*, *2b1* (*b0*, *b2* and *a1* absent) and 5 setae in *c*-row. Anal spines present.

E t y m o l o g y. The name of the new species reflects the absence of subcoxal *ps0*, which is still unique in the genus.

A f f i n i t i e s. *Oligaphorura anocellata* sp. n., characterized by a slightly reduced number of tibiotarsal setae and the absence of cuticular fold on the sternum of *Abd.* IV (furcal remnant of the *D*-type), can be considered as a member of the *differens*-group. The new species has the same number of dorsal *ps0* as *O. hackeri* (Christian 1986), i.e. 32/022/33343, but lacks subcoxal *ps0*. The latter character has never been mentioned among congeners.

¹ one of the two known specimens of *O. anocellata* sp. n. (paratype) has a *ps0* on one side of *Th.* I.

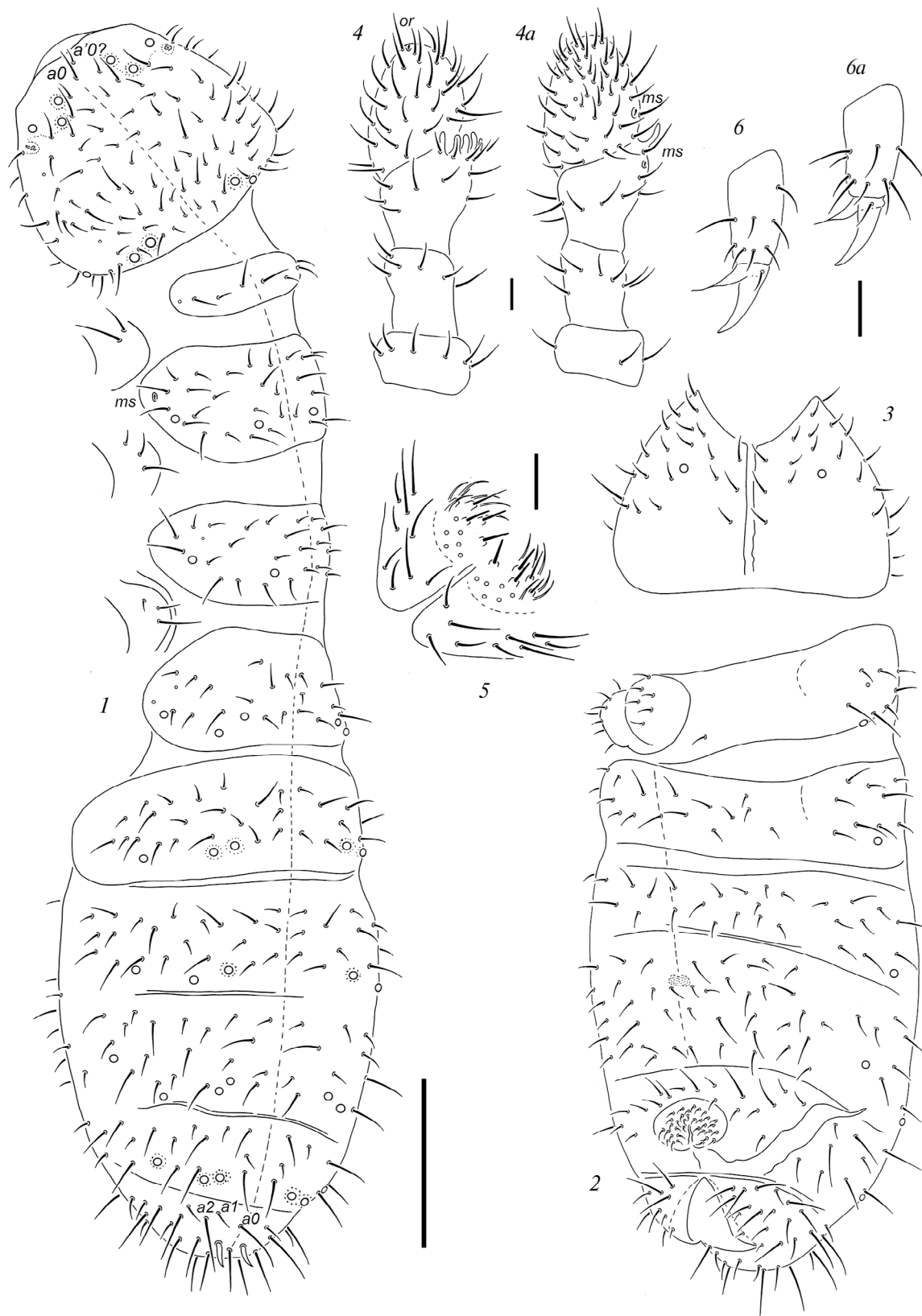


Fig. 2. *Oligaphorura anocellata* sp. n.: 1 – dorsal chaetotaxy; 2 – ventral chaetotaxy of abdomen; 3 – ventral chaetotaxy of head; 4 – antenna, dorsal view; 4a – *ibid.*, ventral view; 5 – labial palp with basomedian and basolateral parts of labium (spiniform guards not shown); 6 – tip of leg III, outer side; 6a – *ibid.*, inner side. Scales, mm: 1–3 – 0.1; 4–6 – 0.01.

In the Collembola fauna of Northern Ossetia it was previously known as *O. cf. caucasica* (Weiner et Kaprus') (Kuznetsova et al., 2019) or *Oligaphorura* sp. 1 (Antipova, Babenko, 2022).

Oligaphorura octosetosa

Shveenkov, Antipova et Babenko sp. n.
(Figs 3, 1–6)

Diagnosis. Species of the *daii*-group. Dorsal sensilla on body poorly marked. Anal spines present. Pseudocellar formulae: 32/012/33343 (dorsal), 11/000/0000 (ventral), and 111 (subcoxal). Ventral *psx* not visible. *AIIO* with 4 papillae, *PAO* 1.5 times larger than nearest *ps*, with 3–4 lobes. Labium of *ABC*-type. *Th.* III without lateral *ms*. Distal whorls (*A+T*) of each tibiotarsus with 8 setae. Furcal remnant of *D*-type.

Type material. Holotype, male, Russia, Western Caucasus, Krasnodar Krai, ~ 45 km E of Sochi, Krasnaya Polyana, Aibga Range, Laura River basin [43.4827°N, 40.5800°E], mixed (fir-beech) forest with maple, ~1490 m alt., litter, 21.06.2018, N. Kuznetsova & A. Saraeva leg. Paratypes, 6 females, 3 males, same data as holotype.

Description. Size 0.50–0.65 mm, holotype 0.62 mm. Colour white in alcohol. Body shape typical of the genus. Granulation regular, slightly coarser around dorsal *ps* (9–10 granules) (Fig. 3, 1).

Number of *ps*: 32/012/33343 (dorsal) and 11/000/0000 (ventral) (Figs 3, 1–3). Each upper *Sc* of legs I–III with one *ps*. Ventral *psx* invisible.

Antennae slightly shorter than head. *Ant.* IV with two slightly thickened *S*-setae, subapical organite present, microsensillum located in proximal row of setae (Fig. 3, 4). *AIIO* consisting of 4 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one larger) and lateral *ms*. *Ant.* I–II with 8 and 12–13 setae, respectively. Antennal area not marked. *PAO* located laterally in a cuticular furrow, with 4(3) lobes, about 1.5 times larger than nearest *ps*. Maxilla unmodified. Maxillary outer lobe simple with 1 basal seta and 2 sublobes. Labrum with 4/342 setae. Labial palp with 6 proximal setae and 10 guards, four of guards spiniform as usual, remaining six long and curved. Basomedian and basolateral fields of labium with 4 and 5 setae, respectively. Terminal sensilla of papillae *A*, *B* and *C* thickened (Fig. 3, 5).

Dorsal setae only slightly differentiated into macro- and microsetae, symmetrical in general (Fig. 3, 1). *S*-setae poorly marked and distributed as follows: 11/011/00000 (dorsally), invisible on sterna and lower *Sc*. Head with two axial unpaired setae *a0* and *a'0*; *d0* absent as usual for the genus. Setae *p1* on head located above of setae *p2*. *Th.* I with 4+4 dorsal setae. Lateral *ms* present only on *Th.* II. Terga of *Th.* II–*Abd.* III each with 3–4 pairs of axial setae. On *Abd.* VI setae *a0* shorter than *a2*, setae *a1* half as long as *a2*. Thoracic

sterna with 0–1–1 setae each side of ventral line. Ventral chaetotaxy of abdomen as in Fig. 3, 2.

Upper subcoxae of legs I–III with 2, 3, 3 setae, respectively. Tibiotarsal chaetotaxy with 16–16–15 setae: distal whorl (*T+A*) with 8 setae (setae *T2*, *T3* and *A5* absent), 7 *B*-setae (on *Ti* III seta *B7* absent), and one seta of *C*-whorl (unpaired seta *M* absent). Unguis with neither inner nor lateral teeth, unguiculus short, with a narrow basal lamella, about as long as 0.3 of unguis inner edge (Fig. 3, 6). *VT* with 6+6 proximal setae and 1+1 setae at base. Furcal remnant of *D*-type (Fig. 3, 2). Each lateral anal valve with *a0* and *2a1* setae, unpaired valve with *a0*, *2b1* (*a1*, *b0* and *b2* absent) and 5 setae in *c*-row. Anal spines present.

Etymology. The name of the new species refers to its most unusual feature, the number of distal setae on the tibiotarsi.

Affinities. Representatives of the *daii*-group, namely *O. daii* (Pomorski et al. 1998), *O. stojkoe* Shvejonkova et Potapov 2012, *O. chatyrdagi* (Kaprus' et al. 2002), and *O. steposa* (Kaprus' et al. 2002), are all characterized by a pronounced reduction of tibiotarsal chaetotaxy with 5, 6 or 7 distal setae. In this character, *O. octosetosa* sp. n., which has 8 distal setae on each tibiotarsus, distinctly differs from other species of the group. Moreover, such a number of tibiotarsal setae has not yet been found in any of the congeners. Apart from this, *O. octosetosa* sp. n., contrary to all other species of the group, has only 4 papillae in *AIIO* and one pair of dorsal *ps* on *Th.* II (32/012/33343 *ps*, totally).

Oligaphorura ligni

Shveenkov, Antipova et Babenko sp. n.
(Figs 4, 1–6)

Diagnosis. Species of the *absoloni*-group. Dorsal sensilla poorly marked. Anal spines present. Pseudocellar formulae: 32/133/33343 (dorsal), 11/000/0000 (ventral), 111 (subcoxal). Ventral *psx* (1+1) present on *Abd.* II and *Abd.* IV, as well as on *Sc* I–III (111). *AIIO* with 5 papillae, *PAO* slightly smaller than (or the same size with) nearest *ps*, with 3–4 lobes. Labium of *AC*-type. *Th.* II–III with lateral *ms*. Distal whorls (*A+T*) of each tibiotarsus with 11 setae. Furcal remnant of *A*-type.

Type material. Holotype, female, Southern Primorye, Chuguev District, National Park "Zov Tigra", Mount Oblachnaya, Ussuri River valley, mixed forest, 43.6007°N, 134.1930°E, ~550 m alt., rotten wood, 19–20.09.2018, A. Kuprin leg. Paratypes, 5 females, 3 males and 4 juveniles, same data as holotype; 12 females, 3 males and 1 juvenile male, Southern Primorye, Shkotovo District, Mount Falaza, 43.1194°N, 132.7936°E, ~600 m alt., rotten wood with mosses near stream, 08.09.2018, M. Potapov & A. Kuprin leg.

Description. Size 0.75–1.10 mm, holotype 0.75 mm. Colour white in alcohol. Body shape typical of

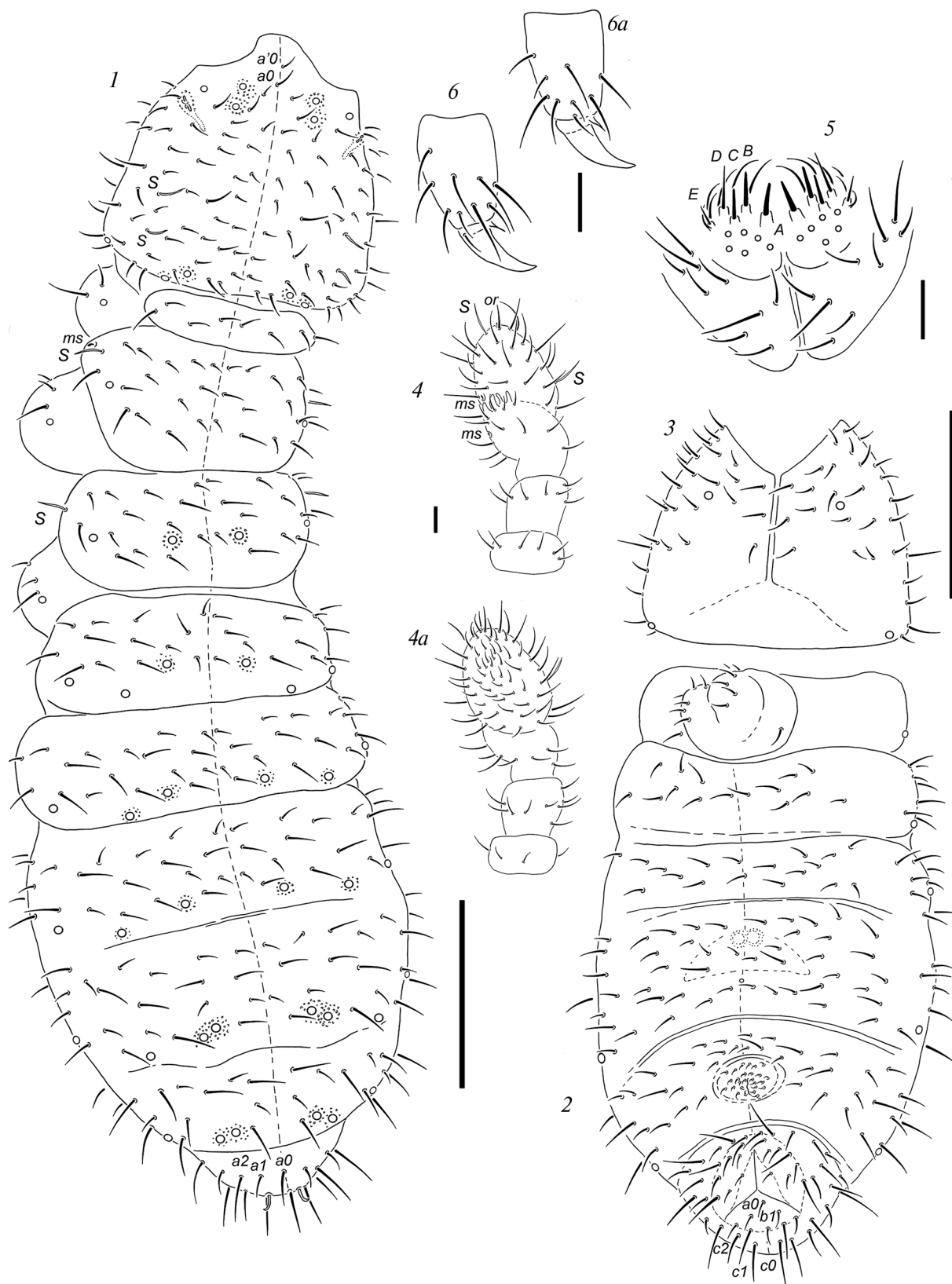


Fig. 3. *Oligaphorura octosetosa* sp. n.: 1 – dorsal chaetotaxy; 2 – ventral chaetotaxy of abdomen; 3 – ventral chaetotaxy of head; 4 – antenna, dorsal view; 4a – *ibid.*, ventral view; 5 – labial palp with basomedian and basolateral parts of labium (spiniform guards not shown); 6 – tip of leg I, outer side; 6a – *ibid.*, inner side. Scales, mm: 1–3 – 0.1; 4–6 – 0.01.

the genus. Granulation regular, slightly coarser around dorsal *ps*o (10–11 granules) (Fig. 4, 1).

Number of *ps*o: 32/133/33343 (dorsal) and 11/000/0000 (ventral) (Figs 4, 1–3). Ventral *ps*x poorly expressed, 0/000/01010 in number (Fig. 4, 2). Each upper *Sc* of legs I–III with 1 *ps*o and 1 *ps*x.

Antennae about as long as head. *Ant.* IV with subapical organite, microsensillum located in proximal row of setae (Fig. 4, 4). *AIIO* consisting of 5 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one larger) and lateral *ms*. *Ant.* I–II with 9 and 13 setae, respectively. Antennal area not marked. *PAO* located laterally, in a cuticular furrow, with 4(3) lobes, slightly smaller than (or the same size with) nearest *ps*o. Maxilla unmodified. Maxillary outer lobe simple with 1 basal seta and 2 sublobes. Labral chaetotaxy complete with four prelabral and nine labral setae. Labial palp with 6 proximal setae and 11 guards, four of which spiniform as usual, remaining seven guards long. Basomedian and basolateral fields of labium with 4 and 6 setae, respectively. Terminal sensilla of papillae *A* and *C* thickened (Fig. 4, 5).

Dorsal setae poorly differentiated into macro- and microsetae, symmetrical in general (Fig. 4, 1). *S*-setae expressed only on *Th.* II–III. Head with two axial unpaired setae: *a*0 and *a*0'; *d*0 absent as usual for the genus. Setae *p*1 on head located at level with *p*2. *Th.* I with 7(9)+7(9) dorsal setae. Lateral *ms* present on both *Th.* II–III. Terga of *Th.* II–*Abd.* III each with 3–4 pairs of axial setae. *Abd.* IV usually with unpaired seta *m*0, more rarely a pair of *m*1 present. On *Abd.* VI seta *a*0 slightly shorter than *p*0, setae *a*1 as long as *a*0 and much shorter than *a*2. Thoracic sterna with 0–1–1 setae each side of ventral line. Ventral chaetotaxy as in Figs 4, 2–3.

Upper subcoxae of legs I–III with 3–4, 3–5, 3–5 setae, respectively. Tibiotarsal chaetotaxy with 20–20–19 setae, respectively: distal whorl (*T*+*A*) with 11 setae, 7 *B*-setae (*B*7 absent only on *Ti* III), an unpaired seta *M* and one seta of *C*-whorl. Unguis with neither inner nor lateral teeth, unguiculus with a narrow basal lamella, about as long as inner edge of unguis (1.0–1.1: 1) (Fig. 4, 6). *VT* with 8–9+8–9 proximal setae and 2+2 setae at base. Furcal remnant of *A*-type (Fig. 4, 2). Each lateral anal valve with *a*0 and 2*a*1 setae, unpaired valve with *a*0, 2*b*1, 2*b*2 (*a*1 and *b*0 absent) and 5 setae in *c*-row. Anal spines present.

E t y m o l o g y. The name of the species reflects its habitat preference – decaying wood.

A f f i n i t i e s. *O. ligni* sp. n. belongs to the *absoloni*-group and is rather similar to *O. shifangensis* Liu et Sun 2019, described from southwestern China. Both species are characterized by complete distal whorls on tibiotarsi (11 setae), the furcal remnant of *A*-type, the same numbers of dorsal *ps*o (32/133/33343), and the labium of *AC*-type. The new species can be distinguished by a longer unguiculus (about as long as the inner edge of the unguis, vs 0.7 of unguis length in *O. shifangensis*),

a smaller *PAO* (slightly smaller than the nearest *ps*o, vs 1.5–2.0 *ps*o in *O. shifangensis*), fewer ventral *ps*x (0/000/010100 in the new species, vs 0/000/221101+1^m in *O. shifangensis*). The new species is also characterized by the more pronounced differentiation of the macro- and microsetae on *Abd.* V: axial setae *m*1 only slightly shorter than setae *a*1 and *p*1. Both *a*1 and *a*3 are about twice as long as setae *a*2 and *a*4. Contrary, in *O. shifangensis* setae *m*1 (microsetae) are clearly shorter than *a*1 and *p*1 (mesosetae) and the corresponding mesosetae of *a*-row (*a*1 and *a*3) are about 1.5 times longer than microsetae (*a*2 and *a*4).

Oligaphorura yakutica

Shveenkov, Antipova et Babenko sp. n.

(Figs 5, 1–7)

D i a g n o s i s. Body shape typical of the genus. Dorsal sensilla indistinct. Anal spines present. Pseudocellar formulae: 32/233/33343 (dorsal), 11/000/0000 (ventral), 111 (subcoxal). Ventral *ps*x invisible, *Sc* I–III with 111 *ps*x. *AIIO* with 5 papillae, *PAO* slightly larger than nearest *ps*o, with 3–5 lobes. Labium of *AC*-type. *Th.* II–III with lateral *ms*. Distal whorls (*A*+*T*) of each tibiotarsus with 11 setae. Furcal remnant of *H*-type.

T y p e m a t e r i a l. Holotype, male, Russia, Republic of Sakha (Yakutia), vicinity of Ust'-Nera [64.521°N, 143.179°E], lichen larch forest, ~700 m alt., soil and litter, 22.07.1992, N. Kuznetsova & M. Potapov leg. Paratypes, 1 female, 2 males, same data as holotype.

D e s c r i p t i o n. Size 0.98–1.20 mm, holotype 0.98 mm. Colour white in alcohol. Body shape typical of the genus. Granulation regular, not coarser around dorsal *ps*o (12 granules) (Fig. 5, 1).

Number of *ps*o: 32/233/33343 (dorsal) and 11/000/0000 (ventral) (Figs 5, 1–3). Pseudocelli slightly elongated (Fig. 5, 4). Ventral *ps*x invisible. Each upper *Sc* of legs I–III with one *ps*o.

Antennae somewhat shorter than head. *Ant.* IV with 10–12 slightly thickened sensilla, subapical organite present, microsensillum located in proximal row of setae (Fig. 5, 5). *AIIO* consisting of 5 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one larger) and lateral *ms*. *Ant.* I–II with 8 and 13 setae, respectively. Antennal area not marked. *PAO* located laterally in a cuticular furrow, with 3–5 lobes, slightly larger than nearest *ps*o. Maxilla unmodified. Maxillary outer lobe simple with 1 basal seta and 2 sublobes. Labrum with 4/342 setae. Labial palp with 6 proximal setae, four spiniform and seven long guards. Basomedian and basolateral fields of labium with 4 and 6 setae, respectively. Terminal sensilla of papillae *A* and *C* thickened (Fig. 5, 6).

Dorsal setae poorly differentiated into macro- and microsetae, symmetrical in general (Fig. 5, 1). *S*-setae indistinct. Head with a single axial unpaired seta *a*0; *d*0

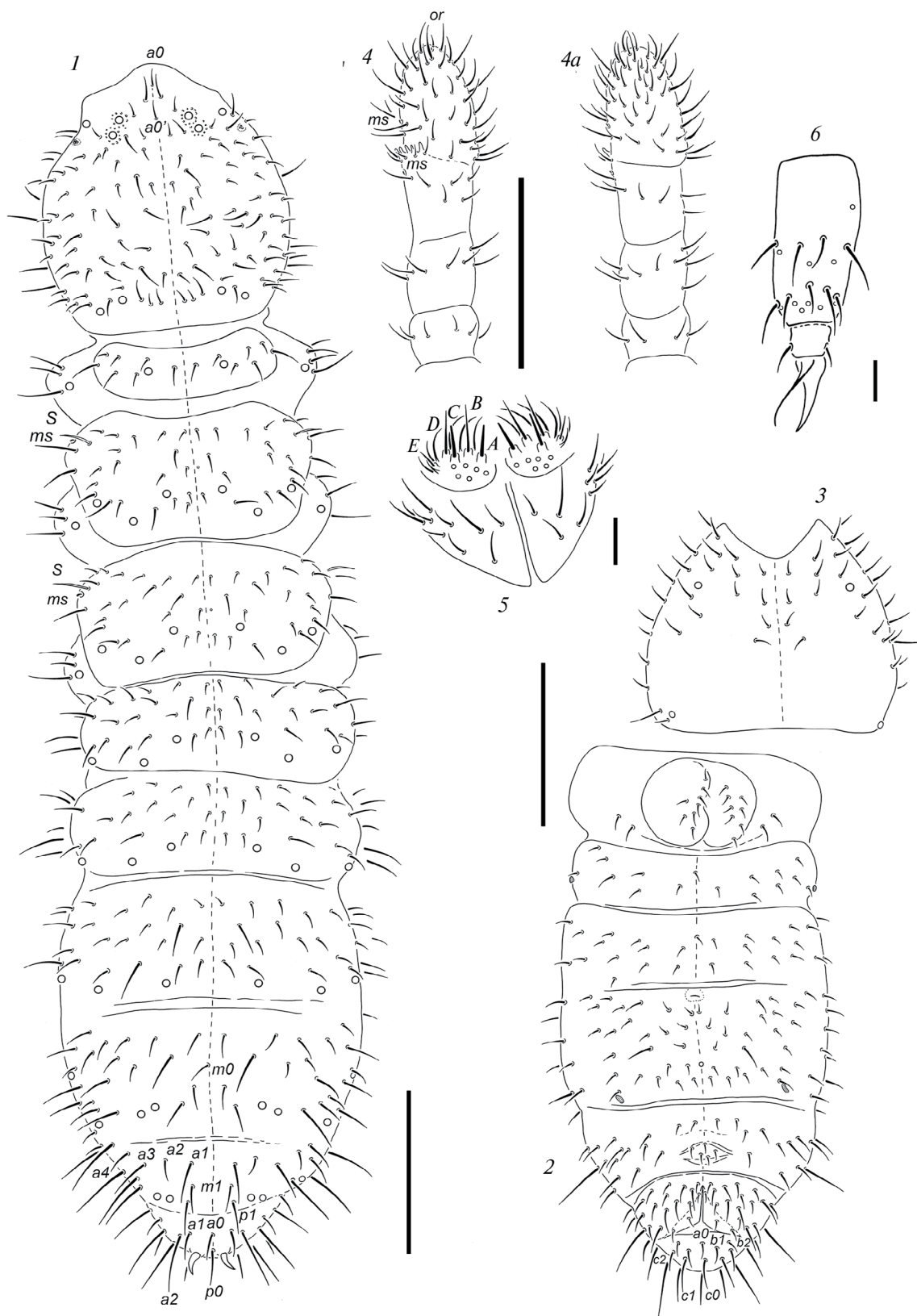


Fig. 4. *Oligaphorura ligni* sp. n.: 1 – dorsal chaetotaxy; 2 – ventral chaetotaxy of abdomen; 3 – ventral chaetotaxy of head; 4 – antenna, dorsal view; 4a – ibid., ventral view; 5 – labial palp with basomedian and basolateral parts of labium (spiniform guards not shown); 6 – tip of leg III, anterior side. Scales, mm: 1–4 – 0.1; 5–6 – 0.01.

absent as usual for the genus. Setae *p*1 on head in front of setae *p*2. *Th.* I with 4(5)+4(5) dorsal setae. Lateral *ms* present on both *Th.* II and *Th.* III. Terga of *Th.* II–*Abd.* III each with 3–4 pairs of axial setae. On *Abd.* VI seta *a*0 similar in length to setae *a*2, setae *a*1 three times shorter than *a*0. Thoracic sterna without setae. Ventral chaetotaxy of abdomen as in Fig. 5, 2.

Upper subcoxae of legs I–III with 3, 4, 5 setae, respectively. Tibiotarsi with 20–20–19 setae: distal whorl (*T*+*A*) with 11 setae, 7 *B*-setae (*B*7 absent only on *Ti* III), an unpaired seta *M* and one seta of *C*-whorl. Unguis with neither inner nor lateral teeth; unguiculus with broad basal lamella, slightly shorter than unguis (about 0.9 of its inner edge length) (Fig. 5, 7). *VT* with 6+6 proximal setae and 1+1 setae at base. Furcal remnant of *H*-type (Fig. 5, 2). Each lateral anal valve with *a*0 and *2a*1 setae, unpaired valve with *a*0, *2b*1, *2b*2 (*a*1 and *b*0 absent) and 5 setae in *c*-row. Small anal spines present.

Etymology. The new species was named after the region of its type locality.

Affinities. *Oligaphorura yakutica* sp. n. is rather similar to *O. duocellata* Babenko et Fjellberg 2015, described from the upper reaches of Kolyma River, Magadan Region. Both of these species are characterized by such unusual features as the absence of setae on thoracic sterna, the presence of two pairs of dorsal *pso* and a few setae on *Th.* I, as well as a distant position of *a*- and *b*-*pso* on *Abd.* IV. We tentatively include these two species into the *groenlandica*-group even though they have a furcal remnant of *H*-type (in the form of 4 small setae behind a finely granulated area) which is not typical of the group. *Oligaphorura yakutica* sp. n. can easily be distinguished from *O. duocellata* by the absence of ventral *pso* on the abdomen (vs 1111(2) in *O. duocellata*).

The presence of two pairs of dorsal *pso* on *Th.* I is uncommon among *Oligaphorura* species; previously this character was considered characteristic of only *O. quadrituberculata* (Börner 1901). This latter species has slightly more numerous dorsal *pso*, i.e. 32/2(3)3(4)3(4)/33(4)333, and only 3 *pso* on *Abd.* IV (vs 4 in the new species), a shorter unguiculus (half of the inner edge of the unguis, vs 3/4 in *O. yakutica* sp. n.), and the furcal remnant with a cuticular furrow (absent in *O. yakutica* sp. n.).

One more species, i.e. *O. ossetica* sp. n., also having 2+2 *pso* on *Th.* I, is described in this paper. It belongs to a different species-group and is hardly comparable to *O. yakutica* sp. n.

Oligaphorura subnuda

Shveenkov, Antipova et Babenko sp. n.

(Figs 6, 1–8)

Diagnosis. Species of the *groenlandica*-group. Body shape as usual for the genus. Anal spines present. Dorsal sensilla not distinguishable. Pseudocellar

formulae 32/033/44454 (dorsal), 11/000/0001 (ventral), and 111 (subcoxal). Ventral and subcoxal *psx* invisible. *AIIO* with 5 papillae, granulated clubs distinctly differing in sizes. *PAO* usually with 3 lobes, slightly smaller than nearest *pso*. Labial palp of the *AC*-type. Lateral *ms* present on both *Th.* II–III. Thoracic sterna with 0–0–1 setae on each side of the ventral line. Tibiotarsal chaetotaxy complete: distal whorls (*A*+*T*) of each *Ti* with 11 setae. Furcal remnant of *S*-type, cuticular fold distinct.

Type material. Holotype, female, Russia, Taimyr Peninsula, middle reaches of Pyasina River, former Ust'-Tareya [73.2529°N, 90.5962°E], *Dryas punctata* association on upper part of river slope, 22.07.2010, O. Makarova & A. Babenko leg. Paratypes, 3 females, 3 males and 2 juveniles, same data as holotype; 2 females and 3 males, same area and date but herbaceous meadow on river slope; 3 females and 2 males, same area, lemming's colony, 02.08.2010, all O. Makarova & A. Babenko leg.

Description. Size 0.58–0.71 mm, holotype 0.63 mm. Colour white in alcohol. Body cylindrical. Granulation fine and uniform, with 10–12 granules around dorsal *pso* (Figs 6, 1, 5).

Number of *pso* stable within available material and expressed as 32/033/44454 (dorsal) and 11/000/0001 (ventral) (Figs 6, 1–2). Ventral and subcoxal *psx* invisible. Upper *Sc* of legs I–III with 1 *pso* each (Fig. 6, 3).

Antennae slightly shorter than head, *Ant.* III–IV broad, club-like. Subapical organite present on *Ant.* IV, microsensillum located in proximal row of setae (Fig. 6, 6). *AIIO* consisting of 5 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one clearly larger) and lateral *ms*. Antennal area not marked. *Ant.* I–II with 8 and (12)13 setae, respectively. *PAO* smaller than nearest *pso* with 3 subequal lobes as a rule (Fig. 6, 5). Maxillary lamellae unmodified, maxillary outer lobe simple with 1 basal seta and 2 sublobes. Labrum with 4/322 setae. Labial palp with thickened terminal sensilla on papillae *A* and *C*, 10 guards (6 long and 4 spiniform) and 6 proximal setae (Fig. 6, 7). Basomedian and basolateral parts of labium with 4 and 5 setae, respectively.

Dorsal chaetotaxy almost symmetrical, especially in medial parts of terga, macrosetae clearly distinguishable only laterally and on abdominal tip (Fig. 6, 1), meso- and microsetae similar in size but differentiated in form: meso- and microsetae usually straight and truncate at tips, microsetae pointed and curved. *S*-setae not distinguishable as a rule. Head with two axial unpaired setae (*a*0 and *a*'0) on frontal part (Fig. 6, 4), *d*0 being absent as usual for the genus. Setae *p*1 on head and *Th.* II–III usually located in front of *p*2. *Th.* I with 6–7 dorsal setae on each side. Lateral *ms* present on both *Th.* II and *Th.* III (Figs 6, 3). Terga of *Th.* II–*Abd.* III with 3 pairs of axial microsetae and a pair of meso- and microsetae located slightly laterally. *Abd.* IV–V often with unpaired setae: *m*0 on

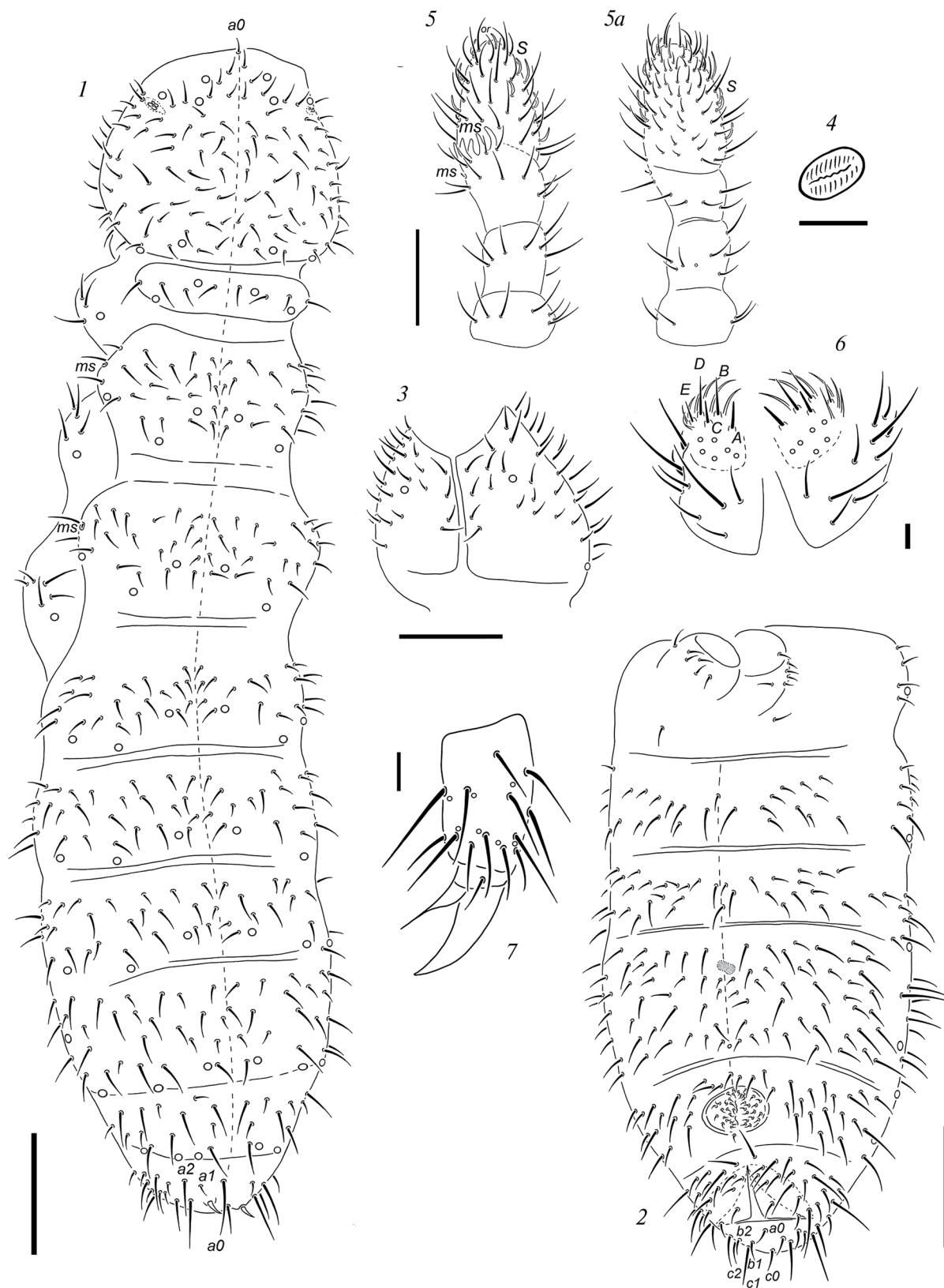


Fig. 5. *Oligaphorura yakutica* sp. n.: 1 – dorsal chaetotaxy; 2 – ventral chaetotaxy of abdomen; 3 – ventral chaetotaxy of head; 4 – *pso*; 5 – antenna, dorsal view; 5a – *ibid.*, ventral view; 6 – labial palp with basomedian and basolateral parts of labium (spiniform guards not shown); 7 – tip of leg I, outer side. Scales, mm: 1–3, 5–0.1; 6–7 – 0.01; 4–0.005.

Abd. IV and *p0* on *Abd.* V. Setae *a0* on *Abd.* VI slightly shorter than *a2*, setae *a1* almost half as long as *a2*.

Thoracic sterna with 0–0–1(2) setae each side of ventral line. *VT* with (6)7+7 proximal and 2+2(1) setae at base. Ventral chaetotaxy as in Fig. 6, 2. Furcal remnant of *S*-type, usually with 6+6 setae arranged in four irregular rows. Each lateral anal valve with *a0* and 2*a1* setae, unpaired valve with *a0*, 2*b1*, 2*b2* (*a1* and *b0* absent) and 7 setae in *c*-row.

Upper subcoxae of legs I–III usually with 4, 5, 4 setae, respectively; lower subcoxae with 0, 3, 3 setae; coxae – 3, 8, 8 setae; trochanters – 8, 8, 8 setae and femora – 12, 12, 12 setae. Tibiotarsi with 20–20–19 setae: distal whorls (*T+A*) complete, totally with 11 setae, 7 *B*-setae (*B7* absent on *Ti* III), an unpaired seta *M* within *B*-whorl and one *C*-seta on each leg. Unguis with neither inner nor lateral teeth, unguiculus about as long as 3/4 of inner edge of unguis with a narrow but clear basal lamella (Fig. 6, 8). Anal spines rather strong, usually constricted at base, set without papillae.

Etymology. The name of the new species reflects its high similarity with the Nearctic *O. nuda* (Fjellberg 1987).

Affinities. The species was earlier referred to in the East-Palaearctic fauna as *O. sp. aff. nuda* (see Babenko, 2013). It is very similar to this Nearctic form indeed, also characterized by the presence of additional *pso* on each side of abdominal terga and the absence of *pso* on *Th.* I. The only characters by which these species can be reliably distinguished are the presence (*O. subnuda* sp. n.) or absence (*O. nuda*) of ventral *pso* on *Abd.* IV, and the type of the labium (*AC*- type in the new species, vs *A*- type in *O. nuda* (after Fjellberg, 1999)).

Another similar form, *O. interrupta* (Fjellberg 1987), inhabits more eastern parts of the Palaearctic, ranging from Yakutia to the Magadan Region (Babenko, Fjellberg, 2015). The most common dorsal pseudocellar formula in this species is 32/033/33353, but variations are frequent and specimens with additional *pso* on some abdominal terga are also observed. The whole formula may be expressed as follows, 32/033/3(4).3(4).3(4).5(4).3(4), which covers that in *O. subnuda* sp. n. Nevertheless, among the vast available material of *O. interrupta*, there are no specimens with ventral *pso* on *Abd.* IV.

The new species clearly prefers the warmest sites in the area of its type locality, being mainly found on south-facing slopes. Thus, it may well be presumed that the main part of its distributional range encompasses more southern territories than the region where it is still found.

Oligaphorura cavicola

Shveenkov, Antipova et Babenko sp. n.
(Figs 7, 1–7)

Diagnosis. Species of the *groenlandica*-group. Body shape as usual for the genus. Anal spines present.

Dorsal sensilla not distinguishable. Pseudocellar formulae 32/133/44454 (dorsal), 11/000/0001 (ventral), and 111 (subcoxal). Ventral and subcoxal *psx* present. *AIHIO* with 5 high papillae, granulated clubs distinctly differing in shape and size. *PAO* with 4 lobes, its longer axis about as long as 1.5–1.7 of nearest *pso*. Labial palp of the *AC*-type. Lateral *ms* present on both *Th.* II–III. Thoracic sterna with 0–0–(0)1 setae on each side of the ventral line. Tibiotarsal chaetotaxy complete: distal whorls (*A+T*) of each *Ti* with 11 setae. Furcal remnant of *S*-type, cuticular fold distinct.

Type material. Holotype, male, Russia, north of Perm Region, 10 km north of Nyrob, Kolva River basin, Cave Div'ya [60.8097° N, 56.7417° E], grotto Kaban [about 400 m from the entry], 07.01.2007, I. Lавров leg. Paratypes, 3 females and 4 males, same data as holotype.

Description. Size 1.2–1.6 mm, holotype 1.2 mm. Colour white in alcohol. Body cylindrical (Fig. 7, 1). Granulation fine and uniform, with 12–14 granules around dorsal *pso*.

Number of *pso* stable within available material and expressed as 32/133/44454 (dorsal) and 11/000/0001 (ventral) (Figs 7, 1–2). Ventral *psx* usually as 0/000/?11000. Upper *Sc* of legs I–III with one *pso* and one *psx* each, one *psx* also visible on inner side of each femora.

Antennae about as long as head, *Ant.* III–IV broad, club-like. Subapical organite present on *Ant.* IV, microsensillum located in proximal row of setae (Fig. 7, 3). *AIHIO* consisting of 5 long papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one clearly larger and stronger curved) (Fig. 7, 4) and lateral *ms*. Antennal area not marked. *Ant.* I–II with 8 and 12–14 setae, respectively. *PAO* about as long as 1.5–1.7 of nearest *pso* with 4 lobes, anterior pair clearly longer (Fig. 7, 6). Maxillary lamellae unmodified, maxillary outer lobe simple with 1 basal seta and 2 sublobes. Labrum with 4/9 setae. Labial palp with thickened terminal sensilla on papillae *A* and *C*, 10 guards (6 long and 4 spiniform) and 6 proximal setae (Fig. 7, 5). Basomedian and basolateral parts of labium with 4 and 5 setae, respectively.

Dorsal chaetotaxy more or less symmetrical (Fig. 7, 1), although intraspecific variations frequent; macrosetae well differentiated especially on lateral parts of terga, meso- and macrosetae usually straight and truncate at tips, microsetae pointed and curved. *S*-setae not distinguishable. Head with one axial unpaired setae (*a0*) on frontal part, *d0* being absent as usual for the genus. Setae *p1* on head usually in front of *p2*. *Th.* I with 5–6 dorsal setae on each side. Lateral *ms* present on both *Th.* II and *Th.* III. Terga of *Th.* II–*Abd.* III usually with 3 pairs of axial microsetae and a pair of mesosetae of similar size located slightly laterally. Chaetotaxy of medial part of *Abd.* IV unstable; axial mesosetae (*a1* and *p1*) on *Abd.* V rather long and subequal to microsetae

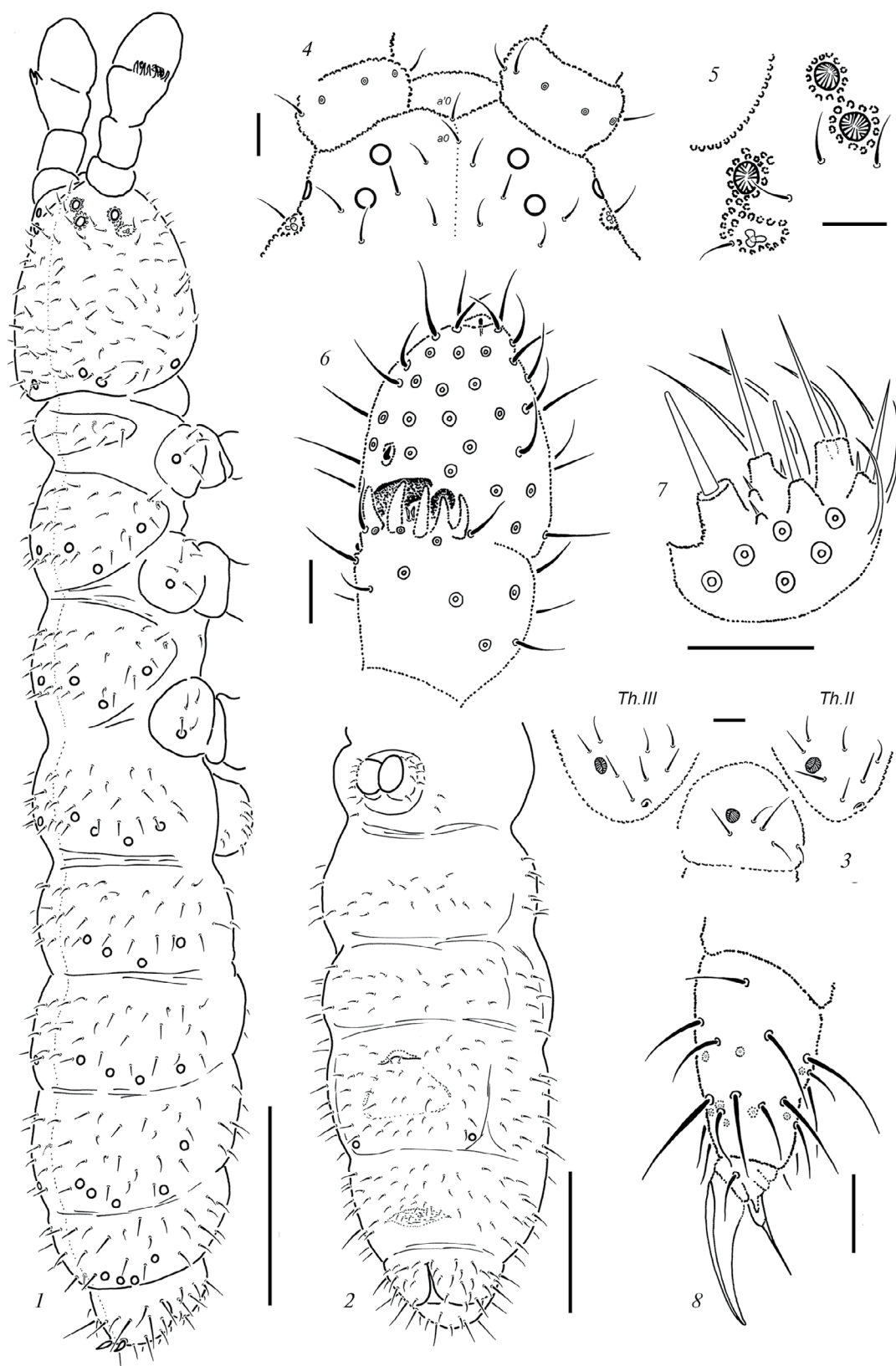


Fig. 6. *Oligaphorura subnuda* sp. n.: 1 – dorsal chaetotaxy; 2 – ventral chaetotaxy of abdomen; 3 – Th. II–III and Sc II, lateral view; 4 – chaetotaxy of anterior part of head; 5 – antennal pso and PAO; 6 – antennal segments III–IV; 7 – labial palp; 8 – tip of leg I. Scales, mm: 1–2 – 0.1; 3–8 – 0.01.

m1, unpaired seta *p0* present or absent. Seta *a0* on *Abd.* VI slightly longer than *a1*, the latter about half as long as *a2*.

Thoracic sterna with 0-0-(0)1 setae each side of ventral line, sometimes seta present only on one side of *Th.* III. *VT* with 6+6 proximal and 2+2(1) setae at base as a rule. Ventral chaetotaxy as in Fig. 7, 2. Furcal remnant of *S*-type, setae on manubrial field usually arranged in four irregular rows. Each lateral anal valve with *a0* and *2a1* setae, unpaired valve with *a0*, *2a1*, *2b1*, *2b2* (*b0* absent) and usually 7 setae in *c*-row.

Upper subcoxae of legs I–III with 4(5), 4(5), 4 setae, respectively; lower subcoxae with 0, 3, 3 setae; coxae – 3, 7–9, 9–12 setae; trochanters – 8–9, 8–9, 9–11 setae and femora – 14, 14–15, 11–14 setae. Tibiotarsi with 20–20–19 setae: distal whorls (*T+A*) complete, totally with 11 setae, 7–7–6 *B*-setae (*B7* absent on *Ti* III), an unpaired seta *M* within *B*-whorl and one *C*-seta on each leg. Unguis long and narrow with neither inner nor lateral teeth, unguiculus about as long as 0.8 of inner edge of unguis with clear basal lamella (Fig. 7, 7). Anal spines rather strong, slightly constricted at base, set almost without papillae.

Etymology. The name of the new species reflects its cavernicolous style of life.

Affinities. The most characteristic feature of the new species is the increased number of dorsal *ps0* on all abdominal segments, which, however, is not unique for the genus and occurs among a fairly large number of congeners. On the other hand, in most of such cases, additional *ps0* are developed not only on the abdomen, but also on the head and thorax. The basic set of dorsal *ps0* in the anterior part of the body (on the head and thorax) and an increase in their number on abdominal segments is known only for eight described species. Of these, five species, namely *O. reversa* (Fjellberg 1987), *O. nuda* (Fjellberg 1987), *O. interrupta* (Fjellberg 1987), *O. arnei* Pašnik et Kaprus' 2019, and *O. subnuda* sp. n. lack *ps0* on the first thoracic segment, making them quite easy to distinguish from *O. cavicola* sp. n. It is also fairly easy to distinguish the new species from the Spanish *O. alavensis* (Simón-Benito et Lucifáñez 1994), which has a similar dorsal *ps0* formula, i.e. 32/133/44463, but lacking anal spines.

Only two remaining species, *O. uralica* (Khanislamova 1986) and *O. changbaiensis* (Sun et Wu 2012), show a dorsal *ps0* formula completely identical to that of *O. cavicola* sp. n. Of these, the almost sympatric *O. uralica* differs significantly in the number of subcoxal (*Sc* I–III with 233 *ps0*, vs 111 in *O. cavicola* sp. n.) and ventral *ps0* (2/000/1112, vs 2/000/0001 in *O. cavicola* sp. n.). The Chinese species, *O. changbaiensis*, formally seems to be most similar to the new species, although it is characterized by a different type of furcal chaetotaxy (*A*-type, vs *S*-type in *O. cavicola* sp. n.) and therefore was originally described in the genus *Micraptorura* Bagnall 1949. These two species also differ in a number of

other characteristics, for instance, the labial type (*ABC*, vs *AC* in *O. cavicola* sp. n.), the number of ventral *ps0* (2/000/0000, vs 2/000/0001 in *O. cavicola* sp. n.) and *psx* on the upper subcoxae (222, vs 111 in *O. cavicola* sp. n.) and ventrally on the abdomen (2222, vs ?110 in *O. cavicola* sp. n.).

Formally, *O. cavicola* sp. n. is also quite similar to *O. subnuda* sp. n., which is described above. Both species have almost identical dorsal, ventral and subcoxal *ps0* formulas and are found in the central regions of the Palaearctic. Besides the presence of *ps0* on *Th.* I only in *O. cavicola* sp. n., these two species differ significantly in size (1.2–1.6 mm in *O. cavicola* sp. n., vs 0.6–0.7 mm in *O. subnuda* sp. n.), the differentiation of dorsal setae, the relative size of the *PAO*, the number of labral setae, and the presence/absence of subcoxal and ventral *psx*.

Oligaphorura neglecta

Shveenkov, Antipova et Babenko sp. n.
(Figs 8, 1–3)

Diagnosis. Species of the *groenlandica*-group. Body shape as usual for the genus. Anal spines present. Dorsal sensilla present but poorly distinguishable. Pseudocellar formulae 32/133/33343 (dorsal), 11/000/0000 (ventral), 111 (subcoxal). Ventral and subcoxal *psx* present. *IIIIIO* with 5 papillae, granulated clubs distinctly differing in sizes. *PAO* usually with 3 lobes, its longer axis clearly longer than nearest *ps0* diameter. Labial palp of the *AC*-type. Lateral *ms* present on both *Th.* II–III. Axial part of *Abd.* V with setae *m1* clearly shorter than *a1* and *p1*. Thoracic sterna with 0–1–1(2) setae on each side of the ventral line. Tibiotarsal chaetotaxy complete: distal whorls (*A+T*) of each *Ti* with 11 setae. Furcal remnant of *S*-type, cuticular fold distinct.

Type material. Holotype, female, Russia, Taymyr Peninsula, middle reaches of Pyasina River, former Ust'-Tareya [73.2529°N, 90.5962°E], *Dryas punctata* association on pingo, 22.07.2010, O. Makarova & A. Babenko leg. Paratypes, 2 males and 2 juveniles, same data as holotype; 11 females, 6 males and 5 juveniles, same area, nival slope with *Cassiope tetragona*, 27.07.2010; 5 females, 2 males and 1 juvenile, same area, polygonal mire, 01.08.2010; 4 females, same area, tussock tundra, 28.07.2010; 2 males, same area, zonal tundra association, 27.7.2010; 2 males and 11 juveniles, same area, lemming's colony, 02.08.2010; 2 females, male and juvenile, same area, *Betula nana* association, 27.7.2010; all O. Makarova & A. Babenko leg.

Additional material. 2 females, 2 males and juvenile, Novosibirsk Islands, Kotelnii Island [75.05°N, 140.17°E], slope of valley, 31.07.1994, M. Berezin leg.; 2 females and male, same area and date, nival slope, mosses, A. Babenko leg.; female, Yakutia (Sakha Republic), Suntar-Khayata Mt. Range, upper reaches of Kybyume River [63.22°N, 139.53°E], 1250 m alt.,

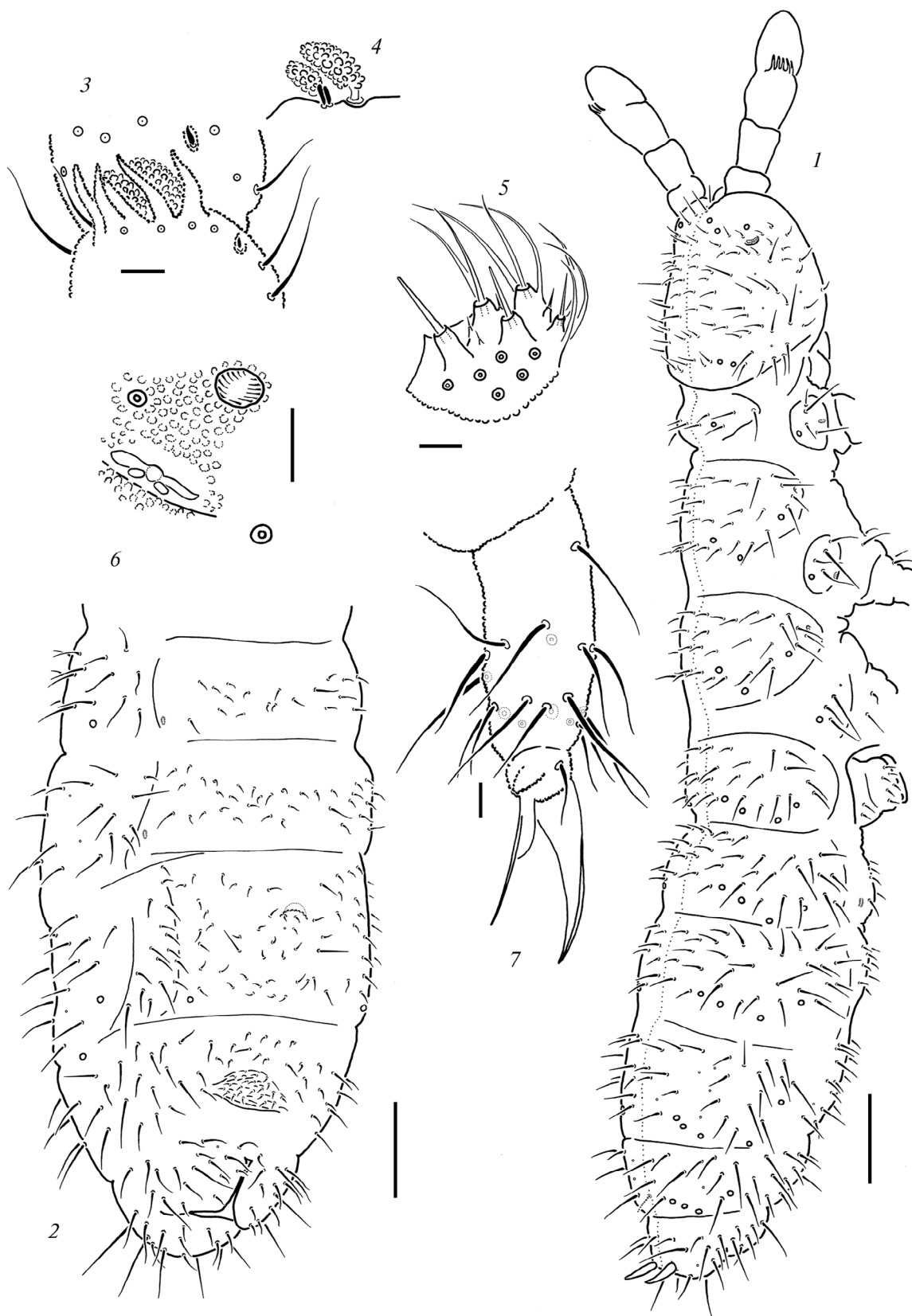


Fig. 7. *Oligaphorura cavicola* sp. n.: 1 – dorsal chaetotaxy; 2 – ventral chaetotaxy of abdomen; 3 – AIII; 4 – sensory rods and granulated clubs of AIII; 5 – labial palp; 6 – PAO and antennal *ps*; 7 – tip of leg III. Scales, mm: 1–2 – 0.1; 3–7 – 0.01.

Salix spp. in floodplain, 30.07.2002, O. Makarova leg.; 3 females and 1 male, same republic, Leno-Vilyui interfluvium, environs of Asyma [62.4003°N, 126.7931°E], burnt larch forest, 28.06.2022 and 1 male, same biotope, but 18.08.2022, A. Burnasheva leg.

Description. Size 0.7–1.0 mm (males), 0.9–1.3 (females), holotype 0.89 mm. Colour white in alcohol. Body shape as usual for genus. Granulation fine and uniform, with 10–12 granules around dorsal *ps*o.

Number of *ps*o stable within available material and expressed as 32/133/33343 (dorsal) and 11/000/0000 (ventral). Ventral *ps*x present, their number rather variable: head as a rule with one *ps*x near basolateral part of labium, *Abd.* I–IV usually with 2222 ventral *ps*x and one *ps*x on each anal lobe (1/000/222201+1^m as a whole) (Fig. 8, 1). Upper *Sc* of legs I–III with one *ps*o each and usually with (1)2–2 *ps*x.

Antennae slightly shorter than head, *Ant.* III–IV broad, club-like. Subapical organite present on *Ant.* IV, microsensillum located in proximal row of setae. *AIIO* consisting of 5 high and narrow papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one clearly larger (Fig. 8, 2)) and lateral *ms*. Antennal area not marked. *Ant.* I–II with (8)9 and 14–15 setae, respectively. *PAO* with 3 lobes as a rule, its longer axis almost 2 times as long as *ps*o diameter. Maxillary lamellae unmodified, maxillary outer lobe simple with 1 basal seta and 2 sublobes. Labrum with 4/522 setae. Labial palp with thickened terminal sensilla on papillae *A* and *C*, 10 guards (6 long and 4 spiniform) and 6 proximal setae. Basomedian and basolateral parts of labium with 4 and 5 setae, respectively.

Dorsal chaetotaxy in medial parts of terga almost symmetrical, macrosetae clearly distinguishable only on abdominal tip, setae on other parts of body similar in size but differentiated in form: mesosetae usually more straight and truncate at tips, microsetae pointed and curved. Dorsal *S*-setae poorly distinguishable from mesosetae, their highest seen number as 2/011/22211. Head with one axial unpaired seta (*a*0) on frontal part, *d*0 being absent as usual for the genus. Setae *p*1 on head in front of *p*2. *Th.* I with (7)8–9 dorsal setae on each side. Lateral *ms* present on both *Th.* II and *Th.* III. Terga of *Th.* II–*Abd.* III with 3 pairs of axial microsetae and a pair of mesosetae located slightly laterally. Chaetotaxy of medial part of *Abd.* IV usually more irregular. Axial microsetae *m*1 on *Abd.* V clearly shorter than mesosetae *a*1 and *p*1 (Fig. 8, 3). Mesoseta *a*0 on *Abd.* VI subequal to microsetae *a*1 and about 1.5 times shorter than macrosetae *a*2.

Thoracic sternum with 0–1–1(2) setae each side of ventral line. *VT* with up to 9 proximal setae on each side and usually 2+2 setae at base. Furcal remnant of *S*-type with clear cuticular fold and 14–16 setae on manubrial field (Fig. 8, 1). Each lateral anal valve with *a*0 and *2a*1 setae, unpaired valve with *a*0, *2b*1, *2b*2 and 5 setae in *c*-row (*b*0 and *a*1 absent).

Upper subcoxae of legs I–III with 4, (5)6, (5)6 setae, respectively; lower subcoxae with 0, 3, 4 setae; coxae – 3, 8–11, 12–14 setae; trochanters – 9–10, 9–10, (8)9 setae and femora – 15–18, 16–18, (14)15 setae. Tibiotarsi with 20–20–19 setae: distal whorls (*T*+*A*) complete, totally with 11 setae, 7 *B*-setae (*B*7 absent on *Ti* III), an unpaired seta *M* within *B*-whorl and one *C*-seta on each leg. Unguis without inner tooth, lateral ones present only occasionally, unguiculus about as long as 3/4 of inner edge of unguis with a narrow but clear basal lamella. Anal spines rather strong and curved, usually set on low papillae.

Etymology. The name of the new species reflects the fact that, despite being known from the late 80s of the last century, it was described only now.

Affinities. *Oligaphorura neglecta* sp. n. was first found on the Taimyr Peninsula by A. Fjellberg in the summer of 1989, and till now it was usually considered as a bisexual form of the variable *O. groenlandica* (Tullberg 1877) (see Fjellberg, 1998; Babenko, Fjellberg, 2015). This point of view seems quite justified, since for some species of the subfamily Onychiurinae the existence of large parthenogenetic and smaller bisexual forms has already been experimentally confirmed (Hale, 1964). The morphological characters commonly used to separate species in the genus *Oligaphorura*, such as *AIIO* and *PAO*, labrum and labium, number of dorsal, ventral and subcoxal *ps*o, the presence of *ms* on *Th.* III, position of “dental” setae on manubrial field, tibiotarsal chaetotaxy, are all identical in both species. The presence of males also does not allow us to reliably distinguish these species. In most of the northern regions of the Holarctic, the true *O. groenlandica* is only represented by females, but males are still found in some populations. For example, we noted them in the area of Pevek Town, western Chukotka. As a result, apart from a smaller size (0.7–1.3 mm in *O. neglecta* sp. n., vs 1.3–1.7 mm in *O. groenlandica*), the only notable characters which truly separate *O. neglecta* sp. n. from *O. groenlandica*, are the structure of the furcal remnant (presence vs absence of a cuticular fold, cf. Fig. 8, 1 and Fig. 8, 4), the more pronounced differences in size of *AIIO* sensilla (cf. Fig. 8, 2 and Fig. 8, 5) and the differentiation of axial setae on *Abd.* V: curved microsetae *m*1 are shorter than straight mesosetae *a*1 and *p*1 in the former species (Fig. 8, 3), whereas in *O. groenlandica* setae *m*1 are clearly longer than other axial setae (Fig. 8, 6). Apparently, the *ps*x formulas also differ in the species compared, but their rather high variability (see Babenko, Fjellberg, 2015) in both species does not allow them to be reliably separated by this trait. The presence of lateral teeth on the unguis of *O. groenlandica*, mentioned for this species by Fjellberg (1998), is sometimes also seen in *O. neglecta* sp. n.

In our opinion, *O. neglecta* sp. n. is probably not the only cryptic species in the *groenlandica* complex, which clearly requires additional attention, primarily in relation to the “southern” populations.

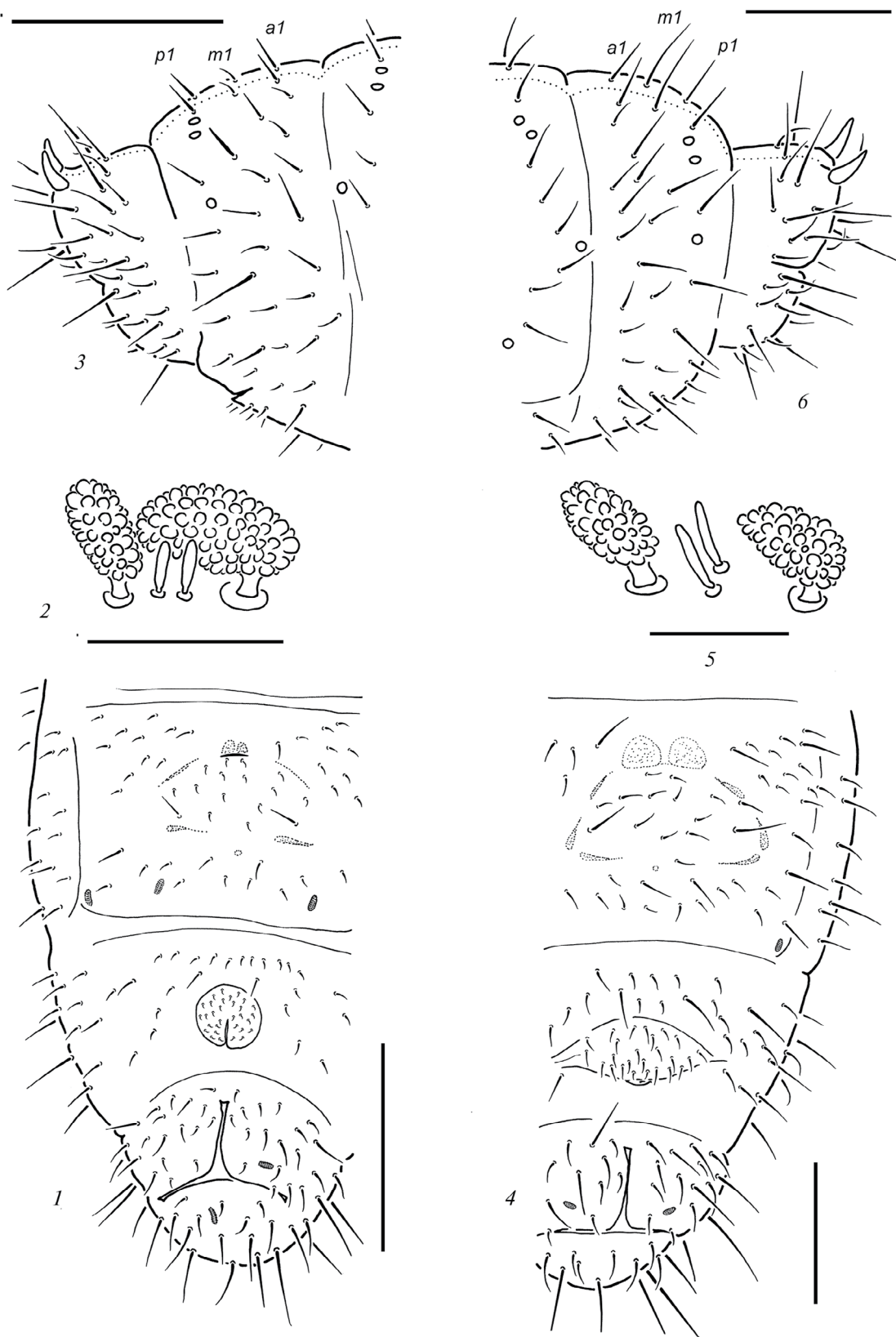


Fig. 8. *Oligaphorura neglecta* sp. n. (1–3) and *Oligaphorura groenlandica* (4–6): 1, 4 – ventral chaetotaxy of abdomen (1 – male, 4 – female); 2, 5 – sensory rods and granulated clubs of AIIIIO; 3, 6 – dorsal chaetotaxy of Abd. V–VI. Scales, mm: 1, 3, 4, 6–0.1; 2, 5–0.01.

Oligaphorura primorica
Shveenkov, Antipova et Babenko sp. n.
(Figs 9, 1–7)

Diagnosis. Species of the *groenlandica*-group. Body shape as usual for the genus; head, thorax and *Abd.* VI with fields of coarser cuticular granulation; dorsal setae clearly differentiated into long and straight macrochaetae and short and curved microsetae. Anal spines present. Dorsal sensilla invisible. Pseudocellar formulae as 32/033/33343 (dorsal), 11/000/0000 (ventral), and 111 (subcoxal). Ventral and subcoxal *psx* present. *AIIO* with 5 papillae, granulated clubs distinctly differing in sizes. *PAO* with (3)4 lobes, 1.5–2.0 times longer than nearest *psa* diameter. Labial palp of the *AC*-type. Lateral *ms* present on both *Th.* II–III. Thoracic sterna with 0–1–1 setae on each side of the ventral line. Tibiotarsal chaetotaxy complete: distal whorls (*A*+*T*) of each *Ti* with 11 setae. Unguis with inner and a pair of lateral teeth. Furcal remnant of *S*-type, cuticular fold small but distinct.

Type material. Holotype, male, Russia, Southern Primorye, Vladivostok Botanical Garden, coniferous-broad-leaved forest [43.2222°N 131.9936°E], winter traps, 20 November 2016–11 March 2017, A. Komisarenko leg.

Description. Size of a single available specimen (holotype) 1.53 mm. Colour white in alcohol. Body shape as usual for genus. Granulation of dorsal side of body very characteristic with fields of coarser granulation on head, all three thoracic terga and *Abd.* VI; similar fields developed also on upper subcoxae and *Ant.* I–II (Fig. 9, 1).

Number of *psa* expressed as 32/033/33343 (dorsal) and 11/000/0000 (ventral) (Figs 9, 1–2), on head two anterior medial *psa* and one posterior *psa* set within coarsely granulated part (Figs 9, 1). Ventral *psx* formula as 0/000/111101^m. Upper *Sc* of legs I–III with one *psa* and one ventro-lateral *psx* each.

Antennae about as long as head; *Ant.* III–IV broad, club-like (Figs 9, 4). Subapical organite present on *Ant.* IV, microsensillum located in proximal row of setae; dorsal side of segment with two usual types of setae, curved and more straight ones, and also with two slightly thickened sensilla on inner side. *AIIO* (Fig. 9, 4–5) consisting of 5 high and thick papillae, 5 guard setae, 2 long and thin sensory rods, 2 granulated clubs (external one curved and clearly larger) and lateral *ms*. Antennal area clearly marked by tegumental granulation. *Ant.* I–II with 9 and 16–18 setae, respectively. *PAO* with (3)4 lobes, its longer axis almost 2 times as long as *psa* diameter (Fig. 9, 6). Maxillary lamellae unmodified, maxillary outer lobe simple with 1 basal seta and 2 sublobes. Labrum with 4/522 setae, four distal setae clearly longer. Labial palp with thickened terminal sensilla on papillae *A* and *C*, 10 guards (6 long and 4 spiniform) and 6 proximal setae. Basomedian and basolateral parts of labium with 4 and 5 setae, respectively.

Dorsal chaetotaxy (Figs 9, 1, 3) in a single available specimen slightly irregular even in medial part of terga, with many additional setae, especially laterally; macrosetae clearly distinguishable, strong and rather long, microsetae short, pointed and curved. Dorsal *S*-setae undifferentiated. Head with one axial unpaired seta (*a0*) on frontal part. Setae *p1* on head long and clearly set in front of *p2*. *Th.* I with 7 dorsal setae on each side. *Th.* II–*Abd.* III with *a1* as macrosetae. Lateral *ms* present on both *Th.* II and *Th.* III. Mesoseta *a0* on *Abd.* VI subequal to microsetae *a1* and about half as long as macrosetae *a2*.

Thoracic sterna with 0–1–1 setae on each side of ventral line. *VT* with 9+10 proximal setae, 2+2 setae on anterior side and 2+3 setae at base. Ventral chaetotaxy of abdomen rather abundant (Fig. 9, 2), setae differentiated only on abdominal tip. Furcal remnant of *S*-type with small, but clear cuticular fold, manubrial field with 19 setae in several irregular rows.

Upper subcoxae of legs I–III with 4, 6, 5 setae, respectively; lower subcoxae with 0, 3, 3–4 setae; coxae – 3, 11, 14 setae; trochanters – 10, 10, 9–10 setae and femora – 19, 18, 16 setae. Tibiotarsi with 20–20–19 setae: distal whorls (*T*+*A*) complete, totally with 11 setae, 7 *B*-setae (*B7* absent on *Ti* III), an unpaired seta *M* within *B*-whorl and one *C*-seta on each leg. Unguis with clear inner tooth and a pair of lateral ones in basal half, unguiculus about as long as 3/4 of inner edge of unguis with narrow basal lamella (Fig. 9, 7). Anal spines conical, set without papillae on coarsely granulated belt of *Abd.* VI (Fig. 9, 3).

Etymology. The name of the new species is associated with the region of its supposed distribution – i.e. Southern Primorye.

Affinities. Despite the limited material (only one specimen of this species was found in three-month trap collections), we venture to describe it, since it is hard to confuse with any of the known species, even taking into account the very possible variability of some characters. First of all, the peculiar coarse granulation of some parts of the body, such as the head, thoracic segments and the tip of the abdomen, should be noted. Enlarged granulations on some segments are certainly not a unique feature of the genus, but a similar type of granulation that covers only the anterior part of the body and the last segment of the abdomen, is only known in four species of the genus, namely *O. tottabetsuensis* (Yosii 1972), *O. koreana* (Weiner 1994), *O. linderae* (Weiner 1994), and *O. judithae* (Weiner 1994). All of them were described from adjacent East Asian regions: the former species from Hokkaido, and the other three from the Korean Peninsula. Most likely they represent an isolated regional group of related species, and *O. primorica* sp. n. occupies a somewhat isolated position in it, differing from all species of this group in a noticeable differentiation of the dorsal setae. Among representatives of this group, *O. primorica* sp. n. shares

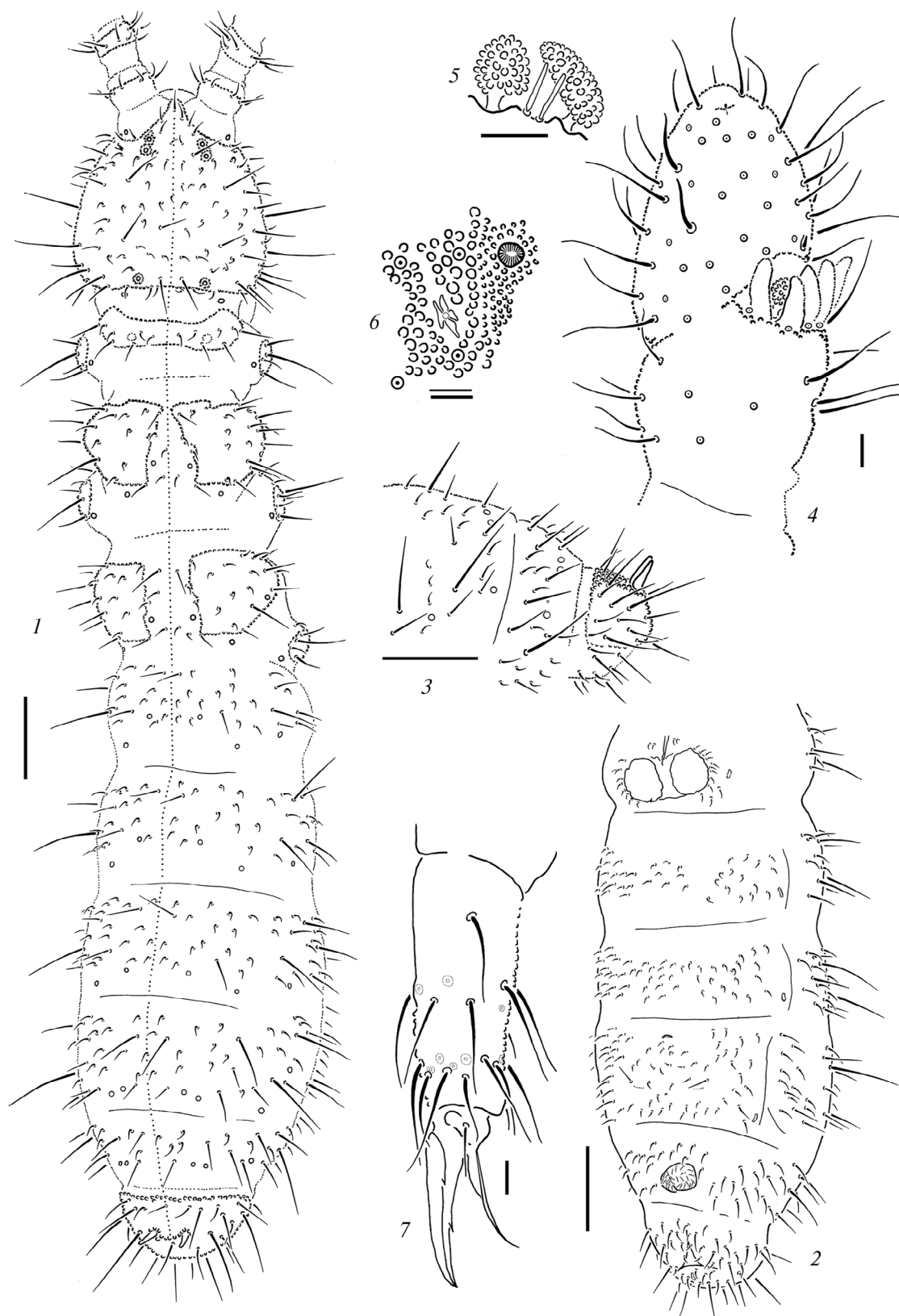


Fig. 9. *Oligaphorura primorica* sp. n.: 1 – dorsal chaetotaxy; 2 – ventral chaetotaxy of abdomen; 3 – dorsal chaetotaxy of *Abd.* IV–VI, lateral view; 4 – antennal segments III–IV; 5 – sensory rods and granulated clubs of *AIII*; 6 – *PAO* and antennal *pso*; 7 – tip of leg III. Scales, mm: 1–3 – 0.1; 4–7 – 0.01.

the same number of dorsal and ventral *ps* only with *O. koreana*. It is also possible that an identical dorsal *ps* formula is also characteristic of *O. tottabetsuensis*. This latter species also lacks *ps* on *Th. I*, whereas the presence of only three *ps* on *Abd. IV* is postulated, which, in our opinion, needs confirmation. Apart from weakly differentiated dorsal setae and the absence of teeth from the unguis, these two species, *O. koreana* and *O. tottabetsuensis*, differ quite clearly from *O. primorica* sp. n. in the location of the *ps* on the head. In *O. primorica* sp. n. only one *ps* of the anterior group is located inside the antennal base (within the area of finer granulation), vs two such *ps* in *O. tottabetsuensis*, and all three *ps* in *O. koreana*. In addition, in the latter species, both posterior *ps* on the head are located beyond the coarsely granulated field, vs only one *ps* in *O. primorica* sp. n. or both *ps* located “at the margin of the granulate area” (Yosii, 1972, p. 84) in *O. tottabetsuensis*. The other two species of the group are characterized not only by the presence of *ps* on the first thoracic segment, but also by a greater number of *ps* at the end of the abdomen (32/133/33354, totally).

In the Far Eastern regions, only one other species of the genus, *O. aborigensis* (Fjellberg 1987), is known, which, like *O. primorica* sp. n., shows a differentiated dorsal chaetom with large macrosetae. Its body granulation, however, is “fine and uniform, not significantly enlarged on *Abd. 6*” (Fjellberg, 1987, p. 285), and it is characterized by such a feature as the absence of sublobal hairs on the maxillary outer lobe which is unique in the genus.

A key to the *Oligaphorura* species of the world fauna

1. Head with more than 4 postantennal *ps*.....
..... *O. multiperforata* (Gruija 1973) [d. *ps*: 10.9/6.15.15/15.19.18.22.9]
– Head with fewer postantennal *ps*..... 2
2. Head with 4 postantennal *ps* 3
– Head with 3 postantennal *ps* 4
3. *Th. III* with lateral *ms*; anal spines present; setae on thoracic sterna absent *montana*-group 13
– *Th. III* without *ms* (unknown for *O. marcuzzii*); anal spines absent; setae on thoracic sterna usually present *marcuzzii*-group 17
4. *AIIO* with 4 papillae; *Abd. IV* with 3+3 dorsal *ps*
..... *O. palissai* (Yosii 1971) [d. *ps*: 32/133/33333]
– *AIIO* usually with 5 papillae; if only 4 papillae present, than *Abd. IV* with 4+4 dorsal *ps*..... 5
5. *AIIO* with 4 papillae; *Abd. I–III* with 444 dorsal *ps*.....
..... *O. gela* (Christiansen et Bellinger 1980) [d. *ps*: 31/133/44444]
– *AIIO* usually with 5 papillae; if only 4 papillae present, than *Abd. I–III* with 333 dorsal *ps*..... 6

6. *Th. I* with 2(3)+2(3) *ps*; furcal remnant with a cuticular fold.....
..... *O. quadrituberculata* (Börner 1901) [d. *ps*: 32/2(3)3(4)3(4)/33(4)333]
– *Th. I* usually with 0–1+0–1 *ps*; if 2+2 dorsal *ps* present on *Th. I*, than furcal remnant without a cuticular fold..... 7
7. Tibiotarsi with 11 setae in distal whorls (*T* and *A*) 9
– Tibiotarsi with 9 or fewer distal setae 8
8. Tibiotarsi with 9 distal setae
..... *diffrens*-group 24
– Tibiotarsi with 5–8 distal setae
..... *daii*-group 35
9. Anal spines absent..... 10
– Anal spines present..... 11
10. *Th. I–III* with 133 *ps*; *Sc* with 122 *ps*
..... *O. alavensis* (Simón-Benito et Lucíañez 1994) [d. *ps*: 32/133/44463]
– *Th. I–III* with 122 *ps*; *Sc* with 111 *ps*.....
..... *O. serratotuberculata* (Stach 1933) [d. *ps*: 32/122/33343]
11. Furcal area without cuticular fold, *D*-type.....
..... *alnus*-group 39
– Furcal area with or without cuticular fold – *A*-, *S*- or *H*-type 12
12. Furcal remnant of *A*-type *absoloni*-group 45
– Furcal remnant of *S*- or *H*-type
..... *groenlandica*-group 54
13. Head with 2+2 *ps* on posterior edge 14
– Head with 3+3 *ps* on posterior edge 15
14. *Abd. I–III* with 5(6)55 dorsal *ps*.....
..... *O. ussurica* Shveenkov et Babenko 2019 [d. *ps*: 42/144/5(6)5554]
– *Abd. I–III* with 444 dorsal *ps*.....
..... *O. kedroviensis* Shveenkov et Sun 2019 [d. *ps*: 42/144/44454]
15. *Abd. I–III* with 555 dorsal *ps*
..... *O. chankaensis* Sun et Wu 2012 [d. *ps*: 43/144/5556(7)4(5–6)]
– *Abd. I–III* with 544 dorsal *ps* 16
16. *Abd. IV–V* with 53 dorsal *ps*
..... *O. montana* Weiner 1994 [d. *ps*: 43/144/54453]
– *Abd. IV–V* with 64 dorsal *ps*...*O. pseudomontana* Sun et Wu 2012 [d. *ps*: 43/144/54464]
17. Head with 2+2 *ps* on posterior edge..... 18
– Head with 3+3 *ps* on posterior edge 22
18. *Abd. I–III* with 444 dorsal *ps*
..... *O. marcuzzii* (Cassagnau 1968) [d. *ps*: 42/144/44454]
– *Abd. I–III* with different number of dorsal *ps* 19

19. Tibiotarsi with 11 distal setae
..... *O. ambigua* Babenko et Fjellberg 2015 [d. *ps*: 42/133/33354]
– Tibiotarsi with 9 or fewer setae in distal whorls 20
20. Tibiotarsi with 9 distal setae
..... *O. ossetica* sp. n. [d. *ps*: 42/244/5.7.7.10.6]
– Tibiotarsi with 6 distal setae 21
21. *Th.* I–III with 133 *ps* *O. humicola* Shvejonkova et Potapov 2012 [d. *ps*: 42/133/33354]
– *Th.* I–III with 144 *ps* *O. kremenitsai* Shvejonkova et Potapov 2012 [d. *ps*: 42/144/33354]
22. Tibiotarsi with 9 distal setae
..... *O. igori* Shveenkov et Babenko 2022 [d. *ps*: 43/133/44354]
– Tibiotarsi with 11 distal setae 23
23. *Th.* I–III with 133 *ps*
..... *O. tatianae* Shveenkov et Babenko 2022 [d. *ps*: 43/133/44(5)364]
– *Th.* I–III with 144 *ps*
..... *O. montivaga* Shveenkov et Babenko 2022 [d. *ps*: 43/144/44354]
24. Anal spines in a form of spiniform setae
..... *O. pseudoraxensis* (Nosek et Christian 1983) [d. *ps*: 32/133/33343]
– Anal spines of normal shape 25
25. *Abd.* VI with a band of coarser granulation
..... *O. differens* (Bagnall 1949) [d. *ps*: 32/133/33343]
– Tergum of *Abd.* VI with homogenous granulation 26
26. *Abd.* I–III with 222 dorsal *ps*
..... *O. melittae* (Christian 1993) [d. *ps*: 32/022/22243]
– *Abd.* I–III with other set of dorsal *ps* 27
27. *Th.* III with lateral *ms* present 28
– *Th.* III without lateral *ms* 32
28. Ventral abdominal *ps* present at least on *Abd.* IV 29
– *Abd.* I–IV without ventral *ps* 30
29. *Abd.* I–IV with 1111 ventral *ps*; *Sc* I–III with 122 *ps*
..... *O. olenae* (Weiner et Kaprus' 2014) [d. *ps*: 32/133/33343]
– *Abd.* I–IV with 0001 ventral *ps*; *Sc* I–III with 111 *ps*
..... *O. irinae* (Thibaud et Taraschuk 1997) [d. *ps*: 32/133/33343]
30. *AIIO* with 4 papillae
..... *O. sophyae* (Weiner et Kaprus' 2014) [d. *ps*: 32/133/33343]
– *AIIO* with 5 papillae 31
31. *Th.* I without *ps*
..... *O. raxensis* (Gisin 1961) [d. *ps*: 32/033/33343]
– *Th.* I with 1+1 *ps*
..... *O. imosolica* Shveenkov et Babenko 2021 [d. *ps*: 32/133/33343]
32. *Th.* I–III with 133 *ps*
..... *O. caucasica* (Weiner et Kaprus' 2014) [d. *ps*: 32/133/33343]
– *Th.* I–III with 022 *ps* 33
33. *Abd.* IV with 1+1 ventral *ps* present
..... *O. eremia* (Kaprus' et al. 2002) [d. *ps*: 32/022/22343]
– Ventral *ps* on abdomen absent 34
34. *Sc* I–III with 111 *ps*
..... *O. hackeri* (Christian 1986) [d. *ps*: 32/022/33343]
– *Sc* I–III without *ps*; the same number of dorsal *ps*
..... *O. anocellata* sp. n. [d. *ps*: 32/022/33343]
35. Anal spines absent; tibiotarsi with 7 distal setae
..... *O. stojkoe* (Shvejonkova et Potapov 2012) [d. *ps*: 32/133/33343]
– Anal spines present 36
36. Lateral *ms* on *Th.* III present; tibiotarsi with 5 distal setae 37
– Lateral *ms* on *Th.* III absent; tibiotarsi with more distal setae 38
37. *Th.* II–III with 33 dorsal *ps*
..... *O. chatyrdagi* (Kaprus' et al. 2002) [d. *ps*: 32/033/33343]
– *Th.* II–III with 22 dorsal *ps*
..... *O. steposa* (Kaprus' et al. 2002) [d. *ps*: 32/022/33343]
38. *Th.* II–III with 22 dorsal *ps*; tibiotarsi with 6 distal setae
..... *O. daii* (Pomorski et al. 1998) [d. *ps*: 32/022/33343]
– *Th.* II–III with 12 dorsal *ps*; tibiotarsi with 8 distal setae
..... *O. octosetosa* sp. n. [d. *ps*: 32/012/33343]
39. *Abd.* IV with 5+5 dorsal *ps* 40
– *Abd.* IV with 4+4 dorsal *ps* 43
40. *Abd.* V with 3+3 dorsal *ps*
..... *O. jingyueensis* (Sun et Wu 2012) [d. *ps*: 32/133/33353]
– *Abd.* V with 4+4 dorsal *ps* 41
41. *Abd.* IV with ventral *ps* present
..... *O. pseudoinya* (Weiner et Kaprus' 2014) [d. *ps*: 32/133/33354]
– *Abd.* I–IV without ventral *ps* 42
42. *Abd.* I–III with 212 ventral *ps*; *Th.* I–III with 011 dorsal *S*-setae; *PAO* 1.6–1.7 times as long as the nearest *ps*
..... *O. inya* (Weiner et Kaprus' 2014) [d. *ps*: 32/133/33354]
– *Abd.* I–III with 121 ventral *ps*; *Th.* I–III with 022 dorsal *S*-chaetae; *PAO* about 3 times as long as the nearest *ps*
..... *O. wanglangensis* Sun et Xie 2019 [d. *ps*: 32/133/33354]

43. *Th.* I without *pso* *O. sanjiangensis* (Sun et Wu 2012) [d. *pso*: 32/033/33343]
 – *Th.* I with 1+1 *pso* 44
44. *Abd.* IV with 1+1 ventral *pso* present
 *O. alnus* (Fjellberg 1987) [d. *pso*: 32/133/33343]
 – *Abd.* IV without ventral *pso*
 *O. sibirica* (Weiner et Kaprus' 2014) [d. *pso*: 32/133/33343]
45. Posterior edge of head with *pso* in triangular arrangement
 *O. kurtshvae* (Martynova 1981) [d. *pso*: 33(1+2)/0(1)44/3334(5)4]
 – Posterior *pso* on head in usual position 46
46. *Th.* III without lateral *ms* 47
 – Lateral *ms* on *Th.* III present 49
47. *AIIO* with 4 papillae
 *O. absoloni* (Börner 1901) [d. *pso*: 32/133/33343]
 – *AIIO* with 5 papillae 48
48. *Abd.* IV with ventral *pso* present
 *O. pieninensis* (Weiner 1988) [d. *pso*: 32/133/33343]
 – *Abd.* IV without ventral *pso*
 *O. gamae* (Buşmachi et Weiner 2013) [d. *pso*: 32/133/33343]
49. *Abd.* I–V with 44454 dorsal *pso* 50
 – *Abd.* I–V with 33343 dorsal *pso* 51
50. *Sc* I–III with 111 *pso*; labium of *ABC*-type
 *O. changbaiensis* (Sun et Wu 2012) [d. *pso*: 32/133/44454]
 – *Sc* I–III with 233 *pso*; labium of *AC*-type
 *O. uralica* (Khanislamova 1986) [d. *pso*: 32/133/44454]
51. *Th.* I without *pso*
 *O. jiguliensis* Shveenkov et Babenko 2021 [d. *pso*: 32/033/33343]
 – *Th.* I with 1+1 *pso* 52
52. Labium of *ABC*-type; *Th.* I–III with 022 *S*-setae
 *O. mazei* Shveenkov et Babenko 2021 [d. *pso*: 32/133/33343]
 – Labium of *AC*-type; *Th.* I–III with 011 *S*-setae 53
53. Unguiculus about as long as inner edge of unguis; *PAO* slightly smaller than nearest *pso*; on *Abd.* V axial setae *a1* and *p1* long and subequal to setae *m1*
 *O. ligni* sp. n. [d. *pso*: 32/133/33343]
 – Unguiculus shorter, about 0.7 of inner edge of unguis; *PAO* 1.5–2.0 times larger than nearest *pso*; on *Abd.* V axial microsetae *m1* are clearly shorter than mesosetae *a1* and *p1*
 *O. shifangensis* Liu et Sun 2019 [d. *pso*: 32/133/33343]
54. *Abd.* IV with 3+3 dorsal *pso*; dorsal side of body with fields of coarser granulation on head, thoracic terga and posterior half of *Abd.* VI; *AIIO* with 5 short papillae and 4 guard setae
 ... *O. tottabetuensis* (Yosii 1972) [d. *pso*: 32/033/33333]
 – *Abd.* IV with 4 or 5 dorsal *pso* on each side 55
55. *Th.* III without lateral *ms* 56
 – Lateral *ms* on *Th.* III present 60
56. *Th.* I without *pso*
 *O. nataliae* (Fjellberg 1987) [d. *pso*: 32/033/33343]
 – *Th.* I with 1+1 *pso* 57
57. *Abd.* IV with 5+5 dorsal *pso*
 *O. sabulosa* Babenko 2007 [d. *pso*: 32/133/33353]
 – *Abd.* IV with 4+4 dorsal *pso* 58
58. Labium of *A*-type
 *O. ursi* (Fjellberg 1984) [d. *pso*: 32/133/33343]
 – Labium of *ABC*-type 59
59. *Sc* I–III with 111 *pso*
 *O. psammophila* Shveenkov et Babenko 2021 [d. *pso*: 32/133/33343]
 – *Sc* I–III with 333 *pso*
 *O. tuvinica* Potapov et Stebaeva 1997 [d. *pso*: 32/133/33343]
60. *Th.* I without *pso* 61
 – *Th.* I with dorsal *pso* 68
61. Medial pair of *pso* on *Abd.* II–III set behind *p*-setae; thoracic sterna with ventral setae
 *O. reversa* (Fjellberg 1987) [d. *pso*: 32/033/44454]
 – Medial *pso* on *Abd.* II–III set in usual position in front of *p*-setae; setae on thoracic sterna present or absent 62
62. Ventral abdominal *pso* present at least on *Abd.* IV 63
 – *Abd.* I–IV without ventral *pso* 64
63. *Abd.* I–V with 01110(1) ventral *pso*; *Sc* I–III with 222 *pso*
 *O. arnei* Pašnik et Kaprus' 2019 [d. *pso*: 32/033/34(5)443]
 – *Abd.* I–V with 00010 ventral *pso*; *Sc* I–III with 111 *pso*
 *O. subnuda* sp. n. [d. *pso*: 32/033/44454]
64. Thoracic sterna with 0–0–0 or 0–0–1 setae 65
 – Thoracic sterna with 0–1–1 or 0–1–2 setae ... 66
65. Labium of *A*-type; without setae on thoracic sterna
 *O. nuda* (Fjellberg 1987) [d. *pso*: 32/033/44454]
 – Labium of *AC*-type; ventral setae sometimes present only on *Th.* III
 *O. interrupta* (Fjellberg 1987) [d. *pso*: 32/033/3(4).3(4).3(4).5(4).3(4)]
66. Dorsal granulation almost uniform or enlarged only on head and *Abd.* VI, thoracic sterna with 0–1–1 ventral setae
 *O. pingicola* (Fjellberg 1987) [d. *pso*: 32/033/33343]

– Dorsal side of body with distinct fields of coarser granulation on head, thoracic terga and *Abd.* VI; thoracic sterna with 0–1–1 or 0–1–2 ventral setae 67

67. All dorsal setae more or less similar in length; thoracic sterna with 0–1–2 ventral setae; three *ps* of anterior group is located inside the antennal base (within the area of finer granulation)
..... *O. koreana* (Weiner 1994) [d. *ps*: 32/033/33343]

– Dorsal setae clearly differentiated into long macrochaetae and short microsetae; thoracic sterna with 0–1–1 ventral setae; only one *ps* of anterior group on head is located inside the antennal base.....
..... *O. primorica* sp. n. [d. *ps*: d. *ps*: 32/033/33343]

68. *Th.* I with 2(1)+2(1) *ps* and only 4(5)+4(5) setae; furcal remnant without cuticular furrow (*H*-type) 69

– *Th.* I with 1+1 *ps* and more setae; furcal remnant of *S*-type with clear cuticular furrow (except *O. groenlandica* having *H*-type)..... 70

69. *Abd.* I–IV with 1111(2) ventral *ps*; *Sc* I–III with 23(2)3 *ps*
..... *O. duocellata* Babenko et Fjellberg 2015 [d. *ps*: 32/(1)233/33343]

– *Abd.* I–IV without ventral *ps*; *Sc* I–III with 111 *ps*
..... *O. yakutica* sp. n. [d. *ps*: 32/233/33343]

70. Ventral *ps* present at least on *Abd.* IV..... 71

– *Abd.* I–IV without ventral *ps* 72

71. *Abd.* I–IV with 1111 ventral *ps*
..... *O. judithnajtae* Weiner et Pašnik 2017 [d. *ps*: 32/133/33343]

– *Abd.* I–IV with 0001 ventral *ps*
..... *O. cavicola* sp. n. [d. *ps*: 32/133/44454]

72. *Abd.* IV with 4+4 dorsal *ps* 73

– *Abd.* IV with 5+5 dorsal *ps* 75

73. Labium of *A*-type; furcal remnant with cuticular fold (*S*-type).....
O. schoetti (Lie-Pettersen 1896) [d. *ps*: 32/133/33343]

– Labium of *AC*-type; sternum of *Abd.* IV with or without cuticular fold..... 74

74. Furcal remnant with cuticular fold (*S*-type); axial setae *m*1 on *Abd.* V shorter than setae *a*1 and *p*1.....
..... *O. neglecta* sp. n. [d. *ps*: 32/133/33343]

– Furcal remnant without cuticular fold (*H*-type); axial setae *m*1 on *Abd.* V clearly longer than setae *a*1 and *p*1
O. groenlandica (Tullberg 1877) [d. *ps*: 32/133/33343]

75. *Abd.* V with 3+3 dorsal *ps*; maxillary outer lobe without sublobal setae.....
.. *O. aborigensis* (Fjellberg 1987) [d. *ps*: 32/133/33353]

– *Abd.* V with 4 or 5 dorsal *ps* on each side 76

76. One of three postantennal *ps* located outside of antennal area; setae *p*1 and *p*2 on head set in a line
O. judithae (Weiner 1994) [d. *ps*: 3(2+1)2/133/33354]

– Two postantennal *ps* located outside of antennal area; posterior edge of head with setae *p*1 set in front of *p*2 *O. linderiae* (Weiner 1994)
[d. *ps*: 3(1+2)2/133/33354(5)]

ACKNOWLEDGMENTS

We express our sincere thanks to Olga Makarova (Institute of Ecology & Evolution RAS), Natalia Kuznetsova, Mikhail Potapov (MSPU), Anna Geraskina (Center for Forest Ecology and Productivity RAS), Anna Saraeva (Forest Research Institute, Karelian Research Center, Petrozavodsk), Alexander Kuprin (Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS), Alexander Komisarenko (Vladivostok), Albina Burnasheva (IBPC SB RAS, Yakutsk), Mikhail Berezin (Moscow Zoo), and Igor' Lavrov (a speleologist from Perm) for their extensive collections, as well as to Anna Bokova (MSPU) for the initial sorting of samples and other cooperation. We are also much indebted to Sergei Golovatch (Institute of Ecology & Evolution RAS) for his editing an early English draft.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

The study is the result of the joint work of all of its co-authors. At the same time, the figures for *O. anocellata* sp. n., *O. octosetosa* sp. n., *O. ligni* sp. n. and *O. yakutica* sp. n. were prepared by Yu. Shveenikova, for *O. subnuda* sp. n., *O. cavicola* sp. n., *O. neglecta* sp. n. and *primorica* sp. n. by A. Babenko, and for *O. ossetica* sp. n. by M. Antipova.

FUNDING

Two last authors were partially financed through the Russian Science Foundation (RSF) grant 22-24-00162.

COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

The article does not contain any studies involving animals in experiments performed by the authors.

CONFLICT OF INTEREST

The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

REFERENCES

- Antipova M.D., Babenko A.B., 2022. An annotated checklist of the springtails (Hexapoda: Collembola) recorded from the foothill and mountain parts of the Republic of North Ossetia–Alania, North Caucasus, Russia // Russian Entomological Journal. V. 31. № 4. P. 331–345. <https://doi.org/10.15298/rusentj.31.4.01>
- Babenko A.B., 2013. "Collembola of the Western Taimyr:" Forty years later // Entomological Review. V. 93. № 6. P. 737–754. <https://doi.org/10.1134/S0013873813060079> [original

- Russian text: Zoologicheskii Zhurnal. V. 92. № 4. P. 428–444].
- Bellinger P.F., Christiansen K.A., Janssens F., 1996–2023. Checklist of the Collembola of the World. Available from <http://www.collembola.org> (accessed 21.10.2023).
- Babenko A.B., Fjellberg A., 2015. Subdivision of the tribe Oligaphorurini in the light of new and lesser known species from North-East Russia (Collembola, Onychiuridae, Onychiurinae) // ZooKeys. V. 488. P. 47–75. <https://doi.org/10.3897/zookeys.488.8123>
- Deharveng L., 1983. Morphologie évolutive des Collemboles Neanurinae en particulier de la lignée Néanurienne // Travaux du Laboratoire d'Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques, Toulouse. V. 4. № 2. P. 1–63.
- D'Haese C.A., 2003. Homology and morphology in Poduromorpha // European Journal of Entomology. V. 101. P. 385–407.
- Fjellberg A., 1987. Northern species of *Onychiurus* Gervais, 1841, subgenus *Archaphorura* Bagnall, 1949 (Collembola: Onychiuridae) // Entomologica Scandinavica. V. 18. P. 279–288.
- Fjellberg A., 1998. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha // Fauna Entomologica Scandinavica. V. 35. Brill, Leiden, Boston, Köln, 183 p.
- Fjellberg A., 1999. The labial palp in Collembola // Zoologischer Anzeiger. V. 237. P. 309–330.
- Hale W.G., 1964. Experimental studies on the taxonomic status of some members of the *Onychiurus armatus* species group // Revue d'écologie et de biologie du sol. V. 1. № 3. P. 501–510.
- Jordana R., Arbea J.I., Simón C., Lucíañez M.J., 1997. Fauna Iberica. Collembola: Poduromorpha. Museo Nacional de Ciencias Naturales: Madrid, Spain. V. 8. 807 p.
- Kuznetsova N.A., Bokova A.I., Saraeva A.K., Shveenkov Yu.B., 2019. Structure of the Species Diversity of Soil Springtails (Hexapoda, Collembola) in Pine Forests of the Caucasus and the Russian Plain: a Multi-Scale Approach // Entomological Review. V. 99. № 2. P. 143–157. <https://doi.org/10.1134/S0013873819020027> [original Russian Text: Zoologicheskii Zhurnal. V. 98. № 2. P. 149–162].
- Kuznetsova N., Bokova A., Kuprin A., Potapov M., Shveenkov Yu., Ivanova N., 2021. The extremely high diversity of Collembola in relict forests of Primorskii Krai of Russia // Biodiversity data journal. V. 9. P. 1–16. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e76007>
- Liu J., Gao M., Xie Z., Sun X., 2019. Two new onychiurid species (Collembola, Onychiurinae) inhabiting morel fruit bodies in southwest China // Zootaxa. V. 4576. № 2. P. 367–374. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4576.2.10>
- Paśnik G., Kaprus I., 2019. A new species of *Oligaphorura* Bagnall, 1949 (Collembola: Onychiuridae) from Alaska // Zootaxa. V. 4712. № 2. P. 293–295. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4712.2.8>
- Paśnik G., Weiner W.M., 2017. First phylogenetic analysis of the tribe Oligaphorurini (Collembola: Onychiuridae) inferred from morphological data, with implications for generic classification // Organisms Diversity and Evolution. V. 17. P. 619–631. <http://doi.org/10.1007/s13127-017-0332-8>
- Pomorski R.J., 1996. The first instar larvae of Onychiurinae – a systematic study (Collembola: Onychiuridae) // Genus (Wrocław). V. 7. № 1. P. 1–102.
- Shveenkov Yu.B., Babenko A.B., 2021. New species of the genus *Oligaphorura* (Collembola, Onychiuridae) from the forested steppe zone of Russia // Zoologicheskii Zhurnal. V. 100. № 6. P. 627–639. <http://doi.org/10.31857/S0044513421040139>
- Shveenkov Yu.B., Babenko A.B., 2022. Three new *Oligaphorura* species (Collembola: Onychiuridae) of the *marcuzzii*-group from the Caucasus // Zootaxa. V. 5116. № 4. P. 579–590. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5116.4.6>
- Sun X., Shveenkov Yu.B., Xie Z., Babenko A.B., 2019. New *Oligaphorura* species (Collembola: Onychiuridae) from the forests of East Asia // Zootaxa. V. 4661. № 2. P. 256–270. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4661.2.2>
- Weiner W.M., 1994. Onychiurinae Bagnall of North Korea: species with small postantennal organs (Collembola, Onychiuridae) // Bulletin de la Société entomologique de France. V. 99. № 1. P. 31–40.
- Yosii R., 1972. Collembola from the alpine region of Mt. Poroshiri in the Hidaka Mountains, Hokkaido // Memoirs of the National Science Museum, Tokyo. V. 5. P. 75–99.
- Yoshii R., 1996. Identity of some Japanese Collembola IV. “*Deuteraphorura*” Group of *Onychiurus* – continued // Annals of the Speleological Research Institute of Japan (Iwaizumi). V. 14. P. 1–15.

ДЕВЯТЬ НОВЫХ ВИДОВ РОДА *OLIGAPHORURA* BAGNALL 1949 (COLLEMBOLA, ONYCHIURIDAE) ИЗ РОССИИ

Ю. Б. Швеенкова^{1, *}, М. Д. Антипова^{2, **}, А. Б. Бабенко^{2, ***}

¹Государственный природный заповедник “Приволжская лесостепь”, Пенза, 440031 Россия

²Институт экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

* e-mail: jushv@mail.ru

** e-mail: antimar.2410@gmail.com

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

На материале из разных регионов Российской Федерации описаны девять новых видов рода *Oligaphorura*. Три вида, *O. ossetica* sp. n., *O. anocellata* sp. n. и *O. octosetosa* sp. n., вероятно, являются кавказскими эндемиками. Из них первый относится к группе *marcuzzii* и отличается от других видов группы увеличенным числом дорсальных и субкоккальных псевдоцелей (*ps*). *Oligaphorura anocellata* sp. n., из группы *differens*, имеет тот же набор дорсальных *ps*, что и *O. hackeri* (Christian), но лишена субкоккальных *ps*. Последний описанный здесь кавказский вид — *O. octosetosa* sp. n. (группа *daii*) — характеризуется наличием восьми дистальных щетинок на тибиотарзусах, четырех папилл в *АIIIО* и только одной пары дорсальных псевдоцелей на втором сегменте груди. *Oligaphorura ligni* sp. n., из группы *absoloni*, описан по материалам из южного Приморья. Его можно отличить от близкородственного китайского вида *O. shifangensis* Liu et Sun за счет более длинного эмподиального придатка, маленького *РАО* и небольшого числа вентральных *ps*. Остальные пять описанных видов относятся к группе *groenlandica* и встречаются в разных частях Восточной Палеарктики. *Oligaphorura yakutica* sp. n. наиболее сходен с *O. duocellata* Babenko et Fjellberg из Магаданской области благодаря наличию двух пар дорсальных псевдоцелей на первом сегменте груди и своеобразному строению фуркальной области. Его легко отличить от *O. duocellata* благодаря полному отсутствию вентральных псевдоцелей на сегментах брюшка. *Oligaphorura subnuda* sp. n. с п-ова Таймыр, Северная Сибирь, отличается от неарктического *O. nuda* (Fjellberg) наличием вентральных псевдоцелей на четвертом брюшном сегменте. *Oligaphorura cavicola* sp. n., вид, обнаруженный в пещере на Северном Урале, характеризуется повышенным числом дорсальных псевдоцелей на всех брюшных сегментах (44454). В отличие от близких видов с таким же количеством брюшных псевдоцелей, таких как *O. nuda* (Fjellberg) или *O. interrupta* (Fjellberg), он имеет пару псевдоцелей на первом грудном сегменте. *Oligaphorura neglecta* sp. n., широко распространенный в северо-восточной Палеарктике, очень похож на циркумполярный вид *O. groenlandica* (Tullberg). Эти два вида отличаются наличием/отсутствием кутикулярной складки в фуркальной области и относительно длинной осевой хет на пятом брюшном сегменте. Наконец, *O. primorica* sp. n., с Дальнего Востока, можно сравнить с несколькими корейскими видами, описанными Weiner (1994). Все они имеют своеобразный тип укрупненной грануляции, покрывающей переднюю часть тела и последний брюшной сегмент, и, вероятно, представляют собой изолированную региональную группу близкородственных видов. Новый вид характеризуется тем же количеством псевдоцелей, что и *O. koreana* (Weiner), но отличается от последнего вида (и других близких видов региона) сильной дифференцированностью дорсального хетомы. Представлен также обновленный определительный ключ всех известных на сегодняшний день 77 видов рода *Oligaphorura*.

Ключевые слова: таксономия, Oligaphorurini, Кавказ, Урал, северная и северо-восточная Палеарктика, Дальний Восток, определительный ключ

УДК 595.715.1

НОВЫЙ ВИД ЩЕТИНОХВОСТОК РОДА *DITRIGONIOPHTHALMUS* KAPLIN (*MICROCORYPHIA*, *MACHILIDAE*) ИЗ АЛТАЙСКОГО КРАЯ

© 2023 г. В. Г. Каплин*

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
Санкт-Петербург, ш. Подбельского, д. 3, г. Пушкин, 196608 Россия

*e-mail: stenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 05.09.2023 г.

После доработки 05.10.2023 г.

Принята к публикации 06.10.2023 г.

Из северо-западного Алтая описан новый вид щетинохвосток *Ditrigoniophthalmus charyshensis* sp. n., близкий к *D. ongudaensis* Kaplin 2023 по строению глаз, парных глазков, ног и яйцеклада. Основные различия этих видов заключаются в строении основного членика и жгутика усиков самца, нижнечелюстного щупика и верхних челюстей у обоих полов и полового аппарата самца.

Ключевые слова: таксономия, морфология, усики, верхняя челюсть, нижнечелюстные щупики, распространение

DOI: 10.31857/S0044513424010033, **EDN:** JMGHSD

При обработке материалов, собранных на северо-западе Алтайского края, выявлен новый вид щетинохвосток рода *Ditrigoniophthalmus* Kaplin 1979, насчитывающего 8 описанных видов. Его описание приведено ниже. Типы нового вида хранятся в коллекции Всероссийского НИИ защиты растений, С.-Петербург (г. Пушкин).

Подсемейство *Ditrigoniophthalminae* Kaplin 2000

Род *Ditrigoniophthalmus* Kaplin 1979

Типовой вид *Ditrigoniophthalmus oreophilus* Kaplin 1979.

Ditrigoniophthalmus charyshensis Kaplin sp. n.
(рис. 1–3)

Материал. Голотип, самец (в препаратах), Россия: Алтайский край, Чарышский р-н, окрестности с. Чарышское, 39°24' с.ш., 83°34' в.д., 420 м над ур. м., правый берег р. Чарыш, лесостепь, нижняя часть склона, каменистая осыпь, под камнями, 13.08.2023 (В. Г. Каплин). Паратипы, 2 ♂♂, 5 ♀♀ (2 ♀♀ в препаратах), те же местообитание, дата и коллектор.

Описание. Длина тела (без учета каудального филамента, церок и усиков) самца 11.6–12.5, самки 13.1–14.2, ширина соответственно 2.8–2.9 и 3.0–3.5 мм. Общая окраска тела беловатая. Грудные и брюшные тергиты и стерниты, грифельки, губные щупики, тазики и бедра ног, церки и каудальный филламент без пигмента. Голова, усики, нижнечелюстные щупики, лапки и голени ног

с коричневым или буроватым пигментом. Наиболее интенсивно пигментированы участки головы вокруг оснований усиков, глаз и глазков, а также две продольные полосы между парными глазками, затылок, ножка усиков, первый и третий членики лапки и вершина апикального членика челюстных щупиков (особенно у самца).

Чешуйки покрывают большую часть тела, но отсутствуют на головной капсуле, усиках, щупиках, грудных стернитах, ногах и грифельках. Чешуйки на грудных и брюшных тергитах, брюшных стернитах, каудальном филламенте и церках бурые и темно-бурые, наиболее темные у самца, темно-коричневые на тергите заднегруди и первом тергите брюшка самца.

Усики самки в 1.1–1.3, самца в 1.4–1.7 раза длиннее тела. Цепочки дистальной части жгутика самца 12–25-, самки – 10–22-члениковые. Во второй четверти жгутика усика самца имеются 6–9-члениковые цепочки со скошенными краями их первого и последнего члеников (рис. 1, 1). Длина базального членика усика самца в 2.3–2.4, самки в 2.1–2.2 раза больше его ширины. У обоих полов он равномерно покрыт обычными щетинками средней длины и лишен специализированных коротких и сильно пигментированных щетинок. Наличник самца с множеством темных удлиненных щетинок (рис. 1, 2), у самки щетинки на наличнике менее густые, укороченные и бесцветные. Длина церок самца и самки 4.2–4.8 мм. Отношение их длины к длине тела у самца 0.34–0.36, самки

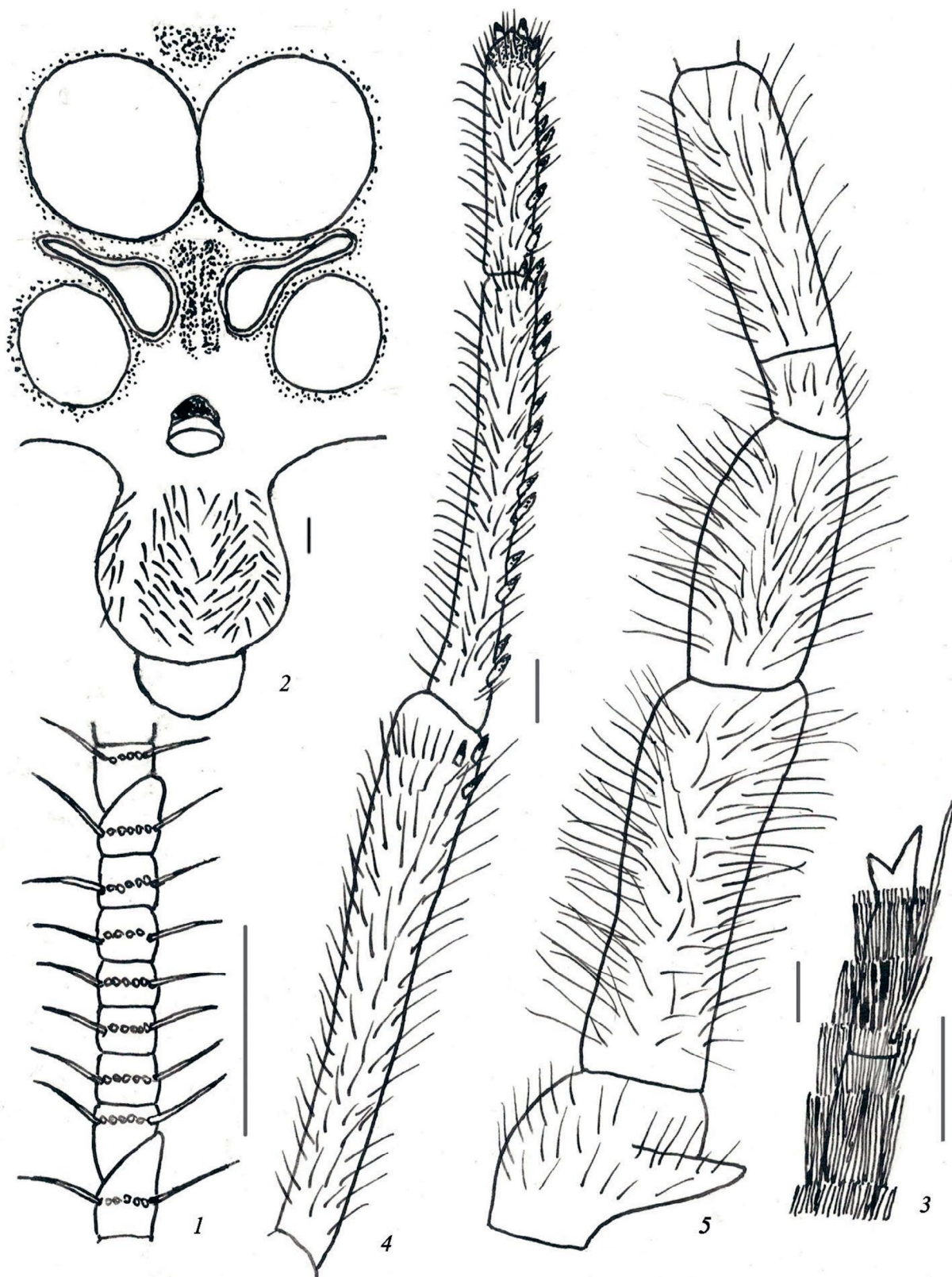


Рис. 1. *Ditrighiophthalmus charyshensis* sp. n., детали строения самца: 1 – цепочка жгутика усика во второй четверти от его основания, 2 – передняя часть головы (сложные глаза, парные и непарный глазки, наличник и верхняя губа), 3 – дистальная часть церка, 4 – 6–8-й членики нижнечелюстного щупика, 5 – 1–5-й членики нижнечелюстного щупика (1–5 – голотип, самец). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 1. Отношение длины бедер и голеней к их ширине у *Ditrigoniophthalmus charyshensis* sp. n.

Пол	Голени			Бедра		
	передние	средние	задние	передние	средние	задние
Самец	3.10	2.77	4.08	2.72	2.71	3.31
Самка	3.00	2.80	3.78	2.57	3.31	3.17

Таблица 2. Распределение игловидных щетинок на члениках ног у *Ditrigoniophthalmus charyshensis* sp. n.

Ноги	Пол	Бедро	Голень	Членики лапки		
				1	2	3
Передние	Самец	0	3–4	3	8–9	4–5
	Самка	0	2–3	3	12–14	6–7
Средние	Самец	0–1	6–8	3–4	12–14	5–7
	Самка	0	6–8	5–8	13–14	6–7
Задние	Самец	1	6–7	5–7	12–14	9–10
	Самка	0–1	7	7	10–14	9

0.32–0.35. Вершина церка имеет два крупных опорных шипа — один более крупный продольный и другой, заметно отклоняющийся от него в сторону (рис. 1, 3). Церки 23–26-члениковые, с двумя–четырьмя рядами чешуек на каждом из члеников. Внутренняя сторона члеников с двумя, реже одной или тремя утолщенными, бесцветными опорными щетинками.

Глаза в спирте однотонно окрашенные, соприкасающиеся, окраска фасеток в спирте темная, межфасеточных пространств — голубовато-серая. Общая ширина глаз у самца 1.06–1.11, длина — 0.56–0.59, у самки соответственно 1.08–1.22 и 0.57–0.64 мм. Отношение длины одного глаза к его ширине у самца и самки 1.05–1.06. Длина линии контакта глаз составляет у обоих полов около 0.3–0.4 их длины. Парные глазки поперечно-булавовидные, расположены субмедиально по отношению к глазам, с беловатым ободом и закругленными расширенными внутренними краями. Окраска глазков коричневая в их наружной суженной части и голубовато-серая, а по краям коричневая в расширенной внутренней части. Общая ширина глазка у самца и самки 0.49–0.50, длина во внутренней расширенной части 0.21–0.23, в наружной суженной — около 0.04 мм. Длина глазков в их наиболее расширенной части в 2.2–2.3 раза меньше ширины. Расстояние между внутренними краями глазков 0.12–0.14, наружными — 0.76–0.80 общей ширины глаз (см. рис. 1, 1).

Нижнечелюстные щупики 8-члениковые (рис. 1, 4, 5). Их 4-й и 5-й членики соединены

неподвижно. 4-й членик в 3.5 раза короче 5-го. Вершина последнего членика челюстного щупика самца шлемовидная, самки — конусовидная. Его длина у самца около 0.53, у самки — 0.63 длины предпоследнего членика. Дорсальная поверхность 8-го членика нижнечелюстных щупиков самца с 8–9, 7-го — с 12–13, 6-го — с 2–3; у самки соответственно с 14–15, 15–17 и 4–5 бесцветными зубьевидными щетинками с затемненными вершинами. 2-й и 3-й членики нижнечелюстных щупиков самца с множеством удлиненных и сравнительно тонких щетинок, на 4–8-м члениках щетинки более короткие, утолщенные и расположены менее густо. У самок таких различий нет. Нижнегубные щупики самца и самки без удлиненных волосовидных щетинок. Их последний членик вытянуто-овальный, его длина у самца в 2.7–2.8, у самки в 2.9–3.1 раза больше ширины, с 20–22 апикальными сенсорными конусами у самца (рис. 2, 1) и 18–19 конусами у самки. Вершины верхних челюстей самца и самки отчетливо 4-зубчатые (рис. 2, 2).

Бедра передних ног самца без сенсорных полей (рис. 2, 3). Средние бедра самки и средние голени у обоих полов немного расширенные (табл. 1). Задние лапки и голени самца и самки длиннее их средних и задних лапок и голеней в среднем в 1.3 раза. Все пары ног самца без волосовидных щетинок. У самца и самки лапки, голени и бедра с бесцветными игловидными щетинками с затемненными вершинами. Их распределение показано в табл. 2. Коксы средних и задних ног с грифельками (рис. 2, 4), их длина у самца около 0.7,



Рис. 2. *Ditrioniophthalmus charyshensis* sp. n., детали строения самца: 1 – нижнегубной щупик и нижняя губа (часть), 2 – верхняя челюсть, 3 – передняя нога (лапка, голень, бедро, вертлуг), 4 – грифель тазика задней ноги, 5 – стернит и кокситы с грифельками и втяжными пузырьками первого сегмента брюшка, 6 – X тергит брюшка (1–6 – голотип, самец). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 3. Относительная длина стернитов, кокситов и грифельков брюшка у *Ditrioniophthalmus charyshensis* sp. n.

Сегмент брюшка	Стернит / коксит		Грифелек (без опорных шипов) / коксит		Опорные шипы / грифельки	
	Самец	Самка	Самец	Самка	Самец	Самка
I	0.17	0.17	0.53	0.49	0.34	0.30
II	0.28	0.32	0.84	0.72	0.31	0.31
III	0.29	0.38	0.65	0.72	0.37	0.33
IV	0.32	0.34	0.71	0.63	0.36	0.35
V	0.32	0.34	0.70	0.52	0.38	0.35
VI	0.32	0.36	0.69	0.58	0.39	0.38
VII	0.29	0.23	0.75	0.75	0.36	0.36
VIII	0.25	—	0.95	1.09	0.33	0.30
IX	—	—	0.78	0.72	0.24	0.23

у самки — 0.6 мм. Отношение длины грифельков к ширине тазиков средних ног самца и самки около 1.0, задних — 1.2. Отношение длины апикального членика задней лапки к ее общей длине у самца 0.30, у самки — 0.32.

Кокситы I–IX сегментов брюшка с одной парой грифельков (рис. 2, 5). У обоих полов вершинный угол стернитов брюшка тупой, 120°–150°, II–VI брюшные кокситы с 2 + 2; I и VII кокситы с 1 + 1 выпячивающимися мешочками. Тергит X сегмента брюшка с хорошо выраженной выемкой в его дистальной части (рис. 2, 6). Соотношения длин грифельков, стернитов и кокситов брюшка приведены в табл. 3. Тергиты груди и брюшка и кокситы брюшка без макрохет.

Яйцеклад самки заметно утолщенный, членистый, длиной 3.6–4.1 мм, немного выступает за вершины грифельков IX сегмента брюшка (рис. 3, 1). Передние гонапофизы яйцекада 58–60-, задние 56–58-члениковые. 1–3-й и 6–8-й дистальные членики передних гонапофизов с одним–двумя копательными шипами, 4–5-й членики без шипов, 9–10-й членики с одним шипом или без шипов; общее число шипов составляет 11–12 (рис. 3, 2). 1–3-й дистальные членики задних гонапофизов с одним–двумя шипами, их 4–5-й членики с одним, 6–9-й, 12–13-й и 17-й членики не имеют шипов или имеют один шип, 10–11-й и 14–16-й членики без шипов; их общее количество у разных самок составляет от 7–9 до 11–12 (рис. 3, 3). 35–42 членика передних гонапофизов и 22–28 члеников задних гонапофизов с простыми щетинками, 16–25 базальных члеников передних гонапофизов и 30–35 члеников задних гонапофизов без щетинок. Длина апикальных бесцветных игл на передних и задних гонапофизах яйцекада немного больше длины их трех вершинных члеников, взятых вместе. У одной наиболее крупной самки в яйцеводах обнаружены 17 готовых к откладке

желто-оранжевых яиц размером 1.63–1.75 x 0.70–0.75 мм.

Генитальный аппарат самца с двумя парами парамер на VIII и IX сегментах брюшка. Парамеры VIII сегмента брюшка 1+4-члениковые с множеством мелких щетинок (рис 3, 4). Они в 1.9–2.0 раза длиннее парамер IX сегмента. Парамеры IX сравнительно тонкие, уменьшенные, 1+5-члениковые, на вершине с одиночными боковыми щетинками (рис 3, 5). Их длина около 0.60 длины базального членика пениса. Длина пениса в 1.3 раза больше длины передних и в 1.9 раза больше длины задних парамер. Пенис короткий, не доходит до вершин кокситов IX сегмента брюшка на 0.18–0.22 их длины, его длина составляет около 0.75–0.85 мм. Терминальный членик пениса в 1.4–1.5 раза короче его базального членика.

Дифференциальный диагноз. В реликтовом роде *Ditrioniophthalmus* Kaplin 1979 описаны 7 видов из Республики Алтай и один вид из Приморского края (Каплин, 1979, 2004, 2023). Среди них *D. charyshensis* sp. n. наиболее сходен с *D. ongudaensis* Kaplin 2023 из окрестностей пос. Онгудай (Республика Алтай), поскольку только у этих двух видов субмедианные парные глазки поперечно-булавовидные. Практически одинаковы у этих видов и отношения расстояний между внутренними и наружными краями парных глазков и общей шириной сложных глаз, составляющие соответственно 0.12–0.14 и 0.74–0.80, а также отношение длины глаза к его ширине — 1.05–1.09. Сходен и ряд других признаков, в частности длина усиков, отношения длины церок к длине тела, отсутствие длинных волосовидных щетинок на ногах самца, количество игловидных щетинок на члениках лапки и число копательных шипов на передних гонапофизах яйцекада.

Имеются и весьма существенные различия. Так, основной членик усика у самцов *D. ongudaensis*

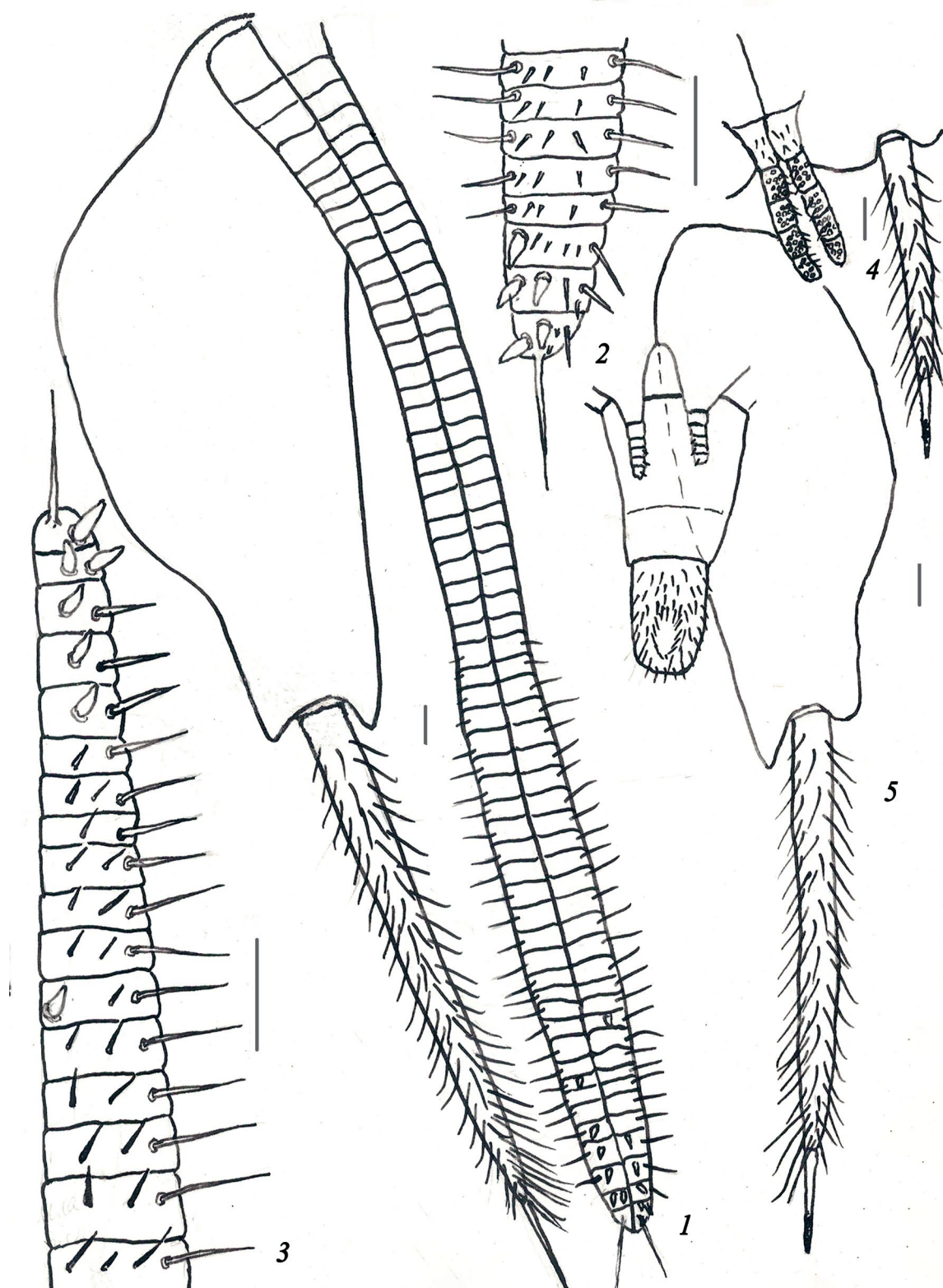


Рис. 3. *Ditrioniophthalmus charyshensis* sp. n., детали строения яйцеклада самки и полового аппарата самца: 1 — коксит IX сегмента брюшка с грифельком и задние гонапофизы яйцеклада самки; 2 — 1–8-й дистальные членики переднего гонапофиза яйцеклада; 3 — 1–17-й дистальные членики заднего гонапофиза яйцеклада; 4 — передние парамеры, коксит (часть) и грифельк VIII сегмента брюшка самца; 5 — пенис, задние парамеры, коксит и грифельк IX сегмента брюшка самца (1–3 — паратип, самка; 4, 5 — голотип, самец). Масштаб 0.1 мм.

с густыми черными щетинками в базальной и дистальной частях, а у *D. charyshensis* sp. n. он равномерно покрыт обычными щетинками средней длины. Во второй четверти жгутика усика самца *D. charyshensis* sp. n. имеются 6–9-члениковые цепочки со скошенными краями их первого и последнего члеников без перетяжек. Этот признак впервые обнаружен в роде *Ditrigoniophthalmus*. Все цепочки жгутика усиков у самцов *D. ongudaensis* отделены друг от друга простыми, немного суженными перетяжками. Количество зубьевидных щетинок на дорсальной стороне 7-го членика нижнечелюстного щупика у самок *D. ongudaensis* 8–14, 6-го – 1–3, а у самок *D. charyshensis* sp. n. соответственно 16–17 и 4–5. Отношение длины 8-го членика нижнечелюстного щупика к длине его 7-го членика у самцов *D. ongudaensis* 0.60–0.63, у самок 0.69–0.70, а у *D. charyshensis* sp. n. соответственно 0.53 и 0.63. Длинные волосовидные щетинки у самцов *D. ongudaensis* развиты на 1–8-м члениках нижнечелюстного щупика, а у *D. charyshensis* sp. n. только на 2-м и 3-м члениках. Вершины верхних челюстей у *D. charyshensis* sp. n. отчетливо 4-зубчатые, у всех остальных описанных видов рода *Ditrigoniophthalmus* – 2- или 3-зубчатые. Отношение длины базального членика пениса к длине его терминального членика у самцов *D. ongudaensis* около 1.7, а у *D. charyshensis* sp. n. только 1.4.

Этимология. Вид назван именем р. Чарыш (левый приток Оби), протекающей по территории Республики Алтай и Алтайского края.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 1021052806501-9-4.1.6 лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений “Цифровизация, картирование, мониторинг и прогноз в области изучения биоразнообразия агроландшафтов и агроэкосистем с учетом новых угроз (FGEU-2022-0002)”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Каплин В. Г., 1979. Новый род и новые виды щетинохвосток (Thysanura, Machilidae) с Камчатки и из Приморского края // Новые виды насекомых Азиатской части СССР // Труды Зоологического Института АН СССР. Т. 88. С. 3–9.
- Каплин В. Г., 2004. Новые данные по фауне щетинохвосток семейства Machilidae (Thysanura) с Алтая // Зоологический журнал. Т. 83. № 1. С. 33–39.
- Каплин В. Г., 2023. Новые виды щетинохвосток семейства Machilidae (Microcoryphia) с Горного Алтая // Зоологический журнал. Т. 102. № 5. С. 547–560.

A NEW SPECIES OF BRISTLETAIL OF THE GENUS *DITRIGONIOPHTHALMUS* (MICROCORYPHIA, MACHILIDAE) FROM THE ALTAI REGION

V. G. Kaplin*

Saint Petersburg, sh. Podbelskogo, 3, Pushkin, 196608 Russia

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

A new species of bristletail, *Ditrigoniophthalmus charyshensis* sp. n., is described from the northwestern Altai, which is the closest to *D. ongudaensis* Kaplin 2023 in structure of the eyes and paired ocelli, legs, and ovipositor. Their main differences lie in structure of the main segment (scapus) and flagellum of the male antennae, the maxillary palps and mandibulae of the male and female, and the male reproductive apparatus.

Keywords: taxonomy, morphology, antennae, mandible, maxillary palps, distribution

УДК 574.51

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОКАЗАТЕЛЯ ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ДЛЯ АНАЛИЗА ИХТИОЦЕНОЗОВ НА ПРИМЕРЕ ИХТИОФАУНЫ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2023 г. С. В. Шибает*

Калининградский государственный технический университет, Советский просп., 1, Калининград, 236022 Россия

*e-mail: shibaev@klgtu.ru

Поступила в редакцию 05.07.2023 г.

После доработки 01.08.2023 г.

Принята к публикации 06.08.2023 г.

Рассмотрена специфика использования показателя частоты встречаемости применительно к изучению видовой структуры рыбного сообщества. В отличие от гидробиологических исследований, лов рыбы производится различными по селективности орудиями (разноячейными сетями, мальковой волокушей с ячейей в мотне 5 мм, неводом закидным с ячейей в мотне 12 мм), что дает набор значений коэффициента встречаемости вида и обуславливает применение специального подхода к интерпретации результатов. В качестве объекта исследования использован прибрежный ихтиоценоз Балтийского моря в пределах Калининградской области. Отлов рыбы проводился в период 1990–2022 гг. на глубинах до 20 м с использованием набора ставных жаберных сетей с шагом ячейки от 12 до 80 мм. Всего обобщены данные по 894 обловам, в которых поймано 11.8 тыс. рыб. Показано, что частота встречаемости вида может быть представлена несколькими способами: 1) как средняя по уловам орудиями с разным набором ячеек, 2) как максимальная по уловам орудиями с “оптимальным” шагом ячейки, 3) как структурная характеристика, определяющая видовую организацию ихтиоценоза. В целом установлено, что в уловах, полученных при использовании набора ставных сетей, прибрежный ихтиоценоз представлен 29 видами рыб, среди которых по встречаемости доминируют камбала речная, салака, бычок-кругляк и корюшка. При этом в межгодовом аспекте показатель встречаемости имеет определенную устойчивость и характеризуется доверительным интервалом $\pm 10\text{--}20\%$. Учитывая, что показатель встречаемости достаточно просто определяется на основе только регистрации факта поимки вида, рекомендуется его использование в дополнение к традиционным показателям относительной численности и биомассы вида. Обязательное условие — использование для оценки комплекса разноячейных орудий лова.

Ключевые слова: рыбное сообщество, видовая структура, статистика, разноячейные жаберные сети

DOI: 10.31857/S0044513424010054, **EDN:** JJUBNO

Показатель частоты встречаемости (f_q), рассчитываемый как отношение количества наблюдений, в которых обнаружен тот или иной вид организма (N_{sp}), к общему количеству наблюдений (N), широко используется в гидробиологических исследованиях:

$$f_q = \frac{N_{sp}}{N},$$

В случае изучения зоопланктона или зообентоса под количеством наблюдений понимается число проб, взятых, например, с помощью сети Джили или дночерпателя Петерсена. Данные орудия лова дают тотальную пробу, в которой теоретически присутствуют все виды организмов. Вместе с тем показатель частоты встречаемости имеет универсальный

характер и может применяться в том числе и для анализа видовой структуры рыбного населения. Но здесь, в отличие от гидробиологических исследований, возникает методологическая проблема следующего характера. Лов рыбы производится с помощью сетных орудий лова, которые обладают высокой размерной и видовой селективностью. В том случае, когда используется отсеживающее орудие лова типа трала или невода, в улове будут представлены все виды, размеры которых больше некоторой величины и которые не могут пройти через ячейку. Эта минимальная длина обычно обозначается термином длина или возраст первой поимки (Бивертон, Холт, 1959; Шибает, 2014). Мелкие виды просто не будут присутствовать в улове, и их

встречаемость будет равна нулю. Таким образом, видовой состав населения, оцененный по частоте встречаемости видов в уловах отцеживающего орудия лова, будет неполным.

Еще более сложная картина складывается при использовании в исследованиях объячеивающих орудий типа ставных сетей. В сеть с определенным шагом ячеи улавливаются только рыбы нескольких размерных групп, которые могут объячеиваться, т.е. проходить в ячею дальше жаберных крышек, но не проходить в районе максимального обхвата тела перед первым спинным плавником. В результате оказывается, что исследователь получает для каждого вида целый массив значений частоты встречаемости в сетях с разным шагом ячеи. Встречаемость определяется как видом рыбы, так и ее размерами. Имея эти данные, исследователь задается вопросом — каким же образом можно характеризовать роль вида в ихтиоценозе.

Цель настоящей работы — анализ возможности применения показателя частоты встречаемости для характеристики структуры ихтиоценоза при использовании для отлова комплекса специальных разноячейных орудий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили комплексные рыбохозяйственные исследования, проведенные Калининградским государственным техническим университетом в период 1990–2022 гг. в прибрежной части Балтийского моря. Контрольные обловы проводились в пределах Калининградской обл. на глубинах до 20 м, где не ведется промысловый и научный траловый лов и поэтому структура ихтиоценоза неизвестна. Использовались ставные жаберные сети с шагом ячеи от 12 до 80 мм. Уловы подвергались стандартной обработке с проведением массовых промеров и биологического анализа стратифицированной выборки. Оригинальная методика исследования ихтиоценозов с использованием комплекса разноячейных сетей первоначально была разработана применительно к малым водоемам (Шibaев, Соколов, 2014, 2014а; Shibaev et al., 2022), а затем адаптирована для морских исследований в прибрежной зоне. Использование пассивных орудий лова типа ставных сетей имеет определенные преимущества при изучении прибрежных ихтиоценозов. Это связано с тем, что в связи с высокой прозрачностью воды рыба, в особенности крупная, хорошо видит активные орудия лова и может их избегать. В результате неводы в прибрежной зоне могут рассматриваться лишь как вспомогательные орудия лова, которые дают характеристику относительно мелких рыб.

Всего было проведено 894 облова, в которых поймано 11,8 тыс. рыб. Математическая обработка большого объема первичного материала велась

с использованием авторской информационно-аналитической системы “Рыбвод” (Шibaев, 2004; Шibaев и др., 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований, проведенных за более чем двадцатилетний период с использованием большого количества обловов, позволяют с достаточной степенью надежности характеризовать прибрежное рыбное сообщество на основании анализа частоты встречаемости. В целом в составе прибрежного ихтиоценоза Балтийского моря по данным уловов набора ставных разноячейных сетей обнаружено 29 видов рыб, частота встречаемости которых колебалась в очень широких пределах — от десятых долей до 81% (табл. 1). Вероятность обнаружения в уловах тех или иных видов зависела как от их биологических особенностей, так и от индивидуальных размеров и морфометрических характеристик. В этой связи различные виды могли попадаться в сети с определенным шагом ячеи с большей или меньшей вероятностью. Так, мелкие виды — корюшка, бычки, песчанка, шпрот — улавливались сетями с ячеей 12–16, и здесь их частота встречаемости существенно выше; крупные виды — треска, кумжа, судак — встречаются преимущественно в крупноячейных сетях с шагом ячеи более 50 мм и не улавливаются в орудия лова с мелкой ячеей. Таким образом, прибрежный ихтиоценоз характеризуется большим массивом первичных данных по частоте встречаемости разных видов (табл. 1), которые достаточно сложно анализировать. Возникает необходимость выделить некоторые критерии, которые бы однозначно характеризовали роль каждого вида в формировании рыбного сообщества.

Для этого могут быть использованы два показателя:

$f_{q_{avg}}$ — средняя частота встречаемости данного вида, рассчитанная с учетом встречаемости при применении всего набора сетей (с разным размером ячей);

$f_{q_{max}}$ — максимальная частота встречаемости данного вида в сети с шагом ячеи, наиболее соответствующим размерной структуре группировки, приуроченной к прибрежной зоне. Этот шаг ячеи можно назвать “оптимальным”, т.к. он в наибольшей степени обеспечивает попадание данного вида в улов.

Предложенные частоты встречаемости (табл. 2) позволяют сделать выводы о роли отдельных видов в формировании ихтиоценоза. Наиболее важным, постоянно присутствующим элементом сообщества является речная камбала, средняя встречаемость которой составляет 48.69%, а максимальная, характерная для шага ячеи, равного 35 мм, равна 81.6%. Салака и бычок-кругляк занимают второе и третье места в формировании сообщества — средняя их встречаемость 20–30%,

Таблица 1. Частота встречаемости (%) различных видов рыб в прибрежной зоне Балтийского моря в ставных жаберных сетях

№	Вид	Шаг ячеи, мм															
		12	14	16	18	20	22	24	26	30	35	40	45	50	60	70	80
1	Камбала речная (<i>Platichthys flesus trachurus</i> (Duncker))	27.9	23.4	41.2	36.7	39.6	44.7	42.9	22.0	48.3	81.4	43.2	59.7	62.7	70.8	67.9	72.7
2	Сельдь балтийская (салака) (<i>Clupea harengus membras</i> (L.))	25.6	36.2	52.9	65.3	45.8	38.3	39.3	29.3	24.1	32.2	13.6	17.7	8.4	12.5	14.3	9.1
3	Бычок-кругляк (<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas))	25.6	36.2	29.4	34.7	52.1	42.6	32.1	22.0	22.4	13.6	4.5	1.6	1.2			
4	Корюшка европейская (<i>Osmerus eperlanus eperlanus</i> (L.))	32.6	25.5	23.5	16.3	25.0	8.5	14.3	17.1	15.5	16.9	11.4	6.5	3.6			
5	Окунь пресноводный (<i>Perca fluviatilis</i> (L.))			3.9	8.2	14.6	27.7	19.6	17.1	15.5	18.6	9.1	11.3	7.2	8.3		
6	Треска (<i>Gadus morhua calarias</i> (L.))			3.9		4.2	4.3	7.1	2.4	13.8	13.6	15.9	12.9	20.5	37.5	17.9	4.5
7	Камбала-тюрьба (<i>Scophthalmus maximus</i> (L.))		2.1			2.1	4.3	1.8	9.8	8.6	13.6	4.5	6.5	18.1	45.8	17.9	13.6
8	Судак (<i>Stizostedion lucioperca</i> (L.))	4.7		3.9	6.1	2.1	10.6	16.1	2.4	1.7	11.9		8.1	7.2	16.7	3.6	
9	Рыбец (<i>Vimba vimba vimba</i> (L.))				2.0	2.1	2.1	3.6	2.4	10.3	16.9	4.5	11.3	4.8	4.2		4.5
10	Финга атлантическая (<i>Alosa fallax fallax</i> (Lacépède))	2.3			2.0		6.4	12.5	7.3	6.9	3.4		4.8			3.6	
11	Шпрот (<i>Sprattus sprattus balticus</i> (Schneider))	20.9	4.3	2.0	8.2	4.2	1.8				1.7						
12	Кумжа (<i>Salmo trutta trutta</i> (L.))				6.1		6.4	1.8		1.7	3.4			4.8	16.7	21.4	
13	Скумбрия атлантическая (<i>Scomber scombrus</i> (L.))													1.2		3.6	9.1
14	Песчанка балтийская (<i>Ammodytes tobianus</i> (L.))	7.0	2.1	3.9		2.1	2.1	5.4	2.4								
15	Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> (L.))					2.1	4.3		2.4		1.7		1.6	2.4	4.2	3.6	
16	Лещ (<i>Abramis brama</i> (L.))											2.3	1.6	1.2	8.3	10.7	
17	Бельдюга (<i>Zoarces viviparus</i> (L.))																
18	Керчак (<i>Triglopsis scorpius</i> (L.))						3.6								4.2		
19	Сиг (<i>Coregonus lavaretus lavaretus</i> (L.))	4.7	2.1	3.9											12.5		
20	Лосось атлантический (семга) (<i>Salmo salar</i> (L.))												1.6		4.2	3.6	
21	Карась серебряный (<i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch.))													1.2			
22	Угорь речной европейский (<i>Anguilla anguilla</i> (L.))				2.0					1.7							
23	Густера (<i>Blicca bjoerkna</i> (L.))														8.3		
24	Пинагор (<i>Cyclopterus lumpus</i> (L.))																
25	Елец (<i>Leuciscus leuciscus</i> (L.))																
26	Осетр остроносый (<i>Acipenser oxyrinchus</i>)																
27	Язь (<i>Leuciscus idus</i> (L.))											2.3				3.6	
28	Щука (<i>Esox lucius</i> (L.))														4.2		
29	Сарган европейский (<i>Belone belone</i> (L.))		2.1														

Таблица 2. Средние и максимальные значения частоты встречаемости видов рыб, интегрированные по всем сетям с шагом ячеи 12–80 мм

№	Вид	Встречаемость, %		Оптимальный шаг ячеи, мм
		средняя $f q_{\text{avg}}$	максимальная $f q_{\text{max}}$	
1	Камбала речная	48.69	81.36	35
2	Сельдь балтийская (салака)	29.79	65.31	18
3	Бычок-кругляк	20.60	52.08	20
4	Корюшка европейская	14.17	32.56	12
5	Окунь пресноводный	10.89	27.66	22
6	Треска	9.71	37.50	60
7	Камбала-тюрьбо	8.14	45.83	60
8	Судак	6.17	16.67	60
9	Рыбец	4.86	16.95	35
10	Финта атлантическая	3.28	12.50	24
11	Шпрот	2.62	20.93	12
12	Кумжа	2.23	21.43	70
13	Скумбрия атлантическая	1.57	9.09	80
14	Песчанка балтийская	1.57	6.98	12
15	Плотва	1.31	4.26	22
16	Лещ	1.05	10.71	70
17	Бельдюга	0.79	4.65	12
18	Керчак	0.52	4.17	60
19	Сиг	0.39	12.50	60
20	Лосось атлантический (семга)	0.39	4.17	60
21	Карась серебряный	0.26	1.69	35
22	Угорь речной европейский	0.26	2.04	18
23	Густера	0.26	8.33	60
24	Пинагор	0.13	1.69	35
25	Елец	0.13	1.69	35
26	Осетр остроносый	0.13	2.27	40
27	Язь	0.13	3.57	70
28	Щука	0.13	4.17	60
29	Сарган европейский	0.13	2.13	14

а максимальная — 50–65%, причем для этих видов оптимальный размер ячеи 18–20 мм.

При этом большое количество видов (14) имеют частоту встречаемости менее 1%. Вероятно, это связано либо с мозаичностью прибрежных биотопов, либо с временной динамикой структуры ихтиоценоза, т.к. в расчетах использованы данные по уловам, проведенным в течение всего года.

Согласно результатам регрессионного анализа, между показателями средней и максимальной встречаемости существует достаточно тесная связь с высоким коэффициентом линейной корреляции $R = 0.935$, что позволяет использовать как первый, так и второй показатели (рис. 1).

Для определения устойчивости показателей встречаемости можно оценить статистические характеристики средней встречаемости в межгодовом аспекте, например рассчитать доверительный интервал. Как оказалось (рис. 2), за достаточно большой период наблюдения для большинства видов рыб доверительный интервал частоты встречаемости составлял ± 10 –20%. Лишь для редких видов он был существенно выше. Например, для кумжи межгодовые колебания встречаемости в уловах в прибрежной зоне достигали $\pm 30\%$. Очевидно, что это связано с характером миграций данного вида. Кумжа совершает определенные перемещения в открытом море в течение года и лишь в нерестовой период подходит к устьям рек. В результате

встречаемость вида кратковременно повышается в уловах в прибрежной зоне.

Показатель частоты встречаемости позволяет получить характеристику присутствия в ихтиоценозе не только какого-либо вида, но и проанализировать структуру рыбного сообщества с точки зрения роли отдельных видов в его формировании. С этой целью введем показатель “относительная встречаемость”.

Под относительной частотой встречаемости будем понимать долю (или процент) встречаемости какого-либо вида от суммарной встречаемости всех видов:

$$pfq_i = \frac{fq_i}{\sum_{i=1}^n fq_i}, \quad (2)$$

где i — номер вида, n — количество видов.

По определению, частота встречаемости вида может изменяться в пределах от нуля до 100%. Поэтому расчет по уравнению (2) позволяет нормализовать значение таким образом, что сумма встречаемости всех видов будет равна 100%.

Возможны два варианта анализа относительной встречаемости.

1. С целью характеристики ихтиоценоза в целом можно представить его структуру графически в виде круговой диаграммы (рис. 3). Такой подход позволяет констатировать, что основу прибрежного ихтиоценоза по встречаемости составляют камбала речная, салака и бычок-кругляк. Менее часто в уловах регистрируются окунь, треска, камбала-тюрьбо, судак, финта, частота встречаемости которых составляет 1–10%.

2. Использование показателя частоты встречаемости видов для каждого шага ячеи позволяет

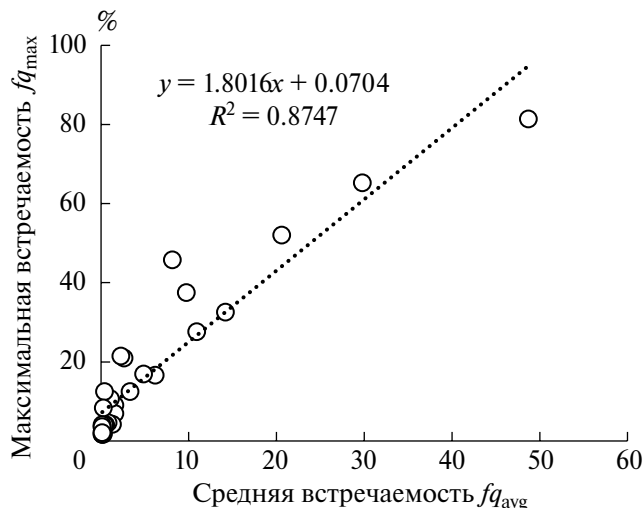


Рис. 1. Максимальная (по вертикальной оси) и средняя частота (по горизонтальной оси) встречаемости, %.

получить размерно-видовую характеристику ихтиоценоза (рис. 4), которая еще в большей степени может характеризовать ее организацию. Как видно из рис. 4, камбала по встречаемости формирует около 20–30% сообщества, причем в зоне выборки особей больших размеров значение этого вида возрастает. И наоборот, салака, бычок-кругляк и корюшка формируют мелкоразмерную часть ихтиоценоза, обеспечивая до 60% встречаемости. Прочие виды составляют оставшиеся 20%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показатель частоты встречаемости является достаточно простым, т.к. оценивается только по факту

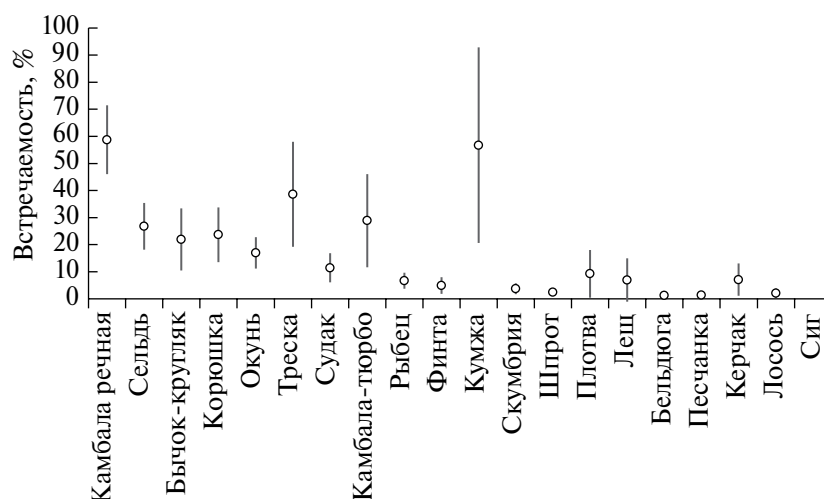


Рис. 2. Межгодовая вариабельность средней частоты встречаемости.

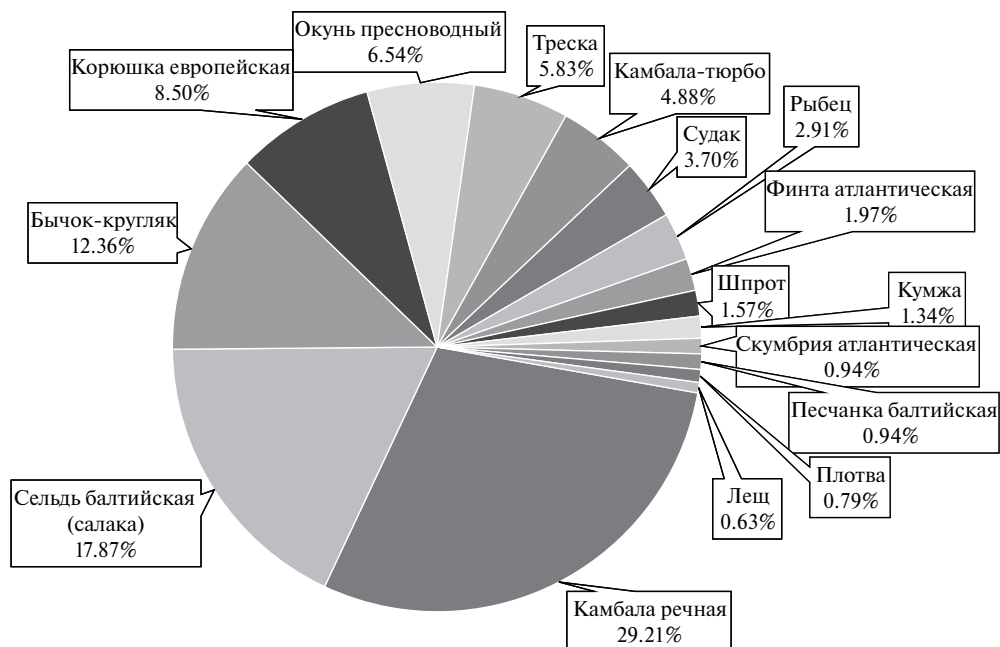


Рис. 3. Структура ихтиоценоза прибрежной зоны Балтийского моря по средней частоте встречаемости.

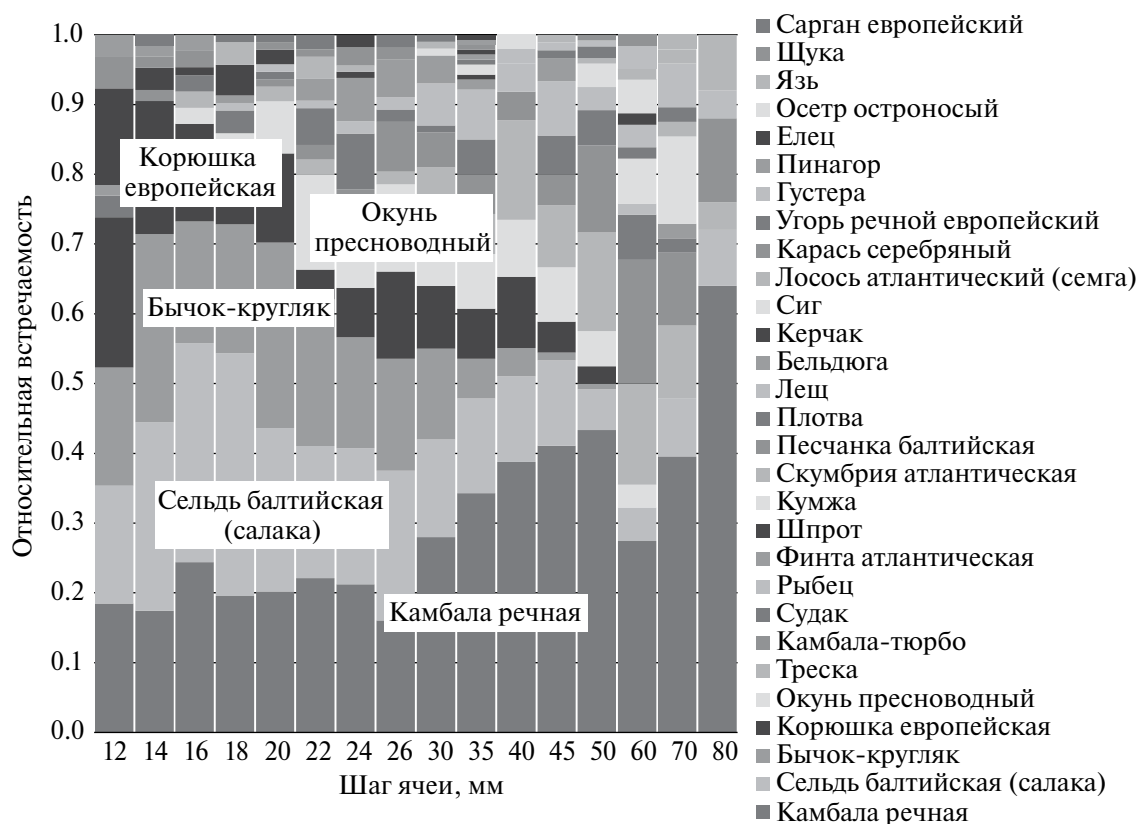


Рис. 4. Размерно-видовая структура прибрежного ихтиоценоза Балтийского моря, рассчитанная по частоте встречаемости видов в уловах сетей с различным шагом ячеи.

регистрации вида в улове. В случае исследования ихтиоценозов роль того или иного вида рыб может быть оценена по частоте его встречаемости: как средней величиной этого показателя при лове комплексом орудий с разным размером ячей, так и его максимальной величиной при лове орудиями с оптимальным шагом ячеи. При этом использование ограниченного набора ячей не является приемлемым, т.к. сетные орудия лова обладают высокой видовой и размерной селективностью и определенные виды или размерные группы не будут представлены.

Интеграция показателя встречаемости видов позволяет получить некоторую характеристику видовой структуры рыбного населения, а с учетом селективных свойств орудий — размерно-видовую структуру.

Таким образом, частота встречаемости может рассматриваться как самостоятельная характеристика ихтиофауны вместе с традиционным описанием структуры рыбного населения (соотношение показателей численности или ихтиомассы различных видов). Обязательное условие — использование для оценки комплекса разноячейных орудий лова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бивертон Р., Холт С., 1959. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищевая промышленность. 248 с.
- Шибает С.В., 2004. Системный анализ в рыбохозяйственных исследованиях. Калининград: Изд-во КГТУ. 311 с.
- Шибает С.В., 2014. Промысловая ихтиология. Издание второе. Калининград: ООО "Аксиос". 535 с.
- Шибает С.В., Алдушин А.В., Чиклиненков В.С., Осадчий В.М., 2009. Концепция информационного обеспечения управления водными биоресурсами внутренних водоемов и прибрежных морей и ее реализация на примере Калининградской области // Рыбное хозяйство. № 3. С. 42–45.
- Шибает С.В., Соколов А.В., 2014. Метод анализа ихтиоценозов малых озер Калининградской области на основе контрольных обловов сетных орудий лова // Труды ВНИРО. Т. 151. С. 158–164.
- Шибает С.В., Соколов А.В., 2014а. Структура донного ихтиоценоза озера Виштынецкого Калининградской области // Известия КГТУ. Вып. 32. С. 11–20.
- Shibaev S., Novozhilov O., Baranovsky P., 2022. Using the Gill Nets Survey for Assessment of Fish Stock and Allowable Catch in the Vistytis Lake, Kaliningrad Oblast, Russia // In: Arkhipov A.G. (eds). Sustainable Fisheries and Aquaculture: Challenges and Prospects for the Blue Bioeconomy. Environmental Science and Engineering. Springer, Cham.
https://doi.org/10.1007/978-3-031-08284-9_20

METHODOLOGICAL ASPECTS OF USING THE FREQUENCY OF OCCURRENCE INDICATOR FOR AN ANALYSIS OF ICHTHYOCENOSES, THE ICHTHYOFAUNA OF THE BALTIC SEA COASTAL ZONE TAKEN AS AN EXAMPLE

S. V. Shibaev*

Kaliningrad State Technical University, Sovietsky ave., 1, Kaliningrad, 236022 Russia

**e-mail: shibaev@klgtu.ru*

The specificity of utilizing the frequency of occurrence indicator in relation to the study of the species structure of a fish community is considered. The coastal ichthyocenosis of the Baltic Sea within the Kaliningrad Region was used as a study object. Fishing was carried out at up to 20 m depths using a set of collection of gillnets with a mesh size of 12 to 80 mm in the period 2006–2022. In total, data on 894 catches were summarized, in which 11.8 thousand fish were caught. It is shown that the frequency of occurrence of a species can be presented in several ways: (1) as the average for the catches of the entire set of mesh, (2) as the maximum for the mesh size optimal for a given species, (3) as a structural characteristic that determines the nature of an ichthyocenosis' species organization. In general, in the catches of a collection of gill nets the coastal ichthyocenosis was found to be represented by 29 species of fish, among which the river flounder, Baltic herring, round goby and smelt dominate in terms of occurrence. In the interannual aspect, the occurrence rate is demonstrated to show certain stability and is characterized by a confidence interval ranging within ± 10 –20%. Taking into account that the indicator of occurrence is quite simply determined just through the capture record of a species, it is recommended to use it in addition to the traditional indicators of the relative abundance and biomass of the species. Using multi-cell fishing gear for the assessment of the structure of a fish community is prerequisite.

Keywords: fish community, species structure, statistics, gillnets

УДК 591.243(470.22)

РЕЗУЛЬТАТЫ УЧЕТОВ ЧИБИСОВ (*VANELLUS VANELLUS*, *CHARADRIIFORMES*) НА ОЛОНЕЦКИХ ПОЛЯХ КАРЕЛИИ (СЕВЕРО-ЗАПАД РОССИИ) В 1993–2023 ГГ.

© 2024 г. С. А. Симонов^{а, *}, А. В. Артемьев^а, Н. В. Лапшин^а, А. О. Толстогузов^а,
М. В. Матанцева^а

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

*e-mail: ssaves@gmail.com

Поступила в редакцию 07.08.2023 г.

После доработки 13.10.2023 г.

Принята к публикации 18.10.2023 г.

В Южной Карелии на полях в окрестностях г. Олонца в апреле–мае 1993–2023 гг. были проведены учеты чибисов (*Vanellus vanellus* (Linnaeus 1758)). В сообщении представлены данные этих учетов, а также результаты анализа мониторинга численности пролетных и гнездящихся особей, проведенного по единой методике в 1997–2019 и 2023 гг. Подсчитано, что в период исследований через Олонецкие поля ежегодно мигрировало от 450 до 3500 особей изучаемого вида. Гнездящееся население чибисов Олонецких полей варьировало в пределах 170–710 пар в год. За годы мониторинга значимых изменений в численности чибисов (как гнездящихся, так и пролетных) не выявлено. Не было обнаружено и зависимости численности чибисов от местных погодных условий и степени эксплуатации полей. Также не найдено значимой связи численности чибисов с численностью белошекой казарки (*Branta leucopsis* (Bechstein 1803)) — вида, который за годы мониторинга многократно увеличил свое обилие.

Ключевые слова: популяционная динамика, мониторинг, агроландшафт

DOI: 10.31857/S0044513424010065, **EDN:** JJCZTU

Чибис (*Vanellus vanellus* (Linnaeus 1758)) — широко распространенный палеарктический вид. Природоохранный статус его мировой популяции, согласно критериями Международного союза охраны природы и природных ресурсов, — NT (near threatened, находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому), европейской популяции — VU (vulnerable, уязвимый). Предположительно, мировая численность чибисов снижается с умеренной скоростью. Если появятся данные, подтверждающие более интенсивную депрессию этого показателя, природоохранный статус вида будет повышен. Уже сейчас темпы снижения численности практически достигают критериев классификации вида как угрожаемого (threatened) (BirdLife International, 2023). На Северо-Западе России на протяжении второй половины XX и начала XXI в. численность чибиса также сокращалась, в результате чего вид из статуса массового мигранта был переквалифицирован в статус регулярно встречающегося, но немногочисленного (Храбрый, 2008, 2016; Носков и др., 2016). С другой стороны, за последние 100 лет была

отмечена тенденция расширения ареала чибисов к северу — они начали гнездиться у южного побережья Белого моря, на Кольском п-ове и в Ямало-Ненецком автономном округе (Семенов, 1980; Коханов, 1983; Лыков, 2020).

Целью нашей работы было обобщение данных многолетних учетов и анализ трендов численности чибисов на Олонецких полях Карелии. В задачи работы входили обобщение результатов учетов 1993–2023 гг., а также анализ данных ежегодного мониторинга весенней численности гнездящихся и пролетных птиц, проведенного по единой методике в 1997–2019 и 2023 гг. Особое внимание было уделено анализу зависимости полученных данных от среднесуточной температуры воздуха и степени хозяйственной эксплуатации полей.

В качестве дополнительной задачи выясняли, влияет ли на численность чибисов численность белошекой казарки (*Branta leucopsis* (Bechstein 1803)), встречаемость которой на миграционной остановке на Олонецких полях лавинообразно возросла за годы исследований. В начале периода наблюдений

здесь регистрировали несколько десятков особей за сезон, а в конце этого периода — несколько тысяч особей за день (Артемьев и др., 2022). Стремительный рост численности некоторых гусеобразных *Anseriformes* на миграционных стоянках отмечен и в других регионах. Потенциально быстрые темпы роста и высокая численность гусеобразных, кормящихся на полях и вытаптывающих их, могут влиять на обилие прочих видов в сельхозугодьях (Buij et al., 2017). Подобные опасения высказывают и в отношении гнездящихся на полях куликов *Charadriiformes* (Smart et al., 2006; Moonen et al., 2023). Численность прочих гусеобразных (белолобого гуся (*Anser albifrons* (Scopoli 1769)) и гуменника (*A. fabalis* (Latham 1787))) за годы исследований не претерпела столь значительных изменений (Артемьев и др., 2022), поэтому в нашей работе мы оценивали только влияние численности белошеких казарок.

МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ

Исследования проведены на Олонецких полях — сельхозугодьях в окрестностях г. Олонца (61.0° с.ш., 32.9° в.д.) — крупнейших (180 км²) агроландшафтах Республики Карелии. Эти поля заняты посевами многолетних трав, зерновыми и пропашными культурами. Они расположены на сильно увлажненных почвах и покрыты сетью мелиоративных канав с зарастающими кустарником берегами. Здесь существует практика выжигания прошлогодней травы. Весенние палы, обычно продолжающиеся до середины мая, прекратили в 2014 г., однако в 2023 г. возобновили. Следует также отметить, что с 1993 г. участок Олонецких полей площадью 49 км² является закрытой для охоты территорией под названием “зона покоя дичи” (Артемьев и др., 2022).

Учеты птиц на Олонецких полях проводили с 1993 г. С этого года начали накапливаться сведения по фенологии пролета и величине миграционных скоплений разных видов. С 1997 г. был организован мониторинг численности птиц по единой методике (Зимин и др., 2007). Для настоящего сообщения были выбраны данные учетов чибисов в 1993–2023 гг. и данные мониторинга их численности, полученные в 1997–2019 и 2023 гг. Кроме того, в анализ были включены данные по численности останавливающихся на полях белошеких казарок за 1997–2019 и 2023 гг., полученные в ходе того же мониторинга.

В разные годы птиц учитывали с 16–26 апреля по 19–25 мая. Учеты проводили на пешем маршруте в зоне покоя дичи, начиная учет в 6:00–8:00 ч утра в зависимости от погодных условий. Протяженность маршрута составляла 9.5 км. Он пролегал по дороге, продолженной по типичным для Олонецкого района сельхозугодьям с преобладанием полей с посевами многолетних трав и более редкими

участками со стерней из-под зерновых культур или пашен. Птиц учитывали на расстоянии до 150 м в обе стороны от линии маршрута. Площадь полей, охваченных учетами, занимала 17 км² (т.е. 35% площади зоны покоя дичи, или порядка 10% всей площади Олонецких полей). В 1997–2009 гг. учеты проводили ежедневно, а с 2010 г. — через день. Все накопленные материалы использованы для обобщения данных наблюдений и оценки сроков весенней миграции чибисов. Однако для анализа динамики численности были отобраны данные, полученные одними и теми же методами в одни и те же сроки, а именно с 20 апреля по 20 мая в 1997–2019 и 2023 гг. (всего 460 учетов).

Поскольку разделение отмеченных птиц на пролетных и местных особей затруднено, были приняты следующие допущения. Пролетными особями (мигрантами) считали птиц, держащихся на полях в составе скоплений и пролетающих над полями транзитом. К гнездящимся (местным) особями относили явные пары птиц, птиц с гнездовым поведением, а также особей, которые держались на одних и тех же участках в течение нескольких дней. Подробнее методы исследований описаны в работе Зимина и др. (2007).

Для анализа влияния температуры воздуха на численность были использованы данные метеостанции г. Олонца по среднесуточной температуре в период исследований с сайта <http://rp5.ru>. Рассчитывали среднее значение, минимум и максимум среднесуточной температуры за период наблюдений. Анализ интенсивности эксплуатации полей проводили с применением программы QGIS 3.30.2 Hertogenbosch (QGIS.org., 2022), плагинов Google Earth Engine и Google Earth Engine Data Catalog с доступом к открытым историческим спутниковым снимкам платформ Landsat 4, 5, 7, 8 и 9 (Gorelick et al., 2017). В качестве показателя интенсивности эксплуатации полей использована доля возделываемых полей, дешифрируемая на основании спутниковых снимков.

Вычисления проводили в программной среде R version 4.1.1 (R Core Team, 2021). Ряды данных проверяли на соответствие нормальному распределению с помощью теста Шапиро–Вилка, а на отсутствие выбросов — с помощью пакета “outliers” (Komsta, 2022). Поскольку основная часть рядов данных не соответствовала нормальному распределению, в качестве меры центральной тенденции была выбрана медиана (Me), а в качестве меры дисперсии — интерквартильный размах. Средние показатели были рассчитаны только для рядов данных по температуре. Во всех случаях для каждого сезона в качестве показателей численности (или ее динамики) использовали медиану численности за период наблюдений, а также максимальную суточную численность и дату пика численности за сезон. Анализ зависимости между рядами

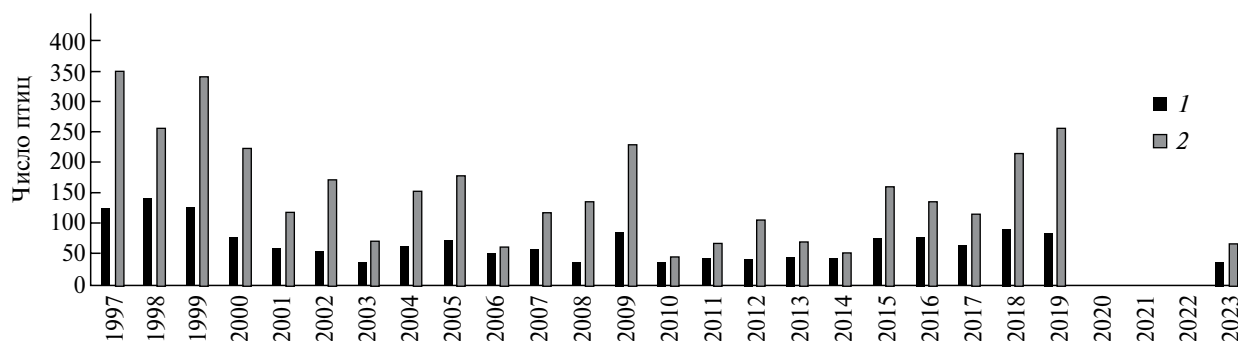


Рис. 1. Численность чибисов, зарегистрированных в разные годы на обследуемой части Олонецких полей (17 км²): 1 – гнездящиеся особи ($N = 1609$), 2 – пролетные особи ($N = 3661$).

данных проводили с помощью ранговой корреляции Спирмена, а сравнение независимых выборок – с использованием W -критерия Уилкоксона. Ряды данных также проверяли на присутствие эффекта автокорреляции с помощью функции “acf”. Для определения значимости автокорреляции использовали критерий Дарбина–Уотсона в пакете “lmtest” (Zeileis, Hothorn, 2002). Кроме того, на предварительном этапе обработки данных провели анализ возможной связи численных показателей и числа учетных маршрутов. В пределах рассматриваемых сроков число маршрутов в разные годы несколько варьировало, однако значимой связи показателей численности птиц на полях с числом маршрутов не выявлено (ранговая корреляция Спирмена: $\rho = 0.38$, $S = 1106.9$, $p = 0.09$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Чибисы – одни из самых многочисленных и рано прилетающих куликов Олонецких полей Карелии. Обычно они появляются здесь в начале апреля, а в годы с теплым началом весны – в конце марта (Зимин и др., 2007). Самый ранний прилет чибисов (10 марта) был зарегистрирован в 2015 г. В том году необычно раннее появление чибисов отмечали в разных районах Карелии и Ленинградской обл. (Matantseva, Simonov, 2015).

Миграция чибисов через Олонецкие поля обычно продолжается до середины апреля, реже – до конца апреля – начала мая. В мае на обследуемой части полей держатся преимущественно местные гнездящиеся пары, а также могут присутствовать перемещающиеся особи с соседних участков, лишившиеся занятых территорий в результате палов растительности. Пролетные особи, использующие Олонецкие поля как место миграционной остановки, в разные годы составляли от 53.8 до 79.8% ($Me = 67.6\%$, $N = 23$ сезона) от всех чибисов, отмеченных за время исследований. Оставшаяся часть (20.2–46.2%, $Me = 32.4\%$, $N = 23$ сезона) была представлена гнездовым населением (рис. 1).

Относительная численность пролетных чибисов изменялась от 0.1 до 14.3 особей/км² ($N = 460$ учетов). При этом подсчитано, что через обследуемую часть полей ежегодно мигрировало от 45 до 350 чибисов (рис. 1), а через всю площадь Олонецких полей – порядка 450–3500 особей. В свою очередь, число пар, гнездящихся на обследованной части Олонецких полей в 1997–2023 гг., варьировало от 17 до 71 ($Me = 30$, $N = 23$ сезона). В последние пять лет эта величина изменялась от 17 до 45 пар ($Me = 39$, $N = 5$ сезонов). По нашим оценкам, на всех Олонецких полях (180 км²) в 1997–2023 гг. гнездились от 170 до 710 пар чибисов ($Me = 300$, $N = 23$ сезона), а в последние пять лет – 170–450 пар за сезон ($Me = 390$, $N = 5$ сезонов).

Как для мигрирующих, так и для гнездящихся птиц была обнаружена автокорреляция в рядах данных, поэтому подбор моделей динамики численности оказался затруднен. Модель, учитывающая эффект автокорреляции, не выявила значимых трендов численности. Значимые различия в численности за первый и последний 5-летние периоды наблюдений также отсутствовали и у мигрантов (W -критерий Уилкоксона: $W = 21$, $p = 0.095$, $N_1 = 132$ учета, $N_2 = 69$ учетов), и у местных птиц ($W = 18.5$, $p = 0.248$, $N_1 = 132$ учета, $N_2 = 69$ учетов). Можно лишь указать, что в разные годы на 9.5 км маршрута медиана числа пролетных особей изменялась от 5 до 54 (при крайних значениях в разные дни от 0 до 121), а число гнездящихся пар варьировало от 17 до 71. Эти показатели соответствовали медианам относительной численности, которые составляли 0.6–6.4 особей/км² для мигрантов (при крайних значениях на учет 0–14.3 особей/км²) и 2.0–9.5 пар/км² для гнездящихся птиц соответственно ($N = 460$ учетов). Также ни для пролетных, ни для местных особей не было выявлено значимой связи анализируемых показателей численности с параметрами температуры воздуха и степенью эксплуатации полей ($p > 0.1$ для всех пар взаимодействий). Не было обнаружено значимой связи и с показателями численности казарок ($p > 0.1$ для всех пар взаимодействий).

При этом гнездовая группировка чибисов на Олонецких полях может считаться довольно крупной для европейской части России. Так, в сопредельных регионах чибис является обычным, но немногочисленным видом. С невысокой плотностью он гнездится в северной части Карелии, в Архангельской и Мурманской областях (Бианки и др., 1993; Хлебосолов и др., 2007; Глушкова и др., 2013). Южнее, в Ленинградской и Вологодской областях, наиболее крупные поселения насчитывают 1–2 десятка пар (Бутьев и др., 1998; Иовченко, 2011; Головань, 2012; Храбрый, 2016). В центре европейской части России наиболее плотные поселения составляют несколько десятков пар на 1 км², а локально, в местах с повышенной кормовой емкостью, — до 10 и более пар на 1 га (Лыков, 2020).

Судя по отсутствию значимых трендов и высоким показателям численности, состояние гнездящейся группировки чибисов на Олонецких полях можно оценить как благоприятное. Численность чибисов, мигрирующих через эти территории, также устойчива, что имеет особую ценность в свете падения численности многих популяций этого вида. В минувшие десятилетия в европейской части России произошло масштабное сокращение площадей обрабатываемых сельхозугодий, в результате чего места гнездования чибисов заросли высокотравьем и кустарником (Мищенко, Суханова, 2016; Амосов и др., 2020; Лыков, 2020). Еще больших величин сокращение популяций чибисов достигло в других странах Европы — за 27 лет (3 поколения) численность этих птиц понизилась на 30–49% (BirdLife International, 2015, 2023).

Одной из основных причин снижения численности куликов в Европе считают потерю пригодных для гнездования биотопов, преимущественно обусловленную интенсификацией сельского хозяйства и совершенствованием его технологий (Baldi et al., 2005; Smart et al., 2006; Bell, Calladine, 2017; Douglas et al., 2021; Booth Jones et al., 2022). В России и Беларуси уровень гибели гнезд и выводков также довольно высок из-за проведения сельскохозяйственных работ (Горчаков, 2017; Кузьменкова, 2020; Глушенко и др., 2022). В настоящий момент не выявлено влияния степени эксплуатации полей на численность чибисов в районе наших исследований, так как, по-видимому, всегда сохранялись места, пригодные для их гнездования и остановки на миграции. При проведении весенних палов гибнут ранние гнезда, но после прекращения проведения этих мероприятий чибисы гнездятся повторно (например, Назаров и др., 1996; Глушенко и др., 2022).

Чибисы могут страдать и от неблагоприятных погодных условий. В частности, в европейской части России известны случаи высокой смертности этих птиц в весеннее время в связи с ухудшением погоды (Носков и др., 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983). Нами не было найдено зависимости численности чибисов от температуры воздуха

в районе исследований. По-видимому, этот факт может свидетельствовать о высокой степени пригодности местных погодных условий для чибисов, что также обуславливает актуальность поддержания Олонецких полей как ключевых мест гнездования и миграционной остановки этих птиц. Кроме того, обнаружено, что на численность чибисов не оказывает влияния возросшая за годы исследований численность белошеких казарок. Несмотря на высказываемые опасения, такой зависимости не было выявлено и в Германии, где проводили специальные исследования (Moonen et al., 2023).

В заключение можно отметить, что для предотвращения дальнейшего падения общемировой численности чибисов необходимо разрабатывать программы исследований для обоснования мер по сохранению этого вида (Petersen, 2009; BirdLife International, 2023). Также следует сохранять места, подобные Олонецким полям, которые являются своеобразными рефугиумами для этого вида с высокими показателями численности как гнездящихся, так и пролетных птиц. В нашем регионе необходимо соблюдать существующий режим эксплуатации полей с зоной покоя дичи. При этом нельзя исключать, что при росте антропогенной нагрузки на птиц, в т.ч. связанной с интенсификацией сельскохозяйственных работ и охотой, местные условия уже не будут для них такими благоприятными. Ввиду высокой значимости Олонецких полей как ключевой орнитологической территории, желательно усилить режим их охраны с созданием особо охраняемой природной территории высокого статуса (Артемьев и др., 2022), а также проводить среди населения пропаганду охраны птиц и снижения степени их антропогенного беспокойства.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренне благодарны И. И. Логинову, ежегодно оказывающему помощь в наблюдениях за птицами на Олонецких полях, а также всем лицам, принимавшим участие в исследованиях. Кроме того, мы очень признательны анонимным рецензентам и редактору за внимательное прочтение рукописи, ценные замечания и предложения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Сообщение подготовлено в ходе реализации работ по проекту, поддержанному грантом Российского научного фонда № 23-24-10049 (<https://rscf.ru/project/23-24-10049/>) и Фонда венчурных инвестиций Республики Карелия № 19-P23.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амосов П.Н., Брагин А.В., Старопопов Г.А., Волкова А.А., Афонов К.И., 2020. Фауна птиц пойменных лугов реки Пинега (Архангельская область) // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия: Биология и экология. № 1 (57). С. 42–52.
- Артёмьев А.В., Лапшин Н.В., Симонов С.А., Матанцева М.В., Толстогузов А.О., 2022. Современные тенденции динамики скоплений гусей и казарок на Олонецкой весенней миграционной стоянке (Республика Карелия, Россия) // Казарка. Т. 24. С. 15–32.
- Бианки В.В., Коханов В.Д., Корякин А.С., Краснов Ю.В., Панева Т.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Шкляревич Ф.Н., ШUTOва Е.В., 1993. Птицы Кольско-Беломорского региона // Русский орнитологический журнал. Т. 2. № 4. С. 491–586.
- Бутьев В.Т., Шитиков Д.А., Лебедева Е.А., 1998. О численности гнездящихся куликов Вологодской области // Гнездящиеся кулики Восточной Европы – 2000. Т. 1. С. 18–23.
- Головань В.И., 2012. Птицы окрестностей деревни Красницы (Гатчинский район Ленинградской области) // Гнездящиеся кулики Восточной Европы – 2000. Т. 21. № 750. С. 899–927.
- Горчаков Г.А., 2017. К фауне гнездящихся птиц антропогенного ландшафта юга Приморского края // Гнездящиеся кулики Восточной Европы – 2000. Т. 26. № 1431. С. 1527–1533.
- Глушковская Н.Б., Загидуллина А.Т., Корепанов В.И., Коткова В.М., Кушневская Е.В., Мишин Д.М., Столповский А.П., Филиппов Б.Ю., 2013. Ландшафтное и биологическое разнообразие на территории междуречья Северной Двины и Пинеги. СПб.: Всемирный фонд дикой природы. 116 с.
- Глуценко Ю.Н., Тиунов И.М., Вялков А.В., Коробов Д.В., Ходаков А.П., 2022. Гнездящиеся птицы Приморского края: чибис *Vanellus vanellus* // Русский орнитологический журнал. Т. 31. № 2179. С. 1585–1602.
- Зимин В.Б., Артёмьев А.В., Лапшин Н.В., Тюлин А.Р., 2007. Олонецкие весенние скопления птиц. Общая характеристика. Гуси. М.: Наука. 299 с.
- Иовченко Н.П., 2011. Фауна позвоночных животных. Птицы // Экосистемы заказника “Раковые озера”: история и современное состояние. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 76–211.
- Коханов В.Д., 1983. К экологии малого зуйка, чибиса и большого кроншнепа в Мурманской области // Тезисы докладов XI Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин: РИСО АН ЭССР. С. 110–112.
- Кузьменкова А.М., 2020. Кулики на сельскохозяйственных полях центральной Беларуси: пространственное распределение и влияние сельскохозяйственной деятельности // Вестник Гродненского государственного университета имени Янки Купалы. Серия 5. Экономика. Социология. Биология. Т. 10. № 2. С. 131–137.
- Лыков Е.Л., 2020. Чибис *Vanellus vanellus* Northern Lapwing // Атлас гнездящихся птиц европейской части России. М.: Фитон XXI. С. 302–304.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. Т. 1. 480 с.
- Мищенко А.Л., Суханова О.В., 2016. Влияние изменений в сельском хозяйстве и климате на четыре вида куликов в Виноградовской пойме (Московская область) // Вопросы экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии. Иваново: ИВГУ. С. 258–264.
- Назаров Ю.Н., Казыханова М.Г., Куринный В.Н., 1996. Заметки о гнездящихся водоплавающих и околоводных птицах Южного Приморья // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: ДВО РАН. С. 103–119.
- Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич Т.А., Лапшин Н.В., Головань В.И., 1981. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 3–86.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Ковалев Д.Н., Лапшин Н.В., Зимин В.Б., Артёмьев А.В., 2016. Чибис *Vanellus vanellus* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. СПб.: Изд-во АНО ЛА “Профессионал”. С. 343–348.
- Семенов Б.Т., 1980. О распространении чибиса в Архангельской области // Орнитология. Т. 15. С. 203–204.
- Хлебосолов Е.И., Макарова О.А., Хлебосолова О.А., Поликарпова Н.В., Зацаринный И.В., 2007. Птицы Пасвика. Рязань: Голос Губернии. 176 с.
- Храбрый В.М., 2008. Охотничьи животные России. Справочник. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та. 279 с.
- Храбрый В.М., 2016. Охотничьи животные Ленинградской области. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та. 328 с.
- Baldi A., Batary B., Erdos S., 2005. Effects of grazing intensity on bird assemblages and populations of Hungarian grasslands // Agriculture Ecosystems & Environment. V. 108. P. 251–263.
- Bell M.V., Calladine J., 2017. The decline of a population of farmland breeding waders: a twenty-five-year case study // Bird Study. V. 64. P. 264–273.
- BirdLife International, 2015. European Red List of Birds. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg. DOI: 10.2779/975810

- BirdLife International, 2023. Species factsheet: *Vanellus vanellus* [Electronic resource]. Access mode: <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/northern-lapwing-vanellus-vanellus> on 05/08/2023
- Booth Jones K., O'connell P., Wolsey S., Carrington-Cotton A., Noble D., McCulloch N., Calladine J., 2022. Loss of breeding waders from key lowland grassland sites in Northern Ireland // *Irish birds*. V. 11. P. 11–22.
- Buij R., Melman T.C., Loonen M.J., Fox A.D., 2017. Balancing ecosystem function, services and disservices resulting from expanding goose populations // *Ambio*. V. 46. № 2. P. 301–318. DOI: 10.1007/s13280-017-0902-1
- Douglas D.J.T., Lewis M., Thatey Z., Teuten E., 2021. Wetlands support higher breeding wader densities than farmed habitats within a nature-rich farming system // *Bird Study*. V. 68. № 1. P. 100–111. DOI: 10.1080/00063657.2021.1970104
- Gorelick N., Hancher M., Dixon M., Ilyushchenko S., Thau D., Moore R., 2017. Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone // *Remote Sensing of Environment*. DOI: 10.1016/j.rse.2017.06.031
- Komsta L., 2022. outliers: Tests for Outliers. R package version 0.15 [Electronic resource]. Access mode: <https://CRAN.R-project.org/package=outliers>. Update date: 05.08.2023.
- Matantseva M.V., Simonov S.A., 2015. Early registrations of the Northern Lapwings (*Vanellus vanellus*) in North-West Russia in the spring of 2015 // *Berkut*. V. 24. № 1. P. 69.
- Moonen S., Ludwig J., Kruckenberg H., Müskens G.J.D.M., Nolet B.A., van der Jeugd H.P., Bairlein F., 2023. Sharing habitat: Effects of migratory barnacle geese density on meadow breeding waders // *Journal for Nature Conservation*. V. 72. 126355.
- Petersen B.S., 2009. European Management Plan 2009–2011: Lapwing *Vanellus vanellus* // *Natura*. V. 2000. P. 2009–2033.
- QGIS.org, 2022. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project [Electronic resource]. Access mode: <http://qgis.org>. Update date: 05.08.2023.
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [Electronic resource]. Access mode: <https://www.R-project.org>. Update date: 05.08.2023.
- Smart J., Gill J.A., Sutherland W.J., Watkinson A.R., 2006. Grassland-breeding waders: identifying key habitat requirements for management // *Journal of Applied Ecology*. V. 43. P. 454–463.
- Zeileis A., Hothorn T., 2002. Diagnostic Checking in Regression Relationships // *R News*. V. 2 (3). P. 7–10.

CENSUS RESULTS OF THE NORTHERN LAPWING (*VANELLUS VANELLUS*, CHARADRIIFORMES) ON THE OLONETS FIELDS OF KARELIA, NORTHWESTERN RUSSIA IN 1993–2023

S. A. Simonov^{1,*}, A. V. Artemyev¹, N. V. Lapshin¹, A. O. Tolstoguzov¹, M. V. Matantseva¹

¹*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences,*

Petrozavodsk, 185910 Russia

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

In 1993–2023, censusing the Northern Lapwing, *Vanellus vanellus* (Linnaeus 1758), was conducted on the fields in the vicinity of Olonets City, southern Karelia, northwestern Russia. This communication presents these census data and the results of monitoring the numbers of migrating and breeding individuals performed using a unified methodology in 1997–2019 and 2023. During the research period, between 450 and 3,500 individuals were estimated to have migrated through the Olonets fields annually. The breeding population of the Olonets fields varied between 170 and 710 pairs per year. The years of monitoring revealed no significant changes in the numbers of lapwings, neither breeding nor migrating. The numbers of the lapwings recorded was found to be influenced neither by local weather conditions nor the extent of field exploitation. There was also no significant correlation revealed between the numbers of lapwings and the population of the Barnacle Goose, *Branta leucopsis* (Bechstein 1803), a species that has seen a significant increase in its abundance over the years of monitoring.

Keywords: population dynamics, monitoring, agrolandscape

УДК 598.2(268.45)

СОСТОЯНИЕ РОССИЙСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ СЕВЕРНОЙ ОЛУШИ (*MORUS BASSANUS*, SULIDAE, AVES) И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕГО ФАКТОРЫ

© 2024 г. А. В. Ежов^{а, *}, Ю. В. Краснов^а

^аМурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: mr.haliaeetus51@mail.ru

Поступила в редакцию 27.09.2023 г.

После доработки 20.10.2023 г.

Принята к публикации 31.10.2023 г.

По результатам многолетних наблюдений представлены данные по характеру развития российской части популяции северной олуши (*Morus bassanus* (L. 1758)) в Баренцевом море. Выявлены различия в динамике численности вида в двух российских колониях. Отмечены постепенный прирост количества гнездящихся птиц в восточной колонии в 2013–2022 гг. и скачкообразные изменения численности в западной колонии в период 2020–2023 гг. К настоящему времени общий ареал данного вида включает южную часть Баренцева и всю акваторию Белого моря, но восточная граница его гнездового ареала ограничивается о. Харлов (Восточный Мурман) в Баренцевом море. Продemonстрировано, что формирование колоний данного вида на островах Мурман в Баренцевом море связано с восстановлением в 1990–2000-х гг. запасов молоди атлантической сельди и интенсивным притоком птиц из норвежской части ареала вида. Начиная с 2022 г. динамика численности в наиболее западной российской колонии определяется смертностью от эпидемии птичьего гриппа HPAIV, что ставит под угрозу дальнейшее развитие обеих российских колоний. Количество переболевших птиц в колонии летом 2023 г. определено нами, с использованием фенотипического индикатора предыдущей инфекции, в 13–15% особей от общей численности гнездящихся здесь особей.

Ключевые слова: Баренцево море, Белое море, гнездовой ареал, динамика численности, общий ареал, сельдь, птичий грипп, северная олуша

DOI: 10.31857/S0044513424010076, **EDN:** J1AHMG

За последние десятилетия известны лишь единичные примеры успешной экспансии новых видов морских птиц в северных морях России. Одним из таких видов является северная олуша (*Morus bassanus* (L. 1758)). Ее гнездовой ареал охватывает европейские побережья от Норвегии до северо-западной Франции, а также Исландию, Фарерские, Шетландские, Оркнейские и Гебридские острова. В Северной Америке он включает побережья залива Святого Лаврентия и Ньюфаундленда (Степанян, 2003; Mowbray, 2020). Во второй половине XX в. наблюдали движение вида на северо-восток, связанное с ростом численности мировой популяции (Mowbray, 2020). В Баренцевом море первые колонии северной олуши появились на норвежской части побережья в районе Силт-фьорда (Syltefjord) в 1961 г. (Brun, 1972). Летом 1996 г. факт размножения был зарегистрирован нами в российских водах на о-ве Харлов (архипелаг Семь островов, Восточный Мурман) в 337 км от ближайшей норвежской колонии (Краснов, 1996). Основными

целями настоящего исследования являются изучение особенностей динамики численности, выявление условий, способствующих формированию устойчивых колоний, и факторов, лимитирующих их развитие на восточной границе ареала вида в Баренцевом море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1977–1999, 2013, 2018–2023 гг. на островах и в прилегающих водах Мурман регистрировали все случаи появления северных олуш, их возрастной состав, особенности кормового и территориального поведения. С момента размножения первой пары (Krasnov, Barrett, 1997) учет гнезд производили с суши и борта катера, что при небольшой численности колонии позволяло получать предельно точные данные. Начиная с 2020 г., при учете гнезд на о-ве Харлов (Восточный Мурман) и о-ве Большой Аникеев (Западный Мурман), для минимизации беспокойства населяющих птиц



Рис. 1. Радужина глаза северной олуши (*Morus bassanus*): *a* — неинфицированная птица; *b* — птица, переболевшая птичьим гриппом НРАIV (фото А. В. Ежова).

использовали квадрокоптер DJI Mavik 2 Pro. Колонии осматривали со всех возможных ракурсов, что исключало пропуск тех или иных участков, после чего снимки обрабатывались при помощи фоторедакторов. Учитывая острую реакцию вида на беспокойство, наличие кладки устанавливали в ходе наблюдений за сменой партнера с помощью мощной оптики. Птиц с иностранными кольцами целенаправленно отслеживали, стараясь прочитать номер кольца в подзорную трубу. Сбор проб отрыгнутого птицами корма проводили на доступных краевых участках колонии в период 1996–1999 гг. (Краснов, 2011).

При подсчете особей, переболевших птичьим гриппом НРАIV, летом 2023 г. на о-ве Большой Аникеев использовали фенотипический индикатор предыдущей инфекции — измененный цвет радужины глаза (Lane et al., 2023). У здоровых олуш радужина имеет светло-серый цвет по всей площади (рис. 1*a*). У переболевших птиц наблюдается ее почернение, либо частично, в виде черных пятен различного размера, хорошо заметных на светлом фоне, либо она становится полностью темной (рис. 1*b*). С этой целью с внешней границы колонии с помощью подзорной трубы находили соответствующих особей и при возможности проводили их фотосъемку длиннофокусной оптикой.

В 1990–2000-е гг. регулярно, хотя и с разной периодичностью, осматривали побережье Мурмана для контроля известных и поиска новых колоний морских птиц, в т.ч. и северной олуши. В период 1992–2023 гг. в ходе 87 серий судовых и шести серий авиационных наблюдений в различных частях Баренцева моря, 24 судовых и одной серии авиационных наблюдений в Белом море отмечали места встреч данного вида, что позволило получить информацию о его пространственном распределении, границах его общего ареала на морских акваториях региона. Методы сбора информации

о распределении птиц в открытом море изложены нами ранее (Краснов, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе ежегодных наблюдений первое полноценное размножение северной олуши в российской части Баренцева моря было отмечено в 1996 г. (Krasnov, Barrett, 1997). За истекшие 27 лет российская часть популяции северной олуши выросла, но при этом восточная граница гнездового ареала в Баренцевом море осталась прежней. С момента первого гнездования численность птиц в единственной колонии на о-ве Харлов (Восточный Мурман) постепенно увеличивалась, не испытывая значительных перепадов. Ее динамика представлена на рис. 2*a*. Вторая колония северной олуши была обнаружена на о-ве Большой Аникеев (Западный Мурман). Ее основание птицами произошло, по-видимому, в 2013–2018 гг., в промежутках между нашими наблюдениями в данном районе. В 2020 г. здесь насчитывалось 192 жилых гнезда. На рис. 2*b* представлена динамика численности олуш в этой колонии: в 2021 г. численность резко возросла, достигнув уровня 1126 пар, но на следующий, 2022 г., столь же стремительно снизилась до уровня 659 жилых гнезд. Фактически количество жилых гнезд в этом сезоне сократилось на 41.5%. При этом в колонии присутствовали брошенные гнезда, а в ее окрестностях нашли десять погибших взрослых особей. По результатам вскрытия одной из них птица была сильно истощена. На следующий год количество размножающихся птиц в этой колонии уменьшилось еще на 20%. Летом 2023 г. на о-ве Большой Аникеев мы провели учет северных олуш, переболевших птичьим гриппом НРАIV. Для этого был использован предложенный ранее фенотипический индикатор предыдущей инфекции (измененный цвет радужины глаза) (Lane et al., 2023). В итоге мы обнаружили в колонии 13–15% особей, отвечающих данному критерию.

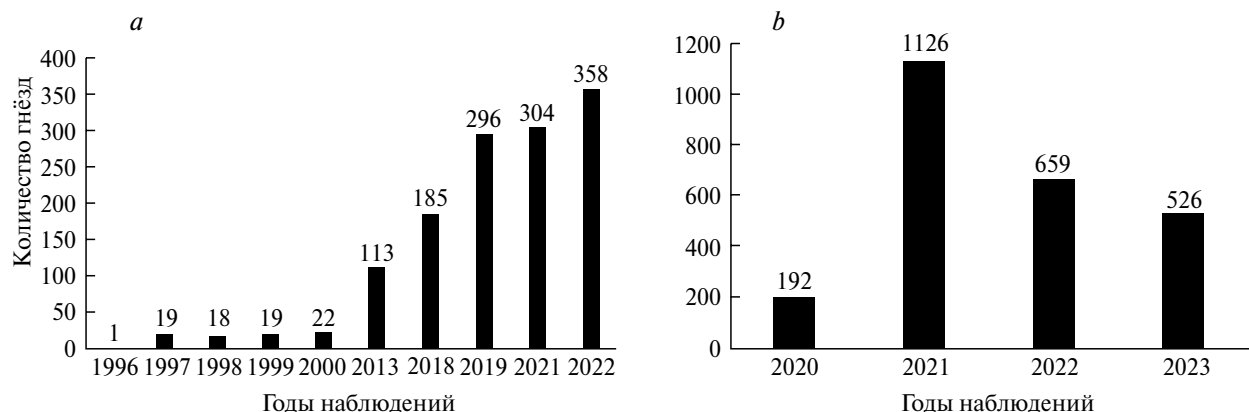


Рис. 2. Динамика численности гнездящихся пар северной олуши (*Morus bassanus*): а — о-в Харлов (Восточный Мурман), б — о-в Большой Аникеев (Западный Мурман).

При контроле особей с иностранными кольцами было установлено, что во всех случаях птицы оказались с норвежскими кольцами. Только в одном случае, когда номер кольца удалось прочесть полностью, — мы получили информацию, что особь, размножавшаяся на о-ве Харлов, ранее была окольцована в колонии на баренцевоморском побережье Норвегии вблизи мыса Нордкап (Krasnov, Barrett, 1997).

Результаты наших наблюдений за морскими птицами с борта судов различного класса показали, что общий ареал северной олуши со второй половины апреля по первую половину октября охватывает всю южную часть Баренцева моря, а в безледный период — всю акваторию Белого моря. Наиболее северная часть ареала включает районы у о-ва Медвежий на западе бассейна, а более восточная часть — акваторию Печорского моря. В этот период олуши при крайне низкой численности встречаются на всей южной части Баренцева моря, долетая до побережья архипелага Новая Земля и районов акватории восточнее о-ва Колгуев. Крайняя восточная точка регистрации аномального залета одиночной особи — юго-западная часть Карского моря. В российских водах чаще всего олуши встречаются в прибрежье Мурмана. Так, в июне–июле у побережья Восточного Мурмана плотность распределения северных олуш достигала 0.11–0.17 экз./км². Реже одиночные птицы и небольшие группы как взрослых, так и неполовозрелых особей проникают в Белое море, обычно в его северные районы — Воронку и Горло. Еще реже северных олуш встречали в Кандалакшском заливе. В Онежском заливе данный вид нами не встречен, но известно, что и там регистрировали его залеты (Lehikoinen et al., 2006). Помимо этого, отмечен аномальный залет молодой птицы в материковую часть восточной Европы. В октябре 2010 г. в Белоруссии была найдена погибшая северная олуша, окольцованная птенцом в июле этого же года на о-ве Харлов (Восточный

Мурман). Птицу обнаружили на берегу водоема в Минской обл. (Сахвон, 2011).

Анализ состава отрыжек северных олуш в 1996–1999 гг. показал, что корм их птенцов состоял, главным образом, из сельди (*Clupea harengus*) (до 90% встреч), а также небольшого количества песчанки (*Ammodytes tobianus*) и мойвы (*Mallotus villosus*). В составе отрыжек в одном случае были обнаружены отходы рыболовного промысла. В ходе визуальных наблюдений за взрослыми олушами были зарегистрированы редкие случаи добычи ими мелкой сайды *Pollachius virens* и факт кормления птиц на скоплении крупной креветки (*Pandalus* sp.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Первое гнездование северных олуш на российском побережье зарегистрировано в период активной экспансии вида и проникновения его в юго-западные районы Баренцева моря. В период с 1995 по 2008 г. количество гнездящихся олуш в норвежском Финнмарке почти удвоилось. К 2011 г., когда были отмечены первые случаи размножения северных олуш на о-ве Медвежий, их гнездовой ареал был расширен фактически до Арктики (Barrett et al., 2017). Целый ряд авторов полагает, что такие изменения гнездового ареала северной олуши в Северной Атлантике, в т.ч. и в Баренцевом море, связаны с потеплением и распространением на север ее обычных кормовых объектов, таких как сельдь и скумбрия (*Scomber scombrus*) (Dalpadado et al., 2012; Berge et al., 2015; Barrett et al., 2017). Колонизация олушами о-ва Медвежий в Баренцевом море совпала с беспрецедентным притоком теплых атлантических вод и сокращением зоны холодной арктической воды (Spielhagen et al., 2011). Эти изменения позволили сформироваться в западных районах Баренцева моря оптимальной для олуш кормовой базе, обогащенной такими видами рыб, как пикша (*Melanogrammus aeglefinus*),

сельдь и скумбрия (Dalpadado et al., 2012; Berge et al., 2015). Распространение этих видов рыб на север, по мнению ряда авторов (Barrett et al., 2017), в итоге и привело к формированию гнездовых олуш на о-ве Медвежий.

На юге Баренцева моря, на берегах Мурмана, олуши выкармливают птенцов сельдью, песчанкой и мойвой. Но основу птенцового рациона все-таки составляет сельдь. Другие виды рыб, включая некоторые виды тресковых, являются здесь для олуш лишь дополнительным кормом. По нашему мнению, расширение ареала северной олуши на восток до о-ва Харлов также было связано с периодом потепления в южной части Баренцева моря, которое началось в 1990-х гг. В начале 2000-х гг. приток теплой атлантической воды достиг максимума (Матишов и др., 2013). Одновременно с этим происходило восстановление стада сельди, которое продолжалось вплоть до 2009 г. (Состояние ..., 2022), что способствовало распространению ее молоди в прибрежье Мурмана. Рост запасов сельди в Баренцевом море, вероятно, обеспечил ее большую доступность для олуш в прибрежных водах Мурмана и определил не только успешное начало колонизации нового региона, но и устойчивый рост численности на о-ве Харлов в период 2013–2022 гг. (рис. 2).

Согласно данным рис. 2, столь масштабные увеличения численности гнездящихся олуш в колониях России (особенно на о-ве Большой Аникеев и особенно в 2021 г.) могут объясняться лишь притоком птиц из других частей ареала. Встречи олуш с норвежскими кольцами в российских колониях свидетельствуют, что такой приток осуществляется в первую очередь за счет олуш из норвежских колоний. В то же время известен и случай залета в Белое море олуши, окольцованной птенцом на Шетландских о-вах (Краснов, Николаева, 2016). На основе встреч окольцованных птиц в колонии на о-ве Харлов к выводу о притоке северных олуш из центральных районов на периферию ареала приходили и ранее (Краснов, Николаева, 2016). Но именно из наблюдений в колонии на о-ве Большой Аникеев это стало особенно очевидным. Возможно, что дополнительным фактором, активизирующим иммиграцию птиц из норвежских колоний на Мурман, является пресс хищничества орланов-белохвостов (*Haliaeetus albicilla*) в норвежской части ареала (Barrett, 2008; Barrett et al., 2017). Действительно, хищничество орлана-белохвоста и сопутствующий ему уровень беспокойства могут привести к более активному оседанию впервые гнездящихся особей в более спокойных районах. На побережьях Мурмана численность орланов и уровень их хищничества пока не столь высоки по сравнению с Северной Норвегией.

Мощный приток особей из европейских, в первую очередь норвежских, колоний сопряжен с заносом высокопатогенного вируса гриппа HPAIV

в российские колонии. Весной 2022 г. такие же процессы были отмечены в большинстве колоний северных олуш в Северной Атлантике. Высокие показатели смертности северных олуш были зарегистрированы в 75% колоний от их общего числа в мире. В крупнейшей колонии Великобритании (Басс-Рок) количество занятых олушами участков уменьшилось на 71%, выживаемость взрослых особей в период с 2021 по 2022 год была на 42% ниже, чем в среднем за предыдущие 10 лет (Lane et al., 2023). Первые факты массовой гибели северных олуш были отмечены в апреле 2022 г. в колониях Исландии, в мае – в ряде других европейских стран, включая Норвегию. Учитывая регулярное посещение норвежскими неполовозрелыми и впервые гнездящимися особями мест гнездования в российских водах, появление в российских колониях вируса гриппа HPAIV было лишь вопросом времени. Резкое падение численности в колонии на о-ве Большой Аникеев, наличие брошенных гнезд и погибших особей, в сочетании с достаточно высокой долей птиц с фенотипическим индикатором предыдущей инфекции, позволяет нам с высокой долей уверенности полагать, что первопричиной масштабной редукции в западной российской колонии в 2022–2023 гг. является вирусная инфекция птичьего гриппа. И именно эта инфекция вируса гриппа HPAIV в одной из двух российских колоний северных олуш и может кардинальным образом влиять на состояние обеих колоний в будущем. В зарубежных литературных источниках рассматривается несколько гипотез о путях распространения вируса в мегапопуляции северных олуш, включая передачу от других видов морских птиц (Grémillet et al., 2023; Lane et al., 2023). Нам представляется, что такая передача осуществляется, главным образом, неполовозрелыми особями при поиске мест будущего гнездования и посещении близлежащих действующих колоний. В этом смысле мы вполне можем ожидать и редукции самой восточной колонии олуш в Баренцевом море, расположенной на о-ве Харлове. В то же время ясно, что какая-то часть (в нашем случае 13–15%) заболевших особей все-таки выживает и появляется в колонии на следующий год. Предположения о дальнейшем влиянии инфекции на состояние локальных популяций пока в большей степени умозрительны (Grémillet et al., 2023; Lane et al., 2023).

Таким образом, нами продемонстрировано, что формирование постоянных колоний северной олуши на островах Мурмана связано с восстановлением в 1990–2000-х гг. запасов молоди атлантической сельди в Баренцевом море и интенсивным притоком птиц из норвежской части ареала вида. Прирост численности в обеих российских колониях зарегистрирован в конце предыдущего и в начале нынешнего десятилетий. К настоящему времени общий ареал данного вида включает южную часть

Баренцева и всю акваторию Белого моря, но восточная граница его гнездового ареала ограничивается о-вом. Харлов (Восточный Мурман) в Баренцевом море в течение всего периода с момента возникновения первой колонии. Начиная с 2022 г., динамика численности в наиболее западной российской колонии определяется смертностью от эпидемии птичьего гриппа HPAIV, что ставит под угрозу дальнейшее развитие обеих российских колоний. Количество переболевших птиц в колонии летом 2023 г. определено нами, с использованием фенотипического индикатора предыдущей инфекции (Lane et al., 2023), в 13–15% особей от общей численности гнездящихся здесь особей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Кандалакшский государственный заповедник за предоставленную возможность работать на их территории, а также выражают благодарность Ассоциации “Морское Наследие”, лично М. В. Гаврило и экипажу яхты “Alter Ego” за помощь в решении транспортных вопросов при проведении исследований. Особую признательность мы выражаем сотруднику ММБИ РАН Ю. И. Горяеву за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы “Морские птицы Арктики и Субарктики: биология, физиология, паразитология” ГЗ ММБИ РАН (№ 121091600102-3).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Краснов Ю.В., 1996. Северная олуша — новый гнездящийся вид России // Мир птиц. Информационный бюллетень Союза охраны птиц России. № 2 (5). С. 7.
- Краснов Ю.В., 2007. Методы исследования морских птиц в открытых районах моря // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всероссийской школы по морской биологии (25–27 октября 2006 г., г. Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН. С. 28–41.
- Краснов Ю.В., 2011. Северная олуша *Morus bassanus* (Linnaeus, 1758) // Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 39–46.
- Краснов Ю.В., Николаева Н.Г., 2016. Северная олуша *Sula bassana* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., ред. Санкт-Петербург: Изд-во АНО ЛА “Профессионал”. С. 65–66.
- Матишов Г.Г., Дженюк С.Л., Денисов В.В., Жичкин А.П., Мусеев Д.В., 2013. Учет вековой динамики климата Баренцева моря при планировании морской деятельности. // Труды Кольского научного центра. Серия Океанология. Вып. 1. С. 56–71.
- Сахвон В.В., 2011. Первая регистрация северной олуши *Morus bassanus* (Aves, Pelicaniformes) на территории Беларуси // Вестник зоологии. Т. 45. № 4. С. 306.
- Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева, Белого и Карского морей и Северной Атлантики в 2022 г. / Амелькина А.С., Анциферов М.Ю., Бакай Ю.И. [и др.]; отв. Ред. К.М. Соколов; Полярный филиал ФГБНУ ВНИРО (ПИНРО им. Н.М. Книповича). Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 161 с.
- Степанян Л.С., 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных стран (в границах СССР как исторической области). Москва: ИКЦ “Академкнига”. 808 с.
- Barrett R.T., 2008. Recent establishments and extinctions of northern gannet *Morus bassanus* colonies in north Norway, 1995–2008 // *Ornis Norvegica*. № 31. P. 172–182.
- Barrett R.T., Strøm H., Melnikov M., 2017. On the polar edge: the status of the northern gannet (*Morus bassanus*) in the Barents Sea in 2015–16 // *Polar Research*. № 36. 1390384. DOI: 10.1080/17518369.2017.1390384
- Berge J., Heggland K., Lonne O.J., Cottier F., Hop H., Gabrielsen G.W., Nottestad L., Misund O.A., 2015. First records of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) from the Svalbard Archipelago, Norway, with possible explanations for the extension of its distribution // *Arctic*. № 68. P. 54–61.
- Brun E., 1972. Establishment and population increase of the gannet *Sula bassana* in Norway // *Ornis Scandinavica*. № 3. P. 27–38.
- Dalpadado P., Ingvaldsen R.B., Stige L.C., Bogstad B., Knutsen T., Ottersen G., Ellertsen B., 2012. Climate effects on Barents Sea ecosystem dynamics // *ICES Journal of Marine Science*. № 69. P. 1303–1316.
- Grémillet D., Ponchon A., Provost P., Gamble A., Abed-Zahar M., Bernard A., Courbin N., Delavaud G., Deniau A., Fort J., Hamer K.C., Jeavons R., Lane J.V., Langley L., Matthiopoulos J., Poupart T., Prudor A., Stephens N., Trevaill A., Wanless S., Votier S.C., Jeglinski J.W.E., 2023. Strong breeding colony fidelity in northern gannets following High Pathogenicity

- Avian Influenza Virus (HPAIV) outbreak // bioRxiv. 2023.05.02.539030; DOI: 10.1101/2023.05.02.539030
- Krasnov Y.V., Barrett R.T., 1997. The first record of North Atlantic Gannets *Morus bassanus* breeding in Russia // Seabird. № 19. P. 54–57.
- Lane J.V., Jeglinski J.W.E., Avery-Gomm S., Ballstaedt E., Banyard A.C., Barychka T., Brown I.H., Brugger B., Burt T.V., Careen N., Castenschiold J.H.F., Christensen-Dalsgaard S., Clifford S., Collins S.M., Cunningham E., Danielsen J., Daunt F., d'Entremont K.J.N., Doiron P., Duffy S., English M.D., Falchieri M., Giacinti J., Gjerset B., Granstad S., Grémillet D., Guillemette M., Hallgrímsson G.T., Hamer K.C., Hammer S., Harrison K., Hart J.D., Hatsell C., Humpidge R., James J., Jenkinson A., Jessopp M., Jones M.E.B., Lair S., Lewis T., Malinowska A.A., McCluskie A., McPhail G., Moe B., Montevecchi W.A., Morgan G., Nichol C., Nisbet C., Olsen B., Provencher J., Provost P., Purdie A., Rail J.-F., Robertson G., Seyer Y., Sheddan M., Soos C., Stephens N., Strøm H., Svansson V., Tierney T.D., Tyler G., Wade T., Wanless S., Ward C.R.E., Wilhelm S., Wischniewski S., Wright L.J., Zonfrillo B., Matthiopoulos J., Votier S.C., 2023. High pathogenicity avian influenza (H5N1) in Northern Gannets: Global spread, clinical signs, and demographic consequences // bioRxiv. 2023.05.01.538918. DOI: 10.1101/2023.05.01.538918
- Lehikoinen A., Kondratyev A., Asanti T., Gustafsson E., Lamminsalo O., Lapshin N., Pessa J., Rusanen P., 2006. Survey of arctic bird migration and staging areas at the White Sea, in the autumns of 1999 and 2004 // The Finnish Environment. № 25. 107 p.
- Mowbray T.B., 2020. Northern Gannet (*Morus bassanus*), version 1.0. In Birds of the World (S.M. Billerman, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. DOI: 10.2173/bow.norgan.01
- Spielhagen R.F., Werner K., Sorensen S.A., Zamelczyk K., Kandiano E., Budeus G., Husum K., Marchitto T.M., Hald M., 2011. Enhanced modern heat transfer to the Arctic by warm Atlantic water // Science. № 331. P. 450–453.

CURRENT STATE AND DEVELOPMENT FACTORS OF NORTHERN GANNET (*MORUS BASSANUS*, SULIDAE, AVES) COLONIES IN THE RUSSIAN SECTOR OF THE BARENTS SEA

A. V. Ezhov¹, *, Yu. V. Krasnov¹

¹Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183010 Russia

* e-mail: mr.haliaeetus51@mail.ru

Based on the results of long-term observations, the colonization of the islands of the Murmansk coast, Barents Sea by northern gannets (*Morus bassanus* (L. 1758)) is described. The formation of colonies on the Murman Islands is shown to be associated with the restoration of the stocks of juvenile Atlantic herring in the Barents Sea in the 1990's to the 2000's along with an intense influx of birds from the Norwegian part of the species' range. The population dynamics of the species in two Russian colonies are also analyzed. The end of the previous and the beginning of this decade were marked by an abrupt increase in population numbers in both Russian colonies. To date, the general distribution area of this species includes the southern part of the Barents Sea and the entire water area of the White Sea; the eastern border of its nesting distribution area being restricted to Kharlov Island, eastern Murman in the Barents Sea. Starting with 2022, the population dynamics in the westernmost Russian colony have been determined by mortality caused by the HPAIV avian influenza epidemic, this threatening further development of both Russian colonies. In the summer of 2023, using the phenotypic indicator of the previous infection, the number of sick birds in the colony was determined as amounting to 13–15% of the total number of individuals nesting there.

Keywords: avian influenza, breeding distribution area, general distribution area, herring, population dynamics, White Sea

УДК 57.063.7

К ИСТОРИИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СНЕГИРЕЙ (*PYRRHULA*, PASSERIFORMES, AVES)

© 2023 г. В. Е. Ивушкин*

Иркутская областная общественная организация Центр помощи животным “Зоогалерея”
Иркутская область 664540, Россия

*e-mail: pyrrhula@mail.ru

Поступила в редакцию 07.05.2023 г.

После доработки 05.09.2023 г.

Принята к публикации 27.09.2023 г.

В последние сто лет утвердилась неизменная неопределенность в установлении таксономического статуса отдельных форм снегирей, складывавшаяся на протяжении всего периода истории их изучения. Недостаток информации мешал утвердиться в своих выводах практически всем исследователям, которые работали со снегирями. Это не изменилось даже в результате применения молекулярно-генетических методов. Для анализа сложившейся ситуации рассмотрены три ключевые публикации, на которых основано современное понимание истории филогенетического взаимодействия близкородственных форм рода снегирей в процессе их расселения. Предложено переоценить накопленные данные и таксономическую систему рода на основе современных знаний и новых подходов в исследованиях. Рассматривается реконструкция исторических событий распространения снегирей. Обсуждаются альтернативные варианты и дополнительные инструменты определения путей расселения, сроков и механизмов формообразования.

Ключевые слова: таксономия, филогения, зоогеография

DOI: 10.31857/S0044513424010085, EDN: JIABIE

Снегири рода *Pyrrhula* (Brisson 1760) — одни из самых известных и типичных представителей семейства вьюрковых (Fringillidae, Passeriformes). Это группа птиц мелких и средних размеров (длина крыла от 7.4 до 10 см), со своеобразным коротким, слегка вздутым, конусовидным клювом (предназначенным в основном для поедания почек древесных растений).

Всего, в зависимости от степени деления рода, известно 7–11 видов, 21–30 форм (подвидов, часто различимых лишь по серии экземпляров) (Ивушкин, 2015).

У всех снегирей маховые и рулевые перья полностью черные, часто с ярко выраженным металлическим блеском на открытых поверхностях. Несмотря на то, что некоторые виды снегирей иногда преодолевают значительные пространства за короткое время, их крылья относительно короткие и слабо заостренные. Большие верхние кроющие второстепенных маховых часто тоже черные, но на их вершинах расположены светлые (белые, грязно-белые, светло-коричневые, серые, красноватые или даже оранжевые) пятна, которые формируют полосу поперек сложенного крыла. Основной особенностью окраски снегирей является

наличие белой поперечной полосы, присутствующей на пояснице у всех представителей рода, однако ее ширина и тональность могут значительно варьировать.

В зависимости от цветовых характеристик остальных частей оперения и формы хвоста снегирей можно разделить на три группы (Voous, 1949; Töpfer et al., 2011; Ивушкин, 2015). Черношапочные снегири (*Pyrrhulae nigricapillae*) (Black-capped Bullfinches) (Ивушкин, 2015) характеризуются наличием сверху на голове черных перьев, формирующих своеобразную “шапочку”. Такая окраска всегда сочетается с особой формой хвоста: часто все рулевые перья почти равной длины, различия отмечаются в пределах всего 5 мм. У масковых снегирей (*Pyrrhulae personatae*) (Masked Bullfinches) черная окраска локализована на голове только вокруг клюва и глаз и образует рисунок похожий, на “карнавальную маску”.

В противоположность первым двум группам, бурые снегири (*Pyrrhulae brunneae*) (Brown Bullfinches) не имеют ключевых признаков в окраске головы. Однако при этом все формы полностью лишены липохромной окраски в оперении обоих полов (за исключением самого внутреннего

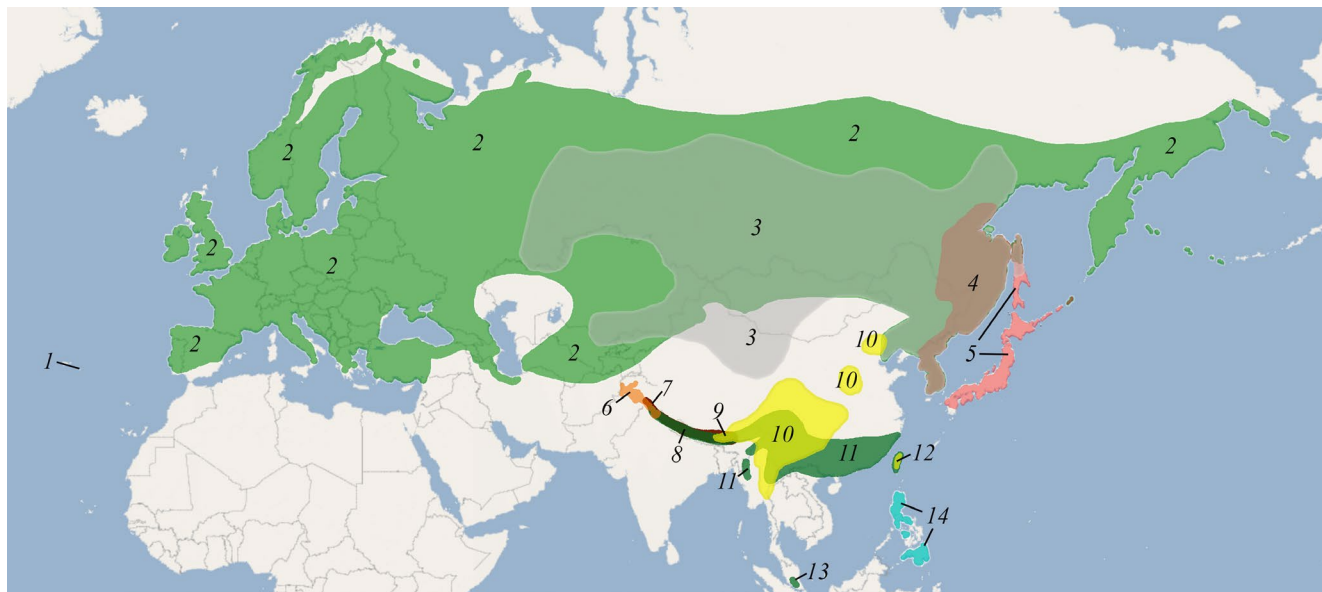


Рис. 1. Схема распространения снегирей, включая территории, посещаемые во время межсезонных перемещений: 1 – *P. murina*; 2 – *P. pyrrhula*; 3 – *P. cineracea*; 4 – зона совместного обитания (ЗСО) *P. pyrrhula*, *P. cineracea* и *P. griseiventris*; 5 – *P. griseiventris*; 6 – *P. aurantiaca*; 7 – ЗСО *P. aurantiaca*, *P. nipalensis* и *P. erythrocephala*; 8 – ЗСО *P. nipalensis* и *P. erythrocephala*; 9 – ЗСО *P. nipalensis*, *P. erythrocephala* и *P. erythaca*; 10 – *P. erythaca*; 11 – *P. nipalensis*; 12 – ЗСО *P. nipalensis* и *P. erythaca*; 13 – *P. waterstradti*; 14 – *P. leucogenis*.

третьестепенного махового пера, тип окрашивания которого отличается от других снегирей); хвост имеет глубокую вырезку (расстояние между кончиками крайних и центральных рулевых перьев от 1 см и более).

Все представители рода – преимущественно горные зерноядные птицы, населяющие в основном смешанные хвойные и хвойно-широколиственные леса Палеарктики (рис. 1). Гнездовой ареал рода почти не выходит за пределы Евразии, за исключением некоторых близлежащих островов и архипелагов (Ивушкин, 2015). Гнездятся парами, сезон размножения сильно растянут. Черношапочные снегири умеренной зоны выращивают свое потомство с апреля по август, масковые – с июня по октябрь, а у бурых снегирей эти вариации еще больше. Некоторые виды успевают за сезон вывести птенцов дважды. Как правило, гнездо размещается на хвойных деревьях на высоте от 1–1.5 м, но чаще значительно выше. Оно состоит из двух легко разделяемых частей: основы (изготавливаемой из тонких прутиков или веточек) и лотка (сделанного из более мягких материалов: мха, корешков и шерсти). В кладке 3–7 яиц, у черношапочных снегирей в среднем 5, а у масковых – 3–4 (Ивушкин, 2015).

Несмотря на то, что за все время изучения снегирей, начиная с упоминания этой птицы еще в трудах Аристотеля (Arnott, 2007), был накоплен большой объем данных, до сих пор нет единства взглядов по ряду аспектов большинства исследований. Многие авторы (Sharpe, 1888; Dresser, 1902;

Бианки, 1907; Hartert, 1910; Voous, 1949; Vaurie, 1956; Sibley, Monroe, 1990; Dickinson, 2003–2023 и др.) делали свои выводы на основе ограниченного исходного материала, часто без учета “ключевых игроков в этой партии” (Ивушкин, 2015). Только в 21 веке, с развитием цифровых технологий, когда исторические и оперативные полевые данные из всех частей света стали доступны, появилась возможность пересмотреть многие положения предыдущих теорий.

В течение всего периода исследования снегирей самые ожесточенные дискуссии часто возникали относительно таксономической принадлежности той или иной формы (Vaurie, 1956; Ивушкин, 2015). В результате множества разных мнений появлялись ошибки, обесценивающие регистрируемую информацию. И сегодня ошибки обнаруживаются в научных публикациях, музейных коллекциях и базах полевых данных во всем мире. Так, именно со снегирами ситуация обостряется, если игнорировать дальнейшее изучение особенностей форм, не получивших общепризнанного статуса.

На фоне горячих споров в области таксономии любые гипотезы о происхождении, родстве, процессах формирования и расселения представителей рода мало подвергались обсуждению и ревизии, а “складывались в общую копилку” распространенных взглядов на механизмы и пути формирования современных континентальных и островных орнитофаун. За последние сто лет было предложено несколько вариантов реконструкции

предполагаемых путей расселения видов, сделанных на основе их современного географического распределения и истории изменения климата. Основную сложность в этих исследованиях представляло установление сроков и, соответственно, последовательности формирования и расселения каждой формы, а также сопоставление этих данных с датировками событий, связанных с глобальным изменением климата. Причем, если в случае рассмотрения представителей высших таксонов время их происхождения устанавливалось на основе палеонтологических данных, то по большинству современных молодых видов Passeriformes таких данных значительно меньше (von Schweppenburg, 1919; Lambrecht, 1933; Sánchez, 2004; Rando et al., 2017), и до сих пор их не применяют при изучении исторических процессов.

Сегодня в этом помогает использование молекулярно-генетических методов. Хотя этими методами устанавливаются довольно условные сроки расхождения видов (Коблик и др., 2019), еще можно надеяться на их совершенствование для получения более точных результатов. Это “позволяет все шире использовать эти методы для реконструкции родственных связей внутри таксономических комплексов” (Коблик и др., 2019).

Для устранения существующих противоречий необходимо подвести итог многолетнего изучения снегирей, предпринять ревизию их таксономии и разобраться в особенностях филогении. Цель настоящего обзора — критически рассмотреть изложенные ранее варианты реконструкции истории формирования и расселения всех представителей рассматриваемого рода на основе более полных и современных данных, которые проанализированы в соответствии с результатами собственных исследований.

МАТЕРИАЛЫ И ПОДХОДЫ

Использованные в данной работе материалы можно разделить на несколько категорий.

Предыдущие источники

Из трудов, которые составляют основу современного представления о таксономии рода и созданы за последние сто с лишним лет, для анализа я взял две классические работы Бианки (1907) и Фауса (Voous, 1949), которые заслуживают наибольшего внимания при рассмотрении истории расселения снегирей.

Молекулярно-генетические данные

В последнее время за рубежом были предприняты довольно масштабные исследования митохондриального ДНК (мтДНК) гена цитохрома-*b* (*cyt-b*)

у различных таксономических групп птиц с целью определения их филогенетических связей. Некоторые специалисты в этой области изучали снегирей и родственные им виды (Arnaiž-Villena et al., 2001, 2007, 2008, 2014; Nguembock et al., 2009; Zuccon et al., 2012). Из всех работ наиболее интересный и более полный анализ был выполнен только группой Тёпфера (Töpfer et al., 2011), которая представила молекулярную филогению снегирей на основе информации о последовательности элементов гена *cyt-b* мтДНК, в участке 16S митохондриальной рРНК и в двух ядерных маркерах: интронах *fib-7* и *GAPDH-11*.

Особый подход, основанный на программном моделировании, в этой области продемонстрировала группа исследователей из материкового Китая и с о-ва Тайвань (Dong et al., 2020). Однако это исследование стало лишь некой детализацией предыдущей работы, поэтому именно данные Тёпфера (Töpfer et al., 2011) легли в основу представляемого обзора.

Собственные материалы

Все указанные выше исследования основываются на сравнении данных морфометрического описания современных форм снегирей, позволяющих правильно определять принадлежность исследуемых образцов к той или иной форме. Трудности, возникающие при этом, как правило, и являлись причиной таксономических споров и ошибок. Для изменения ситуации, начиная с 1985 г., я проводил исследования по выявлению особенностей каждой из форм снегирей, обитающих на территории России (Ивушкин, 2000). В ходе анализа были обнаружены отличительные признаки, характеризующие особенности окраски определенных участков оперения (цвет, площадь его распространения и характер распределения), форму и топографию окраски отдельных перьев (третьестепенные маховые и крайние рулевые). Полученные данные были собраны с помощью оригинальной методики (Ивушкин, 2000) и проанализированы с целью оценки их значения для использования в качестве ключевых признаков, по встречаемости выявленных типов окраски у той или иной формы. Линейные размеры оценивались по длине крыла, а для выявления особенностей, связанных с различиями в экологии, была проверена необходимость использования и других параметров: соотношения длины крыла и хвоста, индексов остроты и ширины крыла, характеристик формы хвоста. Используемые в исследованиях методы были описаны в предыдущих публикациях (Ивушкин, 2000 и др.).

В дальнейшем я расширил эти работы для получения информации обо всех представителях рода (Ивушкин, 2015). Полевые наблюдения и исследования были проведены на территории от Карпат

до Курильских о-вов, а также в Центральных Гималаях (Непал). При этом в первую очередь были изучены условия обитания снегирей, отмечены характер распределения и состав гнездовых биотопов, динамика их формирования и распространения. Особое внимание было уделено территориям предполагаемых рефугиумов.

Для анализа были использованы как доступные литературные данные, так и материалы крупнейших коллекций научных учреждений и музеев России (7): Зоологический музей Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, Зоологический музей Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Государственный Дарвиновский музей (Москва), Иркутский государственный университет, Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток), Дальневосточный федеральный университет (Владивосток), Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН (Южно-Сахалинск); и Украины (3): Институт зоологии имени И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киевский национальный университет имени Т. Шевченко, Львовский национальный университет имени И. Франко. Кроме того, были собраны данные на основании многолетних наблюдений за снегирями в условиях неволи. Это были в основном группы птиц (от 3 до 20 особей), отловленные или приобретенные в разных частях ареала рода: Восточная Европа (в т.ч. Карпаты и Кавказ), Урал, Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток, Восточный Тибет. Кроме окраски и морфометрических характеристик, собранный материал содержал данные об особенностях вокализации (Ивушкин, 2007; Ивушкин, Ластухин, 2015, 2015а), демонстративного поведения (Ивушкин, 1998), пигментации и микроустройства перьев (Ивушкин, 2021; Ивушкин, 2022), биологии и фенологии (Дурнев, Ивушкин, 1991; Ивушкин, 2006). В одной из публикаций обзорного характера (Ивушкин, 2015) я собрал, систематизировал и представил практически все материалы, которые детализируют данные о границах ареалов, системе рода, особенностях внешнего вида, биологии и экологии снегирей и которые опубликованы за последние 200–250 лет. Это наиболее полный очерк (сводка) в отечественной литературе на начало 21 века по систематике и современному распространению видов рода *Pyrrhula*.

Основной объем материалов, собранных по трем категориям, приведен в табл. 1.

Дополнительные материалы

Для коррекции и дополнения знаний (Ивушкин, 2000) об особенностях окраски и ее возрастных изменениях у снегирей я использовал многочисленные фотографии (табл. 1) и видео со всех

частей ареала рода, которые имеются в свободном доступе в сети (с разрешением использования в исследовательских и некоммерческих целях), а также которые получены от авторов по запросу или в результате научного обмена. Сбор цифровых снимков в мою коллекцию производился более 20 лет.

Сначала я выбирал все качественные снимки, обнаруживаемые в интернете с помощью поисковых систем (Google и Yandex), с хорошими резкостью и разрешением, затем — любые изображения редких форм снегирей, компенсирующие их отсутствие или разнообразие в коллекционном материале. Далее приоритет отдавался изображениям, позволяющим рассмотреть нужные для анализа детали, а при необходимости, имеющим четкую датировку и географическую привязку, по каждому виду (форме).

С появлением обширных и постоянно обновляющихся баз данных в коллекцию были добавлены фотографии и видео, сделанные в природных условиях и размещенные в соответствующих повидовых разделах на отечественных или зарубежных специализированных орнитологических вебсайтах. Например, в крупнейшей мировой коллекции аудиовизуальных материалов библиотеки Маколея (Macaulay Library) Корнельской лаборатории орнитологии (Cornell Lab of Ornithology, США) на момент написания рукописи содержалось 322 фотографии и 13 видео оранжевого снегиря (*Pyrrhula aurantiaca* (Gould 1858)) (сайт www.macaulaylibrary.org), которые составляют основу данных по этому виду.

Во время отбора сомнительные фотографии я переопределял самостоятельно либо они не учитывались. В случае, если материалы не были систематизированы на сайтах по описанным формам, как это часто встречается в отношении черношапочных снегирей на зарубежных вебсайтах (например, *P. pyrrhula* [griseiventris Group], сайт www.macaulaylibrary.org), то я их сортировал самостоятельно.

Поиск снимков осуществлялся и на “страницах” (блогах) любителей птиц, размещенных на вебсайтах фотографических сообществ, разнообразных “форумов” и в соцсетях. Это довольно обширный список электронных ресурсов, более 20, с каждого из которых было получено не менее трех снимков (видеофайлов), чаще значительно больше. Как правило, использование такой довольно разрозненной информации требует ссылки на каждую фотографию или страницу автора, однако некоторые сайты для удобства работы с фотографиями предоставляют возможность их объединения в своеобразные коллекции (galleries), которые могут находиться в свободном доступе (например, сайт www.flickr.com).

Десятки фотографий были переданы автору специалистами, занимающимися кольцеванием

Таблица 1. Количество и характер материалов, использованных для анализа

Вид (подвид)	Коллекционные			Отловленные			Итого, экз.	Фото (видео)			Итого, фот.
	самцы	самки	juv.	самцы	самки	juv.		самцы	самки	juv.	
<i>nipalensis</i>	4	—	—	+	+	—	4	130x		4	134
<i>ricketti</i>	2	1	—	—	—	—	3	41x		1	42
<i>victoriae</i>	—	—	—	—	—	—	—	5		—	5
<i>uchidai</i>	—	—	—	—	—	—	—	274x		25x	299
Итого	6	1	—	—	—	—	7	450		30	480
<i>waterstradti</i>	—	—	—	—	—	—	—	5		—	5
Итого	—	—	—	—	—	—	—	5		—	5
<i>leucogenys</i>	1	1	1	—	—	—	3	9		—	9
<i>steerei</i>	—	—	—	—	—	—	—	50x		2	52
Итого	1	1	1	—	—	—	3	59		2	61
<i>aurantiaca</i>	—	—	1	—	—	—		117x	65x	10	192
Итого	—	—	1	—	—	—	1	117	65	10	192
<i>erythaca</i>	22	15	1	8	2	—	48	373x	169x	12	554
<i>owstoni</i>	—	—	—	—	—	—	—	318x	165x	3	486
Итого	22	15	1	8	2	—	48	691	334	15	1040
<i>erythrocephala</i>	3	2	3	2+	3+	—	13	256x	102x	11	369
Итого	3	2	3	2	3	—	13	256	102	11	369
<i>murina</i>	2	1	—	—	—	—	3	382x		63x	445
Итого	2	1	—	—	—	—	3	382		63	445
<i>pileata</i>	4	4	—	—	—	—	8	115	57	34	206
<i>europaea</i>	—	3	—	—	—	—	3	140	42	16	198
<i>iberiae</i>	—	—	—	—	—	—	—	71	36	11	118
<i>rossikowi</i>	85	38	10	11	8	—	152	51	27	2	80
<i>germanica</i>	11	7	2	2	1	2	25	89	34	15	138
Карпаты	2	1	—	2	1	2	6	—	—	—	—
<i>pyrrhula</i>	311	255	34	93	87	8	788	786	307	128	1221
В Европа				8+	8+	+	16				
Прибайкалье				76+	76+	8+	160				
З Сибирь				7+	2+	—	9				
Якутия				2+	1+	—	3	77	43	15	135
<i>cassini</i> :	50	62	5	22	13	—	152	133	88	17	238
Камчатка				+	+	—		115	81	17	213
ДВ				22+	13+	—	35	8	2	—	10
Итого	461	369	51	128	109	10	1128	1385	591	223	2199
<i>cineracea</i>	101	95	15	174	99	2	486	59	23	—	82
Урал,				17+	12+	+	29	14	2	1	17
З. Сибирь				152+	84+	2+	238	143	28	8	179
Прибайкалье				5+	3+	—	8	78	90	—	168
ДВ											
Итого	101	95	15	174	99	2	486	294	143	9	446
<i>griseiventris</i>	23	19	15	+	+	—	57	113	21	3	137
<i>kurilensis</i>	19	2	3	—	—	—	24	—	—	2	2
<i>rosacea</i>	106	64	10	57+	66+	+	303	205	64	3	272
Сахалин	29	18	—	+	+	+	47	16	9	2	27
Итого	148	85	28	57	66	—	384	318	85	8	411
Всего							2073				5648

Примечания. Жирный шрифт — общее количество для подвида и вида, курсив — аналогичный показатель для отдельного региона. Знак “+” — представители этой формы снегирей наблюдались автором в природе; “x” — наличие видеоматериалов. Прочерк — нет данных. Пустые ячейки — размер выборки по этой категории не выделялся из общего числа.

птиц и фиксирующими их особенности серийными снимками (Прибайкалье, Приамурье, Южная Корея). Также для сравнения я использовал фотографии (сделанные самостоятельно, размещенные в сети или предоставленные сотрудниками музеев) экземпляров научных коллекций (шкурки, коллекции перьев) и экспонатов (чучела) различных музеев.

Кроме того, дополнительную информацию я собирал по фотографиям любителей птиц, занимающихся ловлей, содержанием или разведением снегирей в условиях неволи (соцсети и специализированные сайты заводчиков). Особое место в коллекции заняли фотографии снегирей с отклонениями в окраске: естественными и полученными в результате селекции или межвидового скрещивания.

Все изображения, которые теперь хранятся в моем архиве, были систематизированы в соответствии с видовой и подвидовой принадлежностью, полом и возрастом. Наличие данных о происхождении фотографий позволило использовать эту информацию для уточнения границ ареалов, характера сезонных перемещений и сроков прохождения основных фаз жизненного цикла.

Число изображений, указанное в табл. 1, характеризует лишь объем использованного материала, так как оно не дифференцировано по количеству осмотренных птиц и состоит из общего числа снимков с отдельными особями, без разделения на единичные и серийные фотографии. Однако снимки с изображениями нескольких птиц я подсчитывал не по числу фотографий, а в соответствии с числом присутствующих на них особей и их категорией (пол, возраст).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР

На сегодня не существует единой позиции в представлениях о таксономическом статусе ряда форм снегирей. В табл. 2 приводится наиболее распространенная систематика рода (Dickinson, 2023). Она скорректирована на основе исследований группы Тёпфера (Törfer et al., 2011) и в некоторой степени учитывает российское понимание этого вопроса (Степанян, 1990), вводя разделение обыкновенного снегиря (*Pyrrhula pyrrhula* (Linnaeus 1758)) на группы подвидов. В других вариантах подвиды, выделенные в табл. 2 жирным шрифтом, и группы подвидов, обозначенные цифрами, рассматриваются рядом авторов как самостоятельные виды (Назаренко, 1971; Степанян, 1990; Коблик и др., 2006; Ивушкин, 2015; Редькин и др., 2015; Глущенко и др., 2016; Михайлов, Коблик, 2021; Dong et al., 2020). Однако и при таком решении существуют разночтения (например, Коблик и др., 2006; Zheng, 2011).

Чтобы разобраться в сложившейся ситуации, рассмотрим имеющиеся замечания к трем

ключевым публикациям (Бианки, 1907; Voous, 1949; Törfer et al., 2011), на выводах которых была основана современная система рода и сформировалось понимание его филогении.

Одним из первых, еще более 100 лет назад, В. Л. Бианки сделал подробный анализ особенностей окраски оперения известных ему 16 форм снегирей на основе классических подходов к определению степени разницы между близкородственными формами по рисунку оперения взрослых птиц и птенцов. Именно это позволило Валентину Львовичу наиболее точно установить все уровни внутривидовых отношений (табл. 3). Сделанные им выводы актуальны и сегодня, хотя к осознанию их точности нам еще только предстоит приблизиться.

Несколько позже свои взгляды представил Фаус (Voous, 1949). Его работа долгие годы считалась наиболее авторитетной, несмотря на небольшой объем использованных им материалов. Чтобы это оценить, в табл. 4 приведено количество проанализированных К. Х. Фаусом особей снегирей, а названия форм, к которым они принадлежали, выделены жирным шрифтом. В результате получается, что из 180 заявленных экземпляров 138 принадлежало к одной генетической линии обыкновенного снегиря (*P. pyrrhula*), а все остальные формы практически были представлены единичными экземплярами. Кроме того, к большому сожалению, он не ознакомился в полном объеме с трудом В. Л. Бианки. По словам автора, в описании оранжевого (желтоспинного) снегиря (*P. aurantiaca*) он опирался только на единственный рисунок, датированный 1858 годом (Voous, 1949), в то время как цитируемые им же работы уже содержали подробный анализ внешнего вида этой птицы (Бианки, 1907; Hartert, 1910). Таким образом, в статье К. Х. Фауса появились неточности, которые сохранились на многие годы, породив неверное отношение исследователей к этому снегирю.

Согласно анализу В. Л. Бианки, подтвержденному современными данными, оранжевый снегирь значительно отличается от всех других масковых и бурых снегирей. Представители этих групп имеют довольно длинный, глубоко вырезанный хвост. Разница между кончиками центральных и самых длинных рулевых перьев составляет 10–19 мм (Бианки, 1907). Сверху рисунок их оперения характеризуется обязательным наличием темной (темно-бурой, иногда почти черной) полосы. Эта полоса отделяет белый (или рыжеватый) участок, формируемый покровными перьями низа спины и надхвостья, от окраски остальной ее части. У оранжевого снегиря нет ничего подобного. Форма хвоста и окраска спины этих снегирей соответствует тому, каковы они у черношапочных снегирей: темная полоса на спине отсутствует, а вырезка

Таблица 2. Таксономия рода *Pyrrhula* по: Дикинсон (Dickinson, 2023)

Вид	Подвиды (подвидовые группы)	
<i>Pyrrhula nipalensis</i> (бурый снегирь)	<i>nipalensis</i> Hodgson 1836 <i>ricketti</i> La Touche 1905 <i>victoriae</i> Rippon 1906 <i>uchidai</i> Kuroda 1916 <i>waterstradti</i> Hartert 1902	
<i>P. leucogenis</i> (белошекий снегирь)	<i>leucogenis</i> Ogilvie-Grant 1895 <i>steerei</i> Mearns 1909	
<i>P. aurantiaca</i> (оранжевый снегирь)	<i>aurantiaca</i> Gould 1858	
<i>P. erythrocephala</i> (красноголовый снегирь)	<i>erythrocephala</i> Vigors 1832	
<i>P. erythaca</i> (сероголовый снегирь)	<i>erythaca</i> Blyth 1862 <i>owstoni</i> Rothschild & E. Hartert 1907	
<i>P. murina</i> (азорский снегирь)	<i>murina</i> Godman 1866	
<i>P. pyrrhula</i> (обыкновенный снегирь)	1	<i>pileata</i> MacGillivray 1837 <i>pyrrhula</i> Linnaeus 1758 <i>cassini</i> Baird 1869 <i>europaea</i> Vieillot 1816 <i>iberiae</i> Voous 1952 <i>rossikowi</i> Derjugin & Bianchi 1900 <i>caspica</i> Witherby 1908
	2	<i>cineracea</i> Cabanis 1872
	3	<i>griseiventris</i> Lafresnaye 1841 <i>rosacea</i> Seebohm 1882

Примечания. Жирным шрифтом выделены формы (включая 1–3), рассматриваемые некоторыми авторами как самостоятельные виды. **1** – группа обыкновенного снегиря [*pyrrhula*], **2** – серый снегирь [*cineracea*], **3** – группа краснощекого снегиря [*griseiventris*].

на хвосте не превышает 5 мм. В дополнение к этому по современным фотографиям и видео этих снегирей заметно, что черная лицевая маска у них больше, особенно сверху, где ее размеры могут сильно варьировать. Отдельные перья шапочки (особенно у самок) имеют более широкие черные основания и почти лишены светлых каемок, демонстрируя подобие крапчатого рисунка, который встречается на голове у некоторых форм бурого снегиря (*Pyrrhula nipalensis* (Hodgson 1836)). Таким образом, оранжевый снегирь в своем внешнем виде соединяет признаки всех трех подвидовых групп, являясь своеобразным “отражением” переходной формы между этими генетическими линиями.

В результате В. Л. Бианки определяет таксономическое место оранжевого снегиря в подроде *Pyrrhula*, а не вместе с другими масковыми снегирями (табл. 3). Тогда как К. Х. Фаус, не видя

ничего особенного в оранжевом снегире, относит его к группе масковых снегирей (табл. 4).

В такой же ситуации оказались серый (*P. cineracea* (Cabanis 1872)) и краснощекий (дальневосточный, уссурийский, розовощекий) (*P. griseiventris* (Lafresnaye 1841)) снегيري (табл. 3 и 4). Крайне скудная и противоречивая информация об этих видах ставила в тупик большинство музейных систематиков при определении их таксономического статуса, из-за недостатка данных полевых наблюдений (Vaurie, 1956; Töpfer et al., 2011). Но, в то же время, уже существовал подробный анализ этих форм с указанием их распространения, сделанный В. Л. Бианки. Он не только “разложил все по полочкам”, но и определил относительный возраст каждой из форм, подтвержденный позднее молекулярно-генетическими методами.

Таблица 3. Таксономия рода *Pyrrhula* по: Бианки (1907)

Группа (подрод)	Вид	Подвиды, год описания	Формы в составе подвида, год описания
<i>Protopyrrhula</i>	<i>nipalensis</i>	<i>nipalensis</i> 1836 <i>ricketti</i> 1905 <i>victoriae</i> 1906	
	<i>waterstradti</i>	1902	
	<i>leucogenys</i>	1905	
	<i>erythrocephala</i>	1831	
	<i>erythaca</i>	1862	
<i>Pyrrhula</i>	<i>murina</i>	1866	
	<i>aurantiaca</i>	1857	
	<i>griseiventris</i>	<i>griseiventris</i> 1841 <i>kurilensis</i> 1886	<i>rosacea</i> 1882
	<i>pyrrhula</i>	<i>europaea</i> 1816 <i>rossikowi</i> 1900 <i>pyrrhula</i> 1766 <i>cassini</i> 1869	<i>germanica</i> 1831, <i>pileata</i> 1837
	<i>cineracea</i>	1872	

Для К. Х. Фауса также было очевидным, что формы *cineracea* и *pyrrhula* должны рассматриваться в номенклатуре как отдельные виды, так как они имеют перекрывающиеся ареалы. Однако он включил форму *griseiventris* в состав *P. cineracea* (Voous, 1949). С одной стороны, это было сделано потому, что К. Х. Фаус имел представление о краснощеком снегире только по птицам из Японии и Курил (табл. 4), наиболее близким по многим параметрам к серому снегирю. Также вероятно, что он находился под влиянием исследований и мнения Йохансена (Johansen, 1943, 1944; Voous, 1949), который лично изучал снегирей в Сибири и, в некоторой степени, был знаком с ситуацией на Дальнем Востоке. С другой стороны, Карел Хендрик предполагал, что ареалы форм *griseiventris* и *cineracea* разграничены.

Последнее утверждение не совсем согласуется с фактом совместного обитания этих форм (*griseiventris* и *cineracea*), отмеченным еще Бианки (1907). Тем не менее именно мнение К. Х. Фауса многие годы оказывало сильнейшее влияние на распространение в мире представление по делению рода (Sibley, Monroe, 1990; Dickinson, 2003, 2021; Zheng, 2011). Только в России появились несогласные с таким решением (Назаренко, 1971, 2003; Степанян, 1983, 1990; Коблик и др., 2006; Ивушкин, 2015; Редькин и др., 2015; Глушенко

и др., 2016), рассматривающие эти формы как самостоятельные виды, но их голос так и не был услышан за рубежом. В такой ситуации казалось, что только молекулярно-генетические методы изучения филогении снегирей могут “расставить все точки над “и”, но этого не случилось.

Исследования Тёпфера с коллегами (Töpfer et al., 2011) показали четкое разделение снегирей на три уже упомянутые выше монофилетические группы (табл. 5), определяемые условно как подроды: снегيري Юго-Восточной Азии (бурые снегيري), гималайские снегيري (масковые снегيري) и евроазиатские снегيري (черношапочные снегيري) (Töpfer et al., 2011; Ивушкин, 2015).

Различия между группами снегирей, проявляющиеся во внешних признаках (Бианки, 1907; Voous, 1949), также имели подтверждение: генетическая дистанция между ними (табл. 6) была на значимом уровне (Töpfer et al., 2011). Она достоверно существует и между формами внутри групп, хотя представлена меньшими величинами, особенно между черношапочными снегирями, и составляет от 1.0 до 7.5% гаплотипов *cyt-b* между группами. Наименьшее (0.6%) внутривидовое расстояние по этому признаку наблюдается между северо-западной и юго-восточной группами форм бурого снегиря. А наибольшее (7.5%) – между первой из указанных

Таблица 4. Таксономия рода *Pyrrhula* по: Фаусу (Voous, 1949)

Группа (подрод)	Типы надвидовых групп	Вид	Подвиды, год описания	Формы в составе подвида, год описания	Образцы (самцы + самки)
<i>Protopyrrhula</i>	superspecies	<i>nipalensis</i>	<i>nipalensis</i> 1836 <i>waterstradti</i> 1902 <i>ricketti</i> 1905 <i>victoriae</i> 1906 <i>uchidai</i> 1916		2+2
		<i>leucogenys</i>	<i>leucogenys</i> 1895 <i>steerei</i> 1909		1
	interspecies	<i>erythaca</i>	<i>erythaca</i> 1862 <i>altera</i> 1906 <i>wilderi</i> , 1918 <i>taipaishanensis</i> 1921 <i>owstoni</i> 1907		0 0 0 1+2 0
		<i>erythrocephala</i>	1831		5+5
		<i>aurantiaca</i>	1857		0
<i>Pyrrhula</i>	emergent interspecies	<i>griseiventris</i>	<i>griseiventris</i> 1841 <i>cineracea</i> 1872 <i>kurilensis</i> 1886	<i>rosacea</i> 1882	13+6 3+1 0
		<i>pyrrhula</i>	<i>pyrrhula</i> 1766 <i>cassini</i> 1869 <i>jenisseiensis</i> 1944		3+3
	superspecies	<i>pyrrhula</i>	<i>pyrrhula</i> 1766 <i>germanica</i> 1831		22+11 11+2
			<i>coccinea</i> 1789 <i>nesa</i> 1917 <i>wardlawi</i> 1947 <i>iberiae</i> 1951	<i>europaea</i> 1816	59+23
			<i>rossikowi</i> 1900 <i>caspica</i> 1908		0 (1+1)*
		<i>murina</i>	1866		1+1

Примечания. Жирным шрифтом выделены названия форм, которые имелись в распоряжении Фауса для анализа.

* Принадлежность этих экземпляров спорная, скорее всего, они относятся к форме *pyrrhula*.

групп буро́го снегиря и самыми молодыми формами: *griseiventris* и *cineracea*. По данным тех же авторов, эта величина даже немного превышает самую минимальную разницу мтДНК между формами шуров *Pinicola* (Vieillot 1807) и снегирей *Pyrrhula* (Töpfer et al., 2011).

На основе полученных результатов авторы декларировали свою приверженность к системе деления

снегирей, предложенной К.Х. Фаусом. Но при этом они заявили, что полной уверенности у них в этом нет, и поэтому, в зависимости от того каких критериев видового разграничения придерживаться, возможны “разные таксономические выводы для некоторых молодых таксонов” (Töpfer et al., 2011).

Итогами молекулярно-генетического анализа было подтверждено деление буро́го снегиря лишь

Таблица 5. Таксономия рода *Pyrrhula* по материалам группы Тёпфера* (Töpfer et al., 2011)

Группа (подрод)	Надвидовые группы	Вид	Подвиды	Формы в составе подвида
“Southeast-Asian bullfinches”	[<i>nipalensis</i>]	<i>nipalensis</i>	<i>nipalensis</i> <i>ricketti</i> <i>uchidai</i> <i>waterstradti</i> (?)	
		<i>leucogenys</i>	<i>leucogenys</i> <i>steerei</i>	
“Himalayan bullfinches”	[<i>erythaca</i>]	<i>aurantiaca</i>		
		<i>erythaca</i>	<i>owstoni</i> <i>erythaca</i>	
			(<i>erythrocephala</i>)	
		<i>erythrocephala</i>		
“Eurasian bullfinches”	[<i>pyrrhula</i>]	<i>murina</i>		
		(<i>cineracea</i>)	<i>cineracea</i>	
		(<i>griseiventris</i>)	<i>griseiventris</i>	<i>rosacea</i>
		<i>pyrrhula</i>	<i>iberiae</i> <i>pileata</i> <i>germanica</i> <i>pyrrhula</i> <i>cassini</i> (?)	

Примечания. * Авторами представлены межвидовые отношения форм, но не указана полная система рода, которая, по их мнению, согласуется с представлениями Фауса (Voous, 1949). Поэтому в графе “подвиды” указаны формы, образцы которых были использованы в молекулярном анализе, и добавлены формы со знаком (?), которые не были исследованы, и поэтому их статус не был установлен. В скобках добавлены формы, со статусом которых авторы не определились, и установили его вопреки данным анализа. Формы или их группы, хорошо дистанцированные от других форм или групп по результатам анализов, занимают отдельную ячейку в таблице.

на две четкие подвидовые группы: северо-западную и юго-восточную, вторая из которых включает тайваньского бурого снегиря (*P. n. uchidai* (Kuroda 1916)). Также на значимом уровне подтверждено классическое деление белошекого (филиппинского) снегиря (*P. leucogenis* (Ogilvie-Grant 1895)) на две формы.

Среди масковых снегирей были уверенно выделены только две видовые линии, вместо классических трех. Традиционно рассматриваемые как два хорошо дифференцируемых вида, сероголовый (*P. erythaca* (Blyth 1862)) и красноголовый (*P. erythrocephala* (Vigors 1832)) снегيري, по молекулярным данным, имеют гораздо более тесную взаимосвязь и недавнее расхождение, демонстрируя неполное разделение двух таксонов на филогенетическом дереве (Töpfer et al., 2011).

В группе черношапочных снегирей четко выделяются четыре генетические линии (табл. 5), которые должны были бы утвердиться в видовом

статусе, но окончательного решения не было принято и на сей раз. Авторы предложили выделить в качестве аллопатрического вида в составе надвидовой группы [*pyrrhula*] (Töpfer et al., 2011) только островного азорского снегиря (приоло, как его называют в Португалии) (*P. murina* (Godman 1866)). Это решение утвердилось немного позднее, но уже на основании характерных особенностей окраски оперения приоло, отличающих его от других форм (Sangster et al., 2011). В то же время, присвоение статуса серому и красношекому снегирям вызвало затруднения. Это произошло даже несмотря на то, что между всеми четырьмя линиями черношапочных снегирей существует “похожая модель молекулярной дифференциации” (Töpfer et al., 2011). Как и в предыдущих случаях (Vaurie, 1956; Voous, 1977), для принятия решения авторам не хватило знаний о фактическом распространении и степени гибридизации этих снегирей в районах размножения. Об этом уже давно известно российским

Таблица 6. Средняя генетическая *p*-дистанция (%) между группами гаплотипов cyt-b снегирей (Töpfer et al., 2011)

Виды, подвиды и их группы	Pp s.str	Pg	Pc	Pm	Pa	Pec	Pey cont	Peo	Pn NW	Pn SE	Pl
<i>P. (p.) griseiventris</i> (Pg)	1.0										
<i>P. (p.) cineracea</i> (Pc)	1.0	1.5									
<i>P. (p.) murina</i> (Pm)	1.2	1.4	1.5								
<i>P. aurantiaca</i> (Pa)	5.7	5.9	6.1	5.4							
<i>P. erythrocephala</i> (Pec)	5.0	5.7	5.4	4.7	4.4						
<i>P. erythaca</i> cont. (Pey con)	4.7	5.0	5.1	4.3	4.2	1.2					
<i>P. erythaca owstoni</i> (Peo)	4.3	4.6	4.7	3.9	3.8	1.4	0.8				
<i>P. nipalensis</i> NW (Pn NW)	7.3	7.5	7.5	6.6	6.8	6.9	6.7	6.5			
<i>P. nipalensis</i> SE (Pn SE)	7.0	7.2	7.3	6.4	6.7	6.7	6.5	6.3	0.6		
<i>P. leucogenis</i> (Pl)	6.9	7.2	7.2	6.4	6.9	6.7	6.4	6.2	2.8	2.6	
<i>Pinicola enucleator</i>	8.7	9.0	9.1	8.7	8.4	7.7	7.4	7.1	8.6	8.3	8.9

Примечания. В скобках приводятся сокращенные названия форм, применяемые в таблице. Сборные группы обозначаются следующим образом: Pp s.str — группа подвидов *P. pyrrhula*, исключая *cineracea*, *griseiventris* и *murina*; Pey cont — континентальная *P. erythaca*; Pn NW и Pn SE — северо-западная и юго-восточная группы *P. nipalensis*, соответственно.

исследователям (Бианки, 1907; Назаренко, 1971, 2003; Степанян, 1990; Коблик и др., 2006; Ивушкин, 2015; Редькин и др., 2015; Глушенко и др., 2016), которые руководствуются именно этими фактами, рассматривая данные формы как самостоятельные виды.

С другой стороны, руководствуясь морфологическими признаками, авторы сохраняют видовой статус для красноголового снегиря, хотя по данным их анализа (Töpfer et al., 2011), его расхождение с сероголовым в своей величине почти сравнимо с генетической дистанцией между материковыми формами *erythaca* и *P. erythaca owstoni* (Hartert & Rothschild 1907) (табл. 6), отношения которых они рассматривают лишь на подвидовом уровне.

Родственные связи этих форм позднее были исследованы дополнительно (Dong et al., 2020). Для оценки степени дивергенции были использованы методы математического моделирования, основанные на применении средней скорости молекулярной дифференциации. Представленные в работе аргументы, как полагают авторы, можно интерпретировать в пользу выделения тайваньского сероголового снегиря (*P. erythaca owstoni*) в качестве аллопатрического вида в составе надвидовой группы [*erythaca*], как это было предложено для приоло (Sangster et al., 2011). Однако в этом случае не было продемонстрировано наличие признаков, позволяющих делать выводы о степени приближения этой формы к видовой самостоятельности. Известно, что самок этих двух форм невозможно различить даже по серии экземпляров, а это, в случае с близкородственными формами, квалифицируется систематиками лишь на подвидовом уровне обособленности.

Остаются вопросы и по статусу малайского (малаккского) бурого снегиря (*P. n. waterstradti* (Hartert 1902)), о котором по непонятной причине в разделе о молекулярно-генетическом анализе (Töpfer et al., 2011) даже не упоминается. Тем не менее и эта форма претендует на “самостоятельность” не меньше, чем приоло. Её ареал расположен на значительном удалении от мест обитания бурого снегиря и практически изолирован от него. Внешне эта форма больше похожа на белошеко-го снегиря, но крупнее. По данным ряда авторов (Hartert, 1902; Robinson, 1928), этот снегирь имеет характерную особенность — желтоватую окраску радужной оболочки, тогда как у всех остальных форм она темно-коричневая, однако пока это не подтверждается имеющимися фотографиями этого снегиря.

Таким образом, основываясь на данных молекулярно-генетического анализа (Töpfer et al., 2011), а не на их интерпретации, предлагается внести изменения в существующую таксономию рода (табл. 7) с учетом морфометрических характеристик (Бианки, 1907; Voous, 1949; Ивушкин, 2000) и известных данных по экологии (Ивушкин, 2015) всех представителей этой группы выюрков. Если придерживаться морфологического подхода одинаково для всех спорных форм, то, как и приводимые выше доводы, так и опубликованные ранее результаты изучения уровня их дифференциации (Ивушкин, 2000, 2007, 2015) вполне позволяют повысить статус всех спорных форм до самостоятельных видов, за исключением *P. erythaca owstoni*. Тем не менее полные данные молекулярно-генетических исследований отсутствуют, поэтому повысить статус с полной уверенностью невозможно.

Таблица 7. Предлагаемая детализация системы классификации рода *Pyrrhula*

Группа (подрод)	Надвидовые группы	Вид	Подвиды	Формы в составе подвида
<i>Pyrrhulae brunneae</i> Бурые снегири	[<i>nipalensis</i>]	<i>nipalensis</i> Бурый снегирь	<i>nipalensis</i> (Hodgson 1836) <i>ricketti</i> (La Touche 1905) <i>victoriae</i> (Rippon 1906) <i>uchidai</i> (Kuroda 1916)	
		<i>waterstradti</i> Желтоглазый снегирь	<i>waterstradti</i> (Hartert 1902)	
		<i>leucogenys</i> Белошекий снегирь	<i>leucogenys</i> (Ogilvie-Grant 1895) <i>steerei</i> (Mearns 1909)	
<i>Pyrrhulae personatae</i> Масковые снегири	[<i>aurantiaca</i>]	<i>aurantiaca</i> Оранжевый снегирь	<i>aurantiaca</i> (Gould 1857)	
	[<i>erythaca</i>]	<i>erythaca</i> Сероголовый снегирь	<i>erythaca</i> (Blyth 1862) <i>owstoni</i> (Hartert et Rothschild 1907)	<i>wilderi</i> (Riley 1918); <i>altera</i> (Rippon 1906); <i>taipaishanensis</i> (Rothschild 1921)
		<i>erythrocephala</i> Красноголовый снегирь	<i>erythrocephala</i> (Gould 1831)	
<i>Pyrrhulae nigricapillae</i> Черношапочные снегири	[<i>pyrrhula</i>]	<i>murina</i> Азорский снегирь	<i>murina</i> (Godman 1866)	
		<i>griseiventris</i> Краснощекий снегирь	<i>griseiventris</i> (Lafresnaye 1841) <i>kurilensis</i> (Sharpe 1886) <i>rosacea</i> (Seeböhm 1882)	<i>exorientis</i> (Portenko 1960)
		<i>cineracea</i> Серый снегирь	<i>cineracea</i> (Cabanis 1872)	
		<i>pyrrhula</i> Обыкновенный снегирь	<i>pileata</i> (MacGillivray 1837) <i>wardlawi</i> (Clancey 1947) <i>europaea</i> (Vieillot 1816) <i>iberiae</i> (Voous 1951) <i>germanica</i> (Brehm 1831) <i>rossikowi</i> (Deryugin et Bianchi 1900) <i>caspica</i> (Witherby 1908) <i>pyrrhula</i> (Linnaeus 1766) <i>cassini</i> (Baird 1869)	<i>nesa</i> (Mathews et Iredale 1917) <i>coccinea</i> 1789 <i>paphlagoniae</i> (Roselaar 1995) <i>jenisseiensis</i> (Johansen 1944)

Таксономия подвидов (комментарии)

Все рассмотренные системы рода (табл. 2–7) значительно отличаются друг от друга по количеству выделяемых подвидовых форм. Разных мнений о составе и взаимоотношениях отдельных форм снегирей по-прежнему придерживаются и исследователи из России (Коблик и др., 2006; Ивушкин, 2015; Глушенко и др., 2016; Назаренко, 2017; Редькин и др., 2021; Михайлов, Коблик, 2021). Тем не менее, если использовать классические методы анализа внешнего вида, то можно определить основные подходы к тому, как изменить и эту ситуацию.

По комплексу признаков снегирей можно разделить на несколько категорий. 1. Формы, достоверно различаемые по единичной особи, независимо от пола. 2. Внешние определительные признаки имеют и самцы, и самки, но правильное опознание возможно примерно в 90% случаях. Однако для этих форм существуют дополнительные параметры, увеличивающие точность их определения. 3. Различия наблюдаются только при рассмотрении серии экземпляров обоих полов. 4. Различаются только самцы, а самки одинаковы. 5. Внешние особенности проявляются только в размерах и их пропорциях, но есть существенные различия по дополнительным параметрам, способствующим дальнейшей дивергенции. К дополнительным параметрам могут относиться любые экологические и этологические признаки, например различия в вокализации, степени оседлости, высотном и биотопическом распределении. Первые две категории – это уверенный видовой уровень (табл. 7), остальные категории относятся к подвидовому уровню. Исключение составляют только те случаи, когда границы между различающимися популяциями находятся в постоянной динамике.

С другой стороны, в отдельных локальных популяциях (особенно островных) могут формироваться вполне заметные отличия. В таком случае ряд исследователей рассматривают их на подвидовом уровне (*P. p. wardlawi*, *P. g. kurilensis*, *P. n. victoriae*, *P. p. paphlagoniae*, *P. p. caspica*, а также *P. g. rosacea* в интерпретации, предложенной Я. А. Редькиным (Глушенко и др., 2016)). Наибольшую сложность вызывают случаи, когда отличающиеся друг от друга снегири обитают на одной территории. В этом случае диапазон изменчивости может не являться нормой реакции единой популяции, а формируется в результате расселения (контакта) в историческом аспекте разных по обособленности популяций.

В итоге получается, что описание форм как типовых экземпляров у снегирей часто может быть сделано лишь на видовом уровне, а при очень высокой изменчивости признаков есть сомнения в правильной интерпретации таких случаев и они могут квалифицироваться как *nomen dubium*. Поэтому в этих ситуациях необходимо установление

границ нормы реакции, а не выделение типичной внешности. Видимо, при описании таких популяций им необходимо присваивать имя *variabilis*, как это предлагает Назаренко (2017) для материкового краснощекого снегиря.

ДАТИРОВКА СОБЫТИЙ

Реконструкция филогенетических связей между снегирями, порядка этапов их формирования и путей расселения может быть сделана наиболее точно только в результате определения возраста обособления каждой формы. Такие данные были получены В. Л. Бианки и группой Т. Тёпфера. Если Валентин Львович только по характеру окраски определил порядок возникновения современных форм снегирей, то результатом генетических исследований стали конкретные цифры.

Согласно молекулярному подходу датирования (Töpfer et al., 2011), сестринские роды *Pyrrhula* и *Pinicola* разошлись в течение среднего миоцена 10–11 млн лет назад. Первое крупное внутриродовое деление снегирей на предковую линию бурых снегирей и все остальные формы произошло примерно 7.3 млн. лет назад, которые в свою очередь разделились приблизительно 4.9 млн. лет назад. Терминальные расщепления произошли значительно позже, самое старое из них отделило оранжевого снегиря от других гималайских видов 3.7 млн. лет назад.

Предки бурого (*P. nipalensis*) и белошекого (*P. leucogenis*) снегирей разделились около 2.9 млн лет назад. По данным молекулярных исследований, дифференциация всех других подгрупп рода произошла намного позднее в конце плейстоцена (т.е. в последние 1.5 млн лет). В этот период более ранним было расхождение *P. leucogenis* на две подвидовые формы – *P. l. leucogenis* и *P. l. steerei* (Mearns 1909), и отделение азорского снегиря от других евроазиатских (черношапочных) снегирей. Немного позже произошли обособление тайваньского сероголового снегиря (*P. erythaca owstoni*) и разделение сероголового и красноголового снегирей. Эти два события слишком малы, чтобы быть надежно определенными во времени данными методами. Все остальные разделения линий снегирей, вероятно, произошли в течение последних 600 000 лет.

Из-за отсутствия достоверных палеонтологических данных по большинству таксонов воробьиных получение приводимой выше датировки событий с помощью молекулярных методов основывалось на палеогеографических точках калибровки (Töpfer et al., 2011). В отношении снегирей производилась историческая привязка к возрасту трех событий:

(1) Расхождение азорского снегиря с континентальной сестринской линией, датируемое оценкой возраста о-ва Сан-Мигель в 0.88 млн лет.

(2) Колонизация птицами о-ва Тайвань, оцениваемая максимальным возрастом в 5 млн. лет. (3) Филогеографическое разделение сестринской группы шуров (*Pinicola*) на неарктических и палеарктических, предположительный возраст которого был оценен в 10–11 млн. лет. Объединенный набор данных был датирован с использованием этих точек калибровки, без применения средней скорости молекулярной дифференциации (Törfer et al., 2011).

Такая временная привязка является весьма условной, а скорость происходящих в эволюционном плане изменений может значительно различаться даже у близкородственных видов. Распространение геномных изменений в популяции напрямую зависит от скорости смены поколений, определяемой демографическими параметрами. Но именно по этим параметрам (величина кладок и их количество, выживаемость, продолжительность и образ жизни) в значительной степени разнятся все три группы снегирей (Ивушкин, 2015). Есть, видимо, и существенные отличия снегирей от шуров по скорости формообразования (шуровы за то же время не смогли достигнуть хотя бы схожего со снегирями разнообразия). С другой стороны, если ключевые события датированы с доверительным интервалом в 1.5–3 млн лет (Törfer et al., 2011), то рассмотрение истории того, что происходило в этом интервале до настоящего времени, не имеет большого смысла. Тем не менее в результате мы все-таки имеем хоть какие-то сроки расхождения исследуемых форм относительно друг друга.

Есть пример и более детального рассмотрения исторических процессов. По мнению исследователей из Китая (Dong et al., 2020), в длительные и холодные ледниковые периоды во времена среднего плейстоцена (1.25 ± 0.5 млн лет назад) предковая популяция *P. e. owstoni* могла добраться до о-ва Тайвань по лесному сухопутному мосту, который сформировался через Тайваньский пролив, когда уровень моря упал ниже современного более чем на 100 м. Это событие произошло около 0.81 млн лет назад и было связано с окончанием максимума оледенения на Тибетском плато (Dong et al., 2020).

Если рассмотреть это событие по шкале средней генетической p -дистанции (табл. 6), получается, что *P. e. owstoni* покинул материк значительно раньше, чем *P. n. uchidai*. В табл. 6 восточные материковые популяции бурых снегирей и эта островная форма объединены в одну юго-восточную группу бурого снегиря (Pn SE), поскольку между ними нет достоверной разницы (Törfer et al., 2011). Это может свидетельствовать о недавнем заселении о-ва Тайвань данным видом. С другой стороны, не менее вероятным становится предположение, что юго-восточная группа бурого снегиря сформировалась на этом острове в период последнего климатического минимума, а затем расселилась с него. Кроме того, крайнее из достоверно определимых

в табл. 6 минимальное отличие северо-западной группы бурого снегиря (Pn NW) от юго-восточной позволяет утверждать, что даже эти группы разделились значительно позже. Получается, что один из видов точно не использовал сухопутный мост для освоения острова либо такая возможность не была однократной. С другой стороны, возможно, предки *P. e. owstoni* оказались изолированными от других материковых популяций сероголового снегиря раньше, чем он поселился на острове.

С другой стороны, *P. n. uchidai* достиг значительно большей дифференциации за меньшее время изоляции на Тайване. Этот снегирь (как, впрочем, и *P. n. waterstradti*) достоверно отличается от остальных форм по единичным экземплярам. Первый определяется по наличию белых пристержневых пятен на центральной паре рулевых перьев у полностью оперенных особей любого возраста и пола, а второй — по белым щекам у взрослых птиц. Как уже отмечалось выше, этого не скажешь о тайваньском сероголовом снегире, претендующем на статус самостоятельного вида (Dong et al., 2020).

Именно такие противоречия могут объясняться различиями в скорости и направлениях изменений рассмотренных видов. В пользу этого также свидетельствует и то, что бурый снегирь гнездится на о-ве Тайвань с апреля по декабрь (установлено по фотографиям из сети, сайт www.macaulylibrary.org), в то время как период размножения сероголового вдвое короче.

Современные данные по процессам освоения снегирями Северной Америки демонстрируют далеко не уникальные способности этих птиц преодолевать значительные водные пространства даже без формирования оптимальных для этого условий. Буквально за 1.5 столетия наблюдений, без существенного увеличения численности в регионе обитания, встречаемость обыкновенного снегиря на Алеутских о-вах и Аляске изменилась от единичных встреч (4) (Sealy et al., 1971; Gibson, Kessel, 1997) до почти регулярных: только за последние 23 года на сайте библиотеки Макалея размещено около 20 регистраций обыкновенного снегиря в штате Аляска (www.macaulylibrary.org). А сроки таких наблюдений расширились вплоть до гнездового сезона (например, Ewing, 2001; Benter, 2005; Pohlen, 2023). Скорее всего, благодаря современным темпам климатических изменений, этому виду понадобится не очень много времени, чтобы окончательно закрепиться на американском континенте.

Кроме того, снегيري не могли бы достигнуть Азорских о-вов, не преодолев еще более обширные водные пространства (1380 км на запад от мыса Да Рока, Португалия), т.к. в истории ни разу не было периода, чтобы эти острова были соединены суши с материком. Максимально, по прогнозам

сделанным на основе карт глубин океана и известной динамики его уровня, эта дистанция могла быть сокращена до 500–800 км в период сильного похолодания климата. Хотя и это расстояние больше, чем преодолевают снегири, чтобы попасть на территорию США (80–350 км), тем не менее зарегистрированы случаи, когда снегири долетали до Исландии (Voous, 1949) (по прямой, от Скандинавии около 1000 км, а через Фарерские и Шетландские о-ва – 300–450 км). Соответственно этому, прогнозируемой дистанции уже могло быть достаточно, чтобы снегири достигли Азорских о-вов.

Если рассматривать эту ситуацию несколько шире, то оказывается, что время событий, связанных с освоением снегириями о-ва Тайвань (Dong et al., 2020) и формированием Азорских о-вов (Töpfer et al., 2011), почти одинаковое (разница составляет всего в 70000 лет). Возможно, что эти же условия были наиболее благоприятными для освоения снегириями Азорских о-вов (максимальное понижение уровня мирового океана). Неизвестно, когда сформировались подходящие для этого условия на островах, но это явно было значительно позже того, как здесь замедлилась вулканическая деятельность.

При этом заселение снегириями всех этих островов не могло быть одновременным событием, так как генетическая дистанция между азорским снегирем и его материковыми родственниками значительно больше, чем между формами сероголового снегирия (табл. 6). Соответственно, сероголовый снегирь обосновался на о-ве Тайвань значительно позже либо темпы изменения его генетических характеристик были ниже.

Близкие к этому обсуждения различий в интерпретации исходных данных встречались и ранее (например, Fehrer, 1996), не раз высказывались мнения о неточности молекулярной датировки событий (Ruokonen, Kvist, 2002; Mayr, 2013; Зеленков, 2014; Lavinia et al., 2016; Коблик и др., 2019). Однако, на наш взгляд, если отталкиваться от более молодых событий, возраст которых можно определить точнее, то общая картина значительно проясняется.

Данные по биологии снегирей характеризуют эту группу выюровых, как птиц, придерживающихся сугубо лесных биотопов при выборе мест для гнездования. Поэтому история их распространения скорее была связана с глобальными изменениями лесного покрова на континенте и динамикой уровня мирового океана (Синицын, 1980; Лазуков, 1989), чем с историей формирования вулканических островов, возраст которых может не совпадать со временем их первичного заселения и циклами вымирания–заселения после губительной деятельности вулканов.

С другой стороны, эффект клинальной изменчивости, по правилу Бергмана проявляющийся

в градиентном изменении линейных размеров живых организмов, может наблюдаться не только в результате различий условий обитания вида в разных частях ареала, но и на однородной территории, при постепенных изменениях, определяемых историческим вектором. Многолетние циклы, связанные с изменением климата на планете, также приводят к адаптации организмов к воздействию этих процессов. Такая историческая динамика в первую очередь будет затрагивать оседлые аборигенные формы и будет мало влиять на кочевые. Однако в разных частях ареала вида это воздействие может проявляться по-разному. Наблюдения в природе за поведением снегирей в Восточной Сибири и Гималаях показывают, что в условиях гор птицы широко используют возможность вертикального перемещения для компенсации воздействия суточных и сезонных изменений климатических факторов. Точно так же исторические изменения в этой местности могут замедляться в результате смещения оптимальных условий в высотном, а не широтном направлении. При этом в равнинной местности, особенно на границе оптимальных условий, данные изменения наиболее ощутимы и приводят к большему давлению естественного отбора, формируя более приспособленные к этому популяции.

Снижение действия исторических факторов в условиях, когда годовые циклы менее стабильны и более экстремальны для обитания, может происходить за счет формирования у птиц в этой части ареала кочевого образа жизни. Такое поведение расширяет границы периода, в течение которого у вида есть возможность адаптироваться к изменениям на физиологическом уровне. Все это наиболее близко согласуется с механизмами адаптации снегирей при освоении ими новых территорий.

Изменение линейных размеров особей в популяции с течением времени подтверждается и палеонтологическими исследованиями (Зеленков, 2014). Есть такие данные и по снегириям. Так, на Азорских о-вах найдено несколько останков снегирей возрастом в 12 тыс. лет (Rando et al., 2017). Osteологические параметры этой вымершей расы превышают таковые у ныне живущего здесь азорского снегирия в среднем на 1.5–2 мм. Это примерно такие же цифры, которые характеризуют отличия в размерах приоло от мелких форм обыкновенного снегирия. Но, так как данные о размерах разных частей скелета других форм снегирей нам не известны, для их сравнения лучше оперировать более традиционными морфометрическими характеристиками, которые достоверно коррелируют с osteологическими (Виноградова и др., 1976). Так, длина крыла самцов приоло колеблется в пределах 82–93 мм, а в среднем (по разным оценкам) составляет 88.9 (22 экз.) (Ramos, 1998) или 90 мм (43 экз.) (Töpfer, 2008). Это далеко не самый крупный из современных снегирей. Средняя длина

крыла самцов обыкновенного снегиря по выборке, представляющей не все части ареала вида, примерно такая же — 90.8 мм (533 экз.), но ее колебания более значительны — 78.7–100.0 мм (Ивушкин, 2015). Соответственно, современные особи (даже популяции и подвиды) этого снегиря могут иметь как значительно меньшие (что продемонстрировано в статье Rando et al., 2017), так и более крупные размеры с длиной крыла свыше 100 мм. Исходя из этих данных, можно с уверенностью утверждать, что вместо нового вида исследователями была обнаружена вымершая раса азорского снегиря, который несколько измещался за указанный период времени. Таким образом, в нашем распоряжении есть остеологическое подтверждение сроков исторического изменения линейных размеров у конкретной формы снегирей. Эти данные также согласуются и с нахождением позднеплейстоценовых останков крупных снегирей в Восточной Европе (окрестности Будапешта) (von Schweppenburg, 1919) и могут быть применены для интерпретации данных по современной динамике линейных размеров у снегирей.

Картина классической клинальной изменчивости у оседлых видов может быть сильно размытой за счет существования на одной территории разных условий обитания (горы и равнины). Пример этого был продемонстрирован Фаусом для Западной Европы (Voous, 1949), где наличие высокогорных Альп нарушает постепенное изменение линейных размеров равнинных снегирей с юго-запада континента на северо-восток — в горах присутствуют более крупные особи. Другой пример нарушения традиционного градиента размеров у снегирей связан со вторичным расселением популяций. Распространение особей наиболее успешной в адаптационном плане популяции во всех направлениях от ее центра значительно размывает картину, которая формируется при расселении вида из рефугиума, где он находился в период климатического пессимума.

Такие процессы практически не регистрируются у птиц по морфологическим признакам, но выявляются наличием вокальных рас, проживающих на одной территории. Это и было отмечено у снегирей, когда крупная северо-уральская раса с особой “трубящей” позывкой стала расселяться в западном направлении (Pennington, Meek, 2006; Ernst, Flöter, 2009; Volet, 2009) и на восток (Ивушкин, Ластухин, 2015). Причем такое расселение сопровождалось смешением с расой, которая имеет “свистовую” позывку и поселилась на этой территории ранее, вытеснением или постепенной заменой этой расы. В свою очередь, наличие у снегирей нескольких типов позывок (Ивушкин, Ластухин, 2015), сохранившихся в основном на изолированных территориях, свидетельствует о том, что такие процессы существовали и ранее.

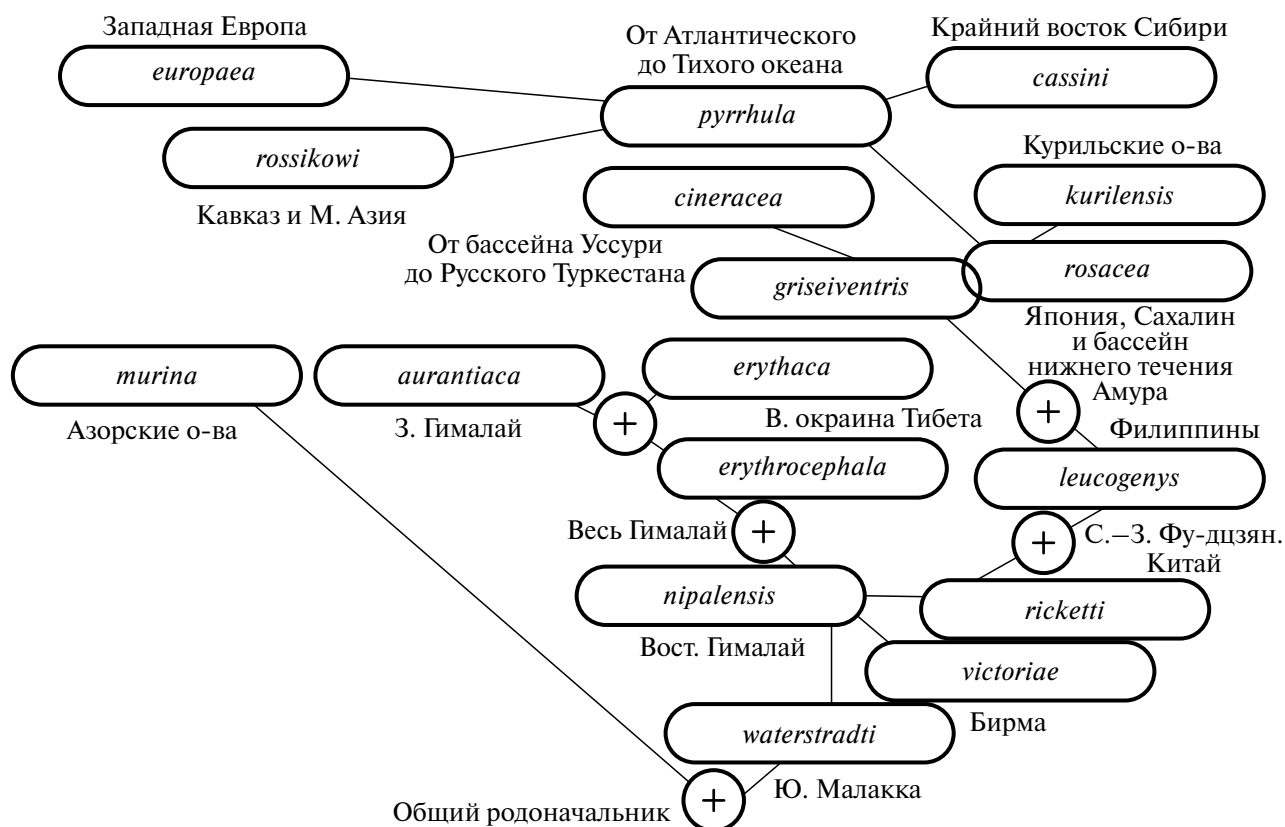
Все эти сложные взаимодействия у снегирей, связанные с историческими событиями, еще только предстоит изучить, но приводимые доводы говорят лишь в пользу того, насколько точными могут быть методы привязки результатов любых исследований к историческим событиям. В наших руках находится реальный механизм для определения сроков и направления расселения современных форм снегирей, мы имеем возможность изучать палеонтологические материалы, особенности вокализации и морфометрические параметры.

ИСТОРИЯ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

Возвращаясь к результатам обсуждаемых исследований, хочется заметить, что авторы отделяют филогению снегирей от их таксономии и истории распространения (Бианки, 1907; Voous, 1949). Деление снегирей по системе Бианки наиболее точно совпадает с таксономией рода, созданной по результатам молекулярно-генетического анализа (Törfer et al., 2011) (табл. 3 и 5). В то же время, по его словам, схема “Филогенетических соотношений форм снегирей” в большей части основывается на географическом распределении этих птиц (рис. 2).

Определив центр расселения снегирей в горных системах юго-восточного отдела Азии, Бианки назвал прямой функцией этого процесса результирующую его дифференцировку рода (Бианки, 1907). Чтобы связать воедино четко определяемые индо-малайские и гималайские группы (бурый — белошекий и красноголовый — сероголовый снегири) с чисто палеарктическими формами, автор выделяет двух представителей подрода *Pyrhula*, которые наиболее близки к *Protopyrhula*. Первый из них — азорский снегирь, демонстрирует много общего с *P. leucogenys*, автор объяснял это их древним происхождением. Бианки утверждал, что эти реликты произошли от некогда широко распространенной в Евразии и ныне уже исчезнувшей предковой формы, которая располагалась на филогенетическом дереве выше *P. nipalensis*, но ниже *P. aurantiaca* и *P. erythrocephala*. По мнению автора, не оставив прямого филогенетического потомства, эти расы остановились на существующей сегодня стадии развития, но несомненно, что через какую-то вымершую форму от них произошли остальные черношапочные формы (Бианки, 1907). Вторая форма — оранжевый снегирь, ближе всего к *P. erythrocephala*, но сформировалась несколько позже и, вероятно, еще позднее, чем *P. erythaca* (Бианки, 1907). В результате такого подхода В.Л. Бианки почти полностью перечеркивает свои успехи в описании деления рода.

Позднее Фаус использовал похожий принцип графического описания путей распространения



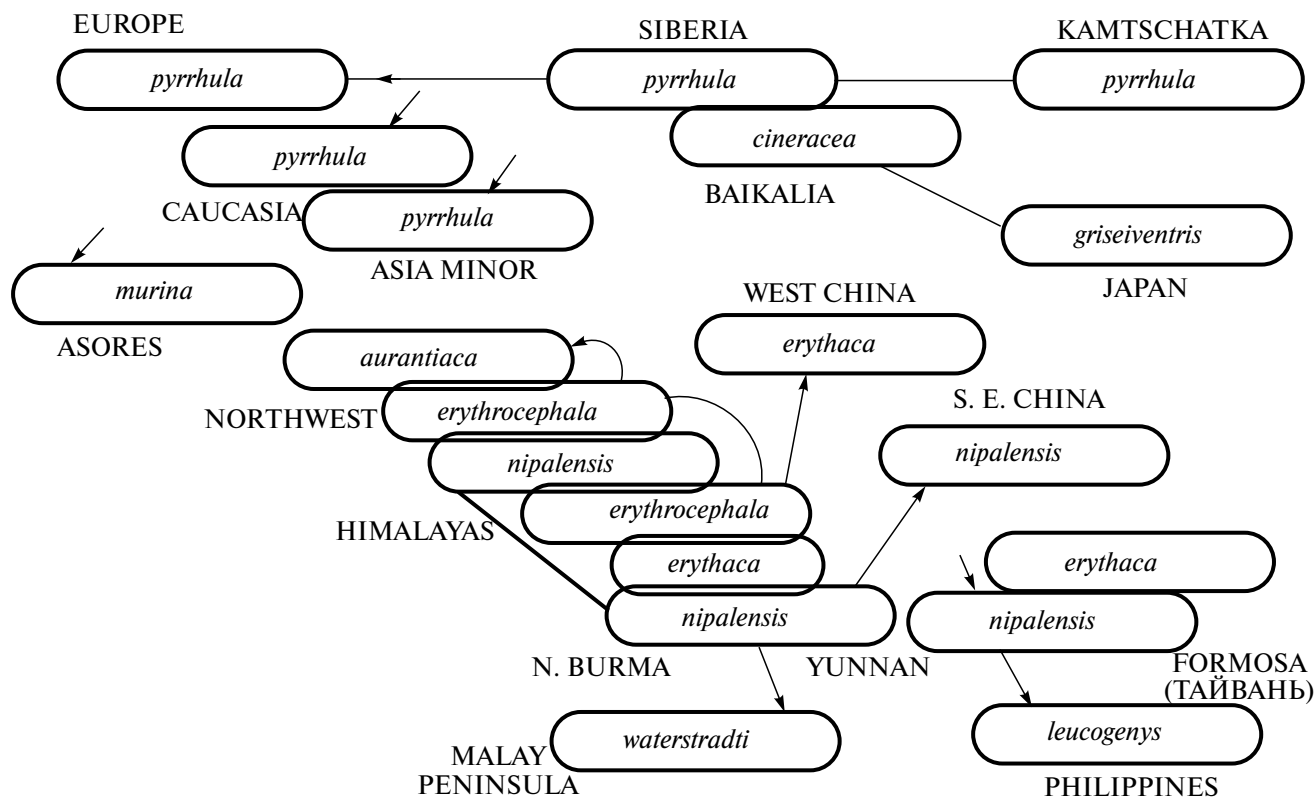


Рис. 3. Схема особенностей географии, а не филогении, снегирей (“Diagram of the character geography, not phylogeny, of the genus *Pyrrhula*”) (по: Voous, 1949).

резко отличающаяся от маньчжурских. Район к северу от пустыни Гоби рассматривается автором как место, где серый снегирь пережил глобальное похолодание (Voous, 1949). По утверждению Фауса, распределение форм *cineracea* и *pyrrhula* указывает на то, что в то время они населяли раздельные регионы, а затем проникли в ареалы друг друга, вероятно, с определенной степенью гибридизации.

Различия между формами *griseiventris* и *cineracea* приводятся как аргумент в пользу предположения, что их генетическое разделение старше послеледниковое. “Во всяком случае, *cineracea* таксономически и исторически ближе к *griseiventris*, чем к *pyrrhula*,” — пишет Карел Хендрик. Место выживания формы *griseiventris* определяется им по ее исключительному присутствию в Маньчжурии и Японии. Именно отсюда, по мнению автора, и форма *cineracea* распространилась в послеледниковые времена (Voous, 1949).

Здесь намечаются определенные нестыковки. Сначала автор предполагает, что генетическое разделение форм *griseiventris* и *cineracea* “старше послеледниковое”, но затем утверждается, что *cineracea* “возникла (arose) в послеледниковые времена” из совместного с *griseiventris* маньчжурского рефугиума. Кроме того, по его мнению, отсутствие

черношапочных снегирей как гнездящихся птиц на юге Японии свидетельствует о совсем недавнем заселении ими этой страны, но в то же время на схеме автор обозначает Японию, а не Маньчжурию, как центр их расселения. Приводимые ареалы обсуждаемых форм так же не соответствуют тому, что об этом известно сегодня.

По опубликованным данным и собственным наблюдениям, формы *pyrrhula* и *cineracea* практически на всем протяжении ареала от Западной Сибири до Нижнего Приамурья обитают совместно, нигде не образуя зон интерградации. Похожая ситуация складывается на территории Приамурья и Приморья, где многими исследователями подтверждено совместное обитание *P. cineracea* и *P. griseiventris* (Назаренко, 1984; Ивушкин, 2015; Глушенко и др., 2016). Характерно и то, что даже во время длительного совместного содержания снегирей всех этих форм в неволе отмечалось их раздельное сосуществование, без формирования устойчивых межвидовых взаимоотношений. Причиной этого, в первую очередь, можно считать значительные различия в размерах представителей этих форм, в результате которых одинаковое действие внешних факторов по-разному проявлялось в развитии их половой активности. Ее пиковые

показатели сильно расходились во времени, даже несмотря на дополнительную вокальную стимуляцию этого процесса. Отмечаются и различия в демонстративном поведении (Ивушкин, 1998).

По мнению Фауса, для реконструкции послеледниковой истории снегирей в Европе необходимо знать подробности современного распространения европейских форм и их внешние различия между собой. Он предположил, что в период максимума последнего оледенения, когда северные и альпийские ледяные шапки приближались друг к другу на минимальное расстояние в 53 км, произошло географическое разделение популяций снегирей западной и восточной Европы. Первое убежище *P. pyrrhula* было расположено в южной части Франции и в Италии, в дальнейшем отсюда эти снегири расселились севернее и на Британские о-ва. Это произошло в то время, когда в районе Ла-Манша и Ирландского моря еще существовали сухопутные связи островов с материком. Ископаемые останки этой мелкой расы были обнаружены Ламбрехтом (Lambrecht, 1933) в плейстоценовых отложениях Ирландии, на северо-западе Швейцарии (Базель) и в Сардинии (Voous, 1949).

Наличие березово-сосновых и еловых лесов в восточных сербских горах во время оледенения, по мнению К. Х. Фауса, является наиболее убедительным доказательством в пользу локализации здесь второго рефугиума, пригодного для существования снегиря. Нахождение только двух слегка обособленных рас в регионах Кавказа и Южного Каспия Фаус рассматривает как свидетельство того, что снегирь — довольно недавний обитатель этих регионов. *P. p. rossikowi* до сих пор населяет свое последнее ледниковое убежище на Кавказе и лишь незначительно расселился в Малой Азии. Следовательно, он соответствует возрасту представителей юго-восточной и западноевропейской генетических линий *P. pyrrhula* (Voous, 1949).

Все эти популяции по размерам меньше, чем снегири, обитающие на востоке ареала (*P. p. pyrrhula*). Большие размеры сибирских птиц могли быть результатом их приспособления к суровому континентальному климату. Следовательно, по мнению Фауса, довольно очевидно, что *P. p. pyrrhula* — азиатское вторжение в Европу после ледникового периода. Широкий разброс в размерах, обнаруженный Карелом Хендриком у словенских и богемских птиц, а также у птиц, населяющих Альпы и горы южной Германии, может быть результатом скрещивания трех разных популяционных волн расселения, пришедших с северо-востока (*P. p. pyrrhula*), юго-востока (*P. p. germanica*) и запада (*P. p. coccinea*). Кроме того, у автора нет понимания того, является ли южно-каспийская и северо-персидская форма (*P. p. caspica*) более древним обитателем этого региона, чем *P. p. rossikowi* (Voous, 1949).

Нельзя не согласиться с аргументом Фауса в пользу того, что *P. pyrrhula* населял Европу до последнего межледникового: он встречался на Азорских о-вах. Хотя азорская форма (*murina*) таксономически совершенно отличается от всех других форм *P. pyrrhula*, тем не менее она должна являться их прямым потомком. По мнению Фауса, особенности азорского снегиря могут свидетельствовать о том, что он довольно старый обитатель тех мест и было бы желательно рассматривать его как отдельный от *P. pyrrhula* вид, поскольку это единственный способ указать на более близкое родство между подвидами всего Палеарктического региона (Voous, 1949).

Рамки данной статьи не позволяют в полном объеме рассмотреть аргументацию выводов, сделанных Фаусом. Однако некоторые положения выводов нельзя не упомянуть. Восстанавливая предполагаемые пути расселения снегирей, Карел Хендрик руководствовался результатами анализа, сделанного им по сойке *Garrulus glandarius brandti* (Eversmann 1842) и дятлам *Dendrocopos* (Koch 1816) (Voous, 1945, 1947). При описании снегирей он очень часто проводит аналогии с этими птицами, хотя и оговаривается, что они могли иметь “несколько иную послеледниковую историю” (Voous, 1949). На наш взгляд, истории этих родов мало похожи на историю снегирей, т.к. их экологические предпочтения значительно отличаются от таковых дятлов или соек. Блестяще описав более знакомую ситуацию со снегирами в Западной Европе (Voous, 1949, 1951), Карел Хендрик не учел возможного направления действия процессов их вторичного расселения. Хотя он и упоминал о таких явлениях, он не смог оценить их масштабов и предпочел опираться на более общие тенденции, чем на частные случаи, связанные именно со снегирами.

На основании данных молекулярно-генетического анализа был определен относительный возраст большинства из известных форм черношапочных снегирей и, таким образом, по большей части выводы К. Х. Фауса были опровергнуты. Установлено, что черношапочные снегири “пошли” к пику последнего оледенения четырем сформированными генетическими линиями, которые развивались уже в постгляциальный период: *P. pyrrhula*, *P. murina*, *P. cineracea* и *P. griseiventris*. Генетическая дистанция между остальными формами *P. pyrrhula* оценивается примерно одним возрастом. Таким образом, предположение Фауса о близком родстве между всеми географическими формами черношапочных снегирей Палеарктического региона не подтвердилось.

Об этом же свидетельствуют палеонтологические данные, по которым можно оценить время формирования существующего сегодня диапазона вариаций линейных размеров современных черношапочных снегирей в 12–15 тыс. лет, также как

это было сделано в предыдущей главе для Азорского снегирия. Анализ динамики современных ареалов выюрковых демонстрирует, что их расширение происходит только за счет более крупных особей, формирующих автономные популяции, которым иногда придают статус подвидов (Дементьев и др., 1954). Это довольно хорошо известно для щеглов (*Carduelis carduelis*) и было отмечено для зябликов (*Fringilla coelebs*) и снегирей. К. Х. Фаус основывал свои выводы на наблюдениях вселения в Европу азиатских форм, сделанных в первой половине 20 века, в то время как сегодня, с развитием орнитологических исследований в России, знаний о таких процессах значительно больше (Ивушкин, 2015), и они исключают предложенные им пути расселения черношапочных снегирей. В соответствии со всем выше изложенным теория о локализации центров расселения, путях и направлениях распространения ряда форм снегирей может и должна быть пересмотрена.

С наибольшей долей уверенности на сегодня можно утверждать, что обыкновенные снегири расселились в направлении, противоположном тому, которое предполагалось ранее. Из Восточной Европы, где находился единственный резерват ели (*Picea abies*) в этой части света (Voous, 1949), в Сибирь и на Дальний Восток, а также вслед за восстановлением ареала ели снегири начинали осваивать территорию самой Европы после окончания оледенения (что хронологически происходило раньше появления этой формы на востоке). Волны этого движения можно проследить по оставшимся следам окраинных изолированных форм, которые еще сохранились в качестве обособленных подвидов. Отметив современные тенденции распространения снегирей, Карл Хендрик не имел возможности определить истоки этих событий, приняв их за более древние процессы. Только с обнаружением современного центра наиболее интенсивного расселения обыкновенного снегирия (Pennington, Meek, 2006; Ernst, Flöter, 2009; Volet, 2009), расположенного в лесах северной части Урала, стало возможным оценить этот процесс. Оказалось, что ему предшествует и способствует очень высокая гнездовая плотность населения снегирей в этой местности (Колбин, 2004). Именно по этому признаку получается, что более раннее движение снегирей не могло быть осуществлено с востока, где плотность населения снегирия значительно ниже, гнездовые группы располагаются спорадично, а свойственные им биотопы (разреженные смешанные леса с присутствием или доминированием ели и кустарников), преимущественно, пустыют. Кроме того, камчатская форма обыкновенного снегирия не гнездится в Якутии (неопубликованные данные собственных исследований) и Приамурье (Бабенко, 2000), а вместо нее летом здесь встречаются особи, больше похожие на номинативных (*P. p. pyrrhula*).

В пользу этого свидетельствует и разница в биотопическом распределении, наблюдаемая у разных форм снегирей (Дурнев, Ивушкин, 1991; Ивушкин, 2006, 2015). Она может быть связана с долгим периодом изоляции этих форм в различающихся условиях и биотопическим консерватизмом, вероятно, свойственным всем формам снегирей (Dong et al., 2000). Так, если обыкновенный и краснощекий снегири предпочитают еловые леса, то серый чаще встречается в лесных формациях с присутствием сибирского кедра (*Pinus sibirica*). Различия в экологии наблюдаются у снегирей и на западе Европы. Западные — это мелкие птицы в основном мозаичных пространствах, сельскохозяйственных территорий с кустарниковыми зарослями, а восточные — крупнее и придерживаются сугубо горных хвойных лесов (Voous, 1949).

Наиболее вероятно, серый и краснощекий снегири выживали во время похолодания в разных условиях и резерватах (рефугиумах). Представители формы *cineracea* — в довольно суровых условиях, на юге Сибири, там, где в период максимума похолодания сохранялись кедровые леса (Семечкин и др., 1985; Рысин, 2011). Форма *griseiventris* — в более комфортных условиях, в нижнем Приамурье и на Сахалине, где преобладали хвойно-широколиственные леса (Назаренко, 1982). Особенности состава растительности в рефугиумах, с наибольшей вероятностью, повлияли на биотопические предпочтения указанных форм, что, в свою очередь, определило направление их дальнейшего расселения вместе с расширением ареалов лесных сообществ, в которых они выживали.

На сегодняшний день нет никаких свидетельств того, что обыкновенный снегирь мог бы находиться в Сибири в период последнего похолодания климата. Скорее всего, он расселился из Европы, достигнув Камчатки в климатический оптимум голоцена. Его распространение происходило в несколько приемов и сопровождалось не только постепенным замещением ранее заселивших эту территорию популяций (Ивушкин, Ластухин, 2015), но и периодическим отступлением этого вида с большей части этих территорий. Снегирам свойственны циклические колебания численности (Дольник, Паевский, 1979; Паевский, 1990), которые регистрируются повсеместно, но по многолетним наблюдениям, в восточной части ареала такая динамика может проявляться значительно сильнее, чем на западе: в отдельные годы снегири из обычных по встречаемости птиц могут становиться очень редкими.

Что касается линейных размеров снегирей, обитающих в Азии, то здесь обыкновенный снегирь в среднем повсеместно крупнее, чем любые его формы из Западной Европы, тогда как серый снегирь мельче в горах Юга Сибири, но крупнее на

севере ареала и на Дальнем Востоке. Размеры краснощекого снегиря в целом меньше и значительно ближе к таковым у снегирей из Западной Европы, хотя особи краснощекого снегиря из окраинных популяций несколько крупнее, чем на юге ареала (Ивушкин, 2000, 2015).

Если рассматривать еще более давние события, то в своей работе Фаус пишет: “Автору неизвестны никакие таксономические факты или данные о распространении, которые могли бы помочь прояснить связь между палеарктическими черношапочными снегирями и китайскими масковыми. Хотя возможно, что *P. erythaca* расширяет свой ареал на север до крайних южных районов Маньчжурии, о распределении контактов между этими двумя группами снегирей ничего не известно” (Voous, 1949). Фаус не смог определить, является ли подвид *Pyrrhula* прямым потомком *P. erythaca* или *P. nipalensis*, однако, по его мнению, особенности окраски *P. erythaca*, могут быть аргументом в его пользу (Voous, 1949). Однако, на основании данных группы Т. Тёпфера и формулировок В.Л. Бианки, можно сделать и другое предположение.

На мой взгляд, формирование масковых и черношапочных снегирей происходило параллельно. Разделение этих групп связано с неизвестными палеоклиматическими событиями, способствовавшими проникновению этих птиц в Северную Азию. Эти события повторяются примерно каждые 5 млн лет, а их возраст определяется по молекулярно-генетическому датированию, поэтому они не соответствуют геохронологической шкале. Вероятно, сначала эти события, похожие друг на друга направлением расселения представителей рода, привели к разделению общей предковой ветви на шуров и снегирей (10–11 млн. лет назад), а потом — к отделению черношапочных снегирей от других форм (4.9 млн. лет назад) (Törfer et al., 2011). Эти редкие события с наибольшей степенью вероятности были связаны с более значительными изменениями климата, чем все остальные события, отмечаемые в плейстоцене. Вероятно, динамика климата приводила к тому, что формировался прямой лесной “мост” между Кавказом и Западными Гималаями, через горные системы севера и северо-востока современного Ирана, юга Туркмении и севера Афганистана, а северное направление расселения в сторону Тянь-Шаня перекрывалось ледяной шапкой Каракорума. По данным собственной аэрофотосъемки, в этой местности еще сохраняются участки хвойных лесов, располагающиеся немного ниже, чем аналогичные участки в Гималаях, но примерно с такими же условиями микроклимата и увлажнения, формирующимися в результате таяния льда с близко расположенных снежных вершин. В этой местности еще встречаются обыкновенные снегири (Зарудный, 1903; Vaurie, 1949; Khaleghizadeh et al., 2011), которые, скорее

всего, исчезнут здесь полностью в ближайшее время. Именно этим путем общий предок масковых и черношапочных снегирей мог проникнуть в Европу. Вероятно, по внешнему виду он был наиболее близок к оранжевому снегирю. Последовавшие затем волны расселения этих птиц в Северной Палеарктике привели сначала к отделению азорского снегиря, потом к обособлению краснощекого, а несколько позже — серого, и формированию современных форм обыкновенного снегиря. Все это происходило в рамках глобальных циклов чередования ледниковых и межледниковых периодов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе данных современных исследований филогении снегирей предлагается новый вариант детализации их таксономии (табл. 7). Анализ ключевых в этом вопросе публикаций, касающихся особенностей внешнего вида, пигментации, морфометрических параметров, деталей распространения, экологии и расселения современных форм снегирей, установления их родственных отношений, как на основе вышеперечисленных данных, так и на молекулярно-генетических, показывает обоснованность такого решения.

Необходимость выделения трех групп снегирей, рассматриваемых на подвидовом уровне, подтверждается результатами всех исследований. Установление видового статуса для спорных форм черношапочных снегирей, в той или иной мере, предлагалось большинством авторов. Окончательное решение связано только с наличием в нашем распоряжении недостающих данных по характеру распространения и взаимоотношений указанных форм в местах их совместного обитания. То, что этот род включает три надвидовые группы и один номоморфный вид, свидетельствует о близком родстве современных форм. Таким образом, состав рода достигает 10 видов (25 форм: номоморфные виды и подвиды).

Реконструкция истории расселения и становления современных форм снегирей невозможна без установления родственных связей между всеми представителями рода. Отсутствие молекулярно-генетических исследований по двум формам снегирей (*P. waterstradti*, *P. p. cassini*) не позволяет детализировать все исторические события и окончательно утвердиться в предлагаемой таксономии. Тем не менее основные механизмы и принципы формообразования снегирей могут быть установлены.

В отдельных случаях крайняя степень оседлости, затрудняющая обмен генами, приводила к разным скоростям адаптационных и мутационных процессов под влиянием различных внешних условий в разных частях ареала. Географическая изоляция усиливала действие этого фактора. Для большинства родственных номадных форм выюровых

такой же путь формообразования был невозможен, и они (в первую очередь, шуры) сохранили относительную мономорфность за тот же период истории. Однако такая стратегия привела последних к большей выживаемости в суровых условиях. Возможно, снегирам только предстоит пройти этот путь.

Этапы формообразования у снегирей связаны с циклическими изменениями климата, создающими условия для динамики площади, состава и широтного распределения лесной растительности в центре распространения представителей рода, находящегося в Юго-Восточной Азии. Глобальные изменения климата способствовали разделению единых ареалов на резерваты, условия обитания в которых значительно отличались друг от друга и формировали разные экологические предпочтения у выживших форм. От степени таких изменений зависело дальнейшее взаимодействие форм, если их ареалы перекрывались во время расселения. При этом само расселение становилось возможным лишь при установлении необходимого оптимума в балансе уровня адаптации формы и климатических факторов.

Для того чтобы с высокой степенью точности определить место с оптимальными условиями, где формировалась, выживала и развивалась форма, необходимо обнаружить центр градиентного изменения линейных размеров особей ее популяций, формирующийся по правилу Бергмана. Возраст и направление таких процессов можно установить по имеющимся в распоряжении палеонтологическим данным. Более динамичные процессы вторичного расселения популяций, получивших адаптивные преимущества над другими в постгляциальный период, сильно затрудняют эту возможность, однако “распутывание” всего комплекса взаимоотношений возможно при условии подробного изучения вокальных особенностей рас, демонстрирующих более динамичные изменения.

Придерживаясь постулируемых выше методик, на основе молекулярно-генетических данных, определяющих относительный возраст большинства основных форм снегирей, особенно черношапочных снегирей, можно утверждать о необходимости корректировки наших взглядов на историю их расселения. Представители этой группы, по сравнению с их ближайшими родственниками из Юго-Восточной Азии, занимают в десятки раз большую территорию, а использованные для реконструкции их истории данные были очень скудны и часто опирались больше на субъективные впечатления множества наблюдателей, чем на детальные исследования. Сам К. Х. Фаус, изучавший особенности снегирей в Европе, пришел к выводу о невозможности установления истины во взаимоотношениях трех европейских форм, встречающихся на территории, которая расположена в центре этого субконтинента и которая едва превышает

ареал красноголового снегира. Что уже говорить о несравнимо обширной площади ареала североазиатских форм.

Согласно предварительным выводам, события после максимума последнего плейстоценового оледенения территории Евразии развивались иным образом, нежели было представлено ранее. Современные формы снегирей в северной части континента могли выжить максимум в шести рефугиумах, расположенных на Азорских о-вах, на юге Западной Европы, в Восточной Европе, Малой Азии, в южной части Центральной Сибири и на Дальнем Востоке. В результате процессы расселения снегирей могут быть описаны как классический пример восстановления ареалов, разорванных циклическими периодами похолодания, с довольно значительным расхождением фенотипов окраинных форм. Скорости восстановления численности населения в резерватах были разные. Это и привело к доминированию одной формы (*pyrrhula*), которая достигла наибольшего расширения ареала и максимальной плотности населения именно в его западной части, что лишний раз подтверждает высказанные предположения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю сердечную благодарность всем тем, кто помогал советом, технической помощью и научным руководством, без кого невозможно было бы собрать необходимый материал, найти и перевести множество публикаций, разобраться с техническими проблемами, кто предоставил собственные материалы или просто помогал в путешествиях: М. А. Горещкой, И. В. Фефелову, Ю. А. Дурневу, С. В. Иванову, В. А. Колбину, А. А. Назаренко, Я. Р. Кшик, А. А. Цвельх, П. С. Томковичу, Е. А. Коблику, Я. А. Редькину, С. В. Елсукову, Н. Н. Балацкому, К. Е. Михайлову, О. В. Бурскому, И. В. Фадееву, В. В. Мироновой, А. С. Рубцову, В. Ю. Архипову, А. Н. Коваленко, О. В. Бородину, А. В. Бардину, П. С. Ктиторову, М. А. Антипину, И. П. Бысыкатовой, Н. И. Гермогенову, Ю. А. и В. И. Анисимовым, Ю. Е. Комарову, Д. Б. Вержуцкому, Н. В. Скалову, А. А. Яковлеву, А. А. Ластухину, В. В. Рябцеву, А. И. Антонову, С. А. Сомову, В. О. Саловарову, Д. А. Андронову, Л. Е. Ивушкиной, W. Heim, M. Pennington, T. Marti, J. A. Wrighte, S. Tabero, R. van Helden, C.-Y. Choi, T.-H. Choi. Особая признательность тем, кого уже нет с нами, но их помощь и советы навсегда останутся важными и полезными для меня: В. Д. Сониному, С. Н. Липину, Н. В. Непипелову, Р. Л. Бёме, В. Р. Дольнику, В. М. Лоскоту, Л. С. Степаняну, В. А. Толчину, Н. Н. Березовикову, И. В. Дорогому, В. П. Величко, А. Исабекову. Автор признателен всем сотрудникам научных учреждений и музеев, их руководству за возможность работы с их коллекциями, отзывчивость, доброжелательность и терпение.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет собственных средств. Первый осмотр коллекций зоологического музея Московского государственного университета и работа в Зоологическом институте РАН стали возможными благодаря финансированию из бюджета Иркутского государственного университета. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабенко В.Г., 2000. Птицы Нижнего Приамурья. М.: Прометей. 724 с.
- Бианки В.Л., 1907. Ревизия форм рода *Pyrrhula*, сем. *Fringillidae*, их филогенез и географическое распространение // Известия Академии наук. Т. 25. № 3. С. 159–198.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А., 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука. 189 с.
- Глуценко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин Я.А., 2016. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: Товарищество научных изданий КМК. 523 с.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Судилковская А.М., Спангенберг Е.П., Бёме Л.Б. и др., 1954. Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Советская наука. 803 с.
- Дольник В.Р., Паевский В.А., 1979. Динамика численности птиц прибалтийских популяций в 1960–1976 гг. // Экология. № 4. С. 59–69.
- Дурнев Ю.А., Ивушкин В.Е., 1991. Обыкновенный и серый снегирь в зоне симпатрии: экология и механизмы изоляции // Материалы 10-й Всесоюз. орнитологической конференции. Минск. Ч. 1. С. 71–73.
- Зарудный Н.А., 1903. Птицы восточной Персии. Орнитологические результаты экскурсии по восточной Персии в 1898 г. СПб.: типография Академии наук. 468 с.
- Зеленков Н.В., 2014. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоологический журнал. Т. 93. № 10. С. 1173–1185.
- Ивушкин В.Е., 1998. Демонстративное поведение снегирей Северной Азии // Труды Байкало-Ленского заповедника. № 1. С. 67–70.
- Ивушкин В.Е., 2000. Особенности морфологии снегирей России // Биоразнообразие Байкальского региона / Под ред. В.Г. Шиленкова. Труды биолого-почвенного факультета ИГУ. № 2. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. С. 88–95.
- Ивушкин В.Е., 2006. Фенология жизненных циклов и механизмы хронологической изоляции снегирей в условиях юга Восточной Сибири // Бюллетень Восточно-Сибирского научного центра СО РАН. № 2 (48). С. 44–50.
- Ивушкин В.Е., 2007. Структура акустической сигнализации и механизмы эволюлогической дивергенции снегирей // Бюллетень Восточно-Сибирского научного центра СО РАН. № 2 (54) приложение. С. 44–53.
- Ивушкин В.Е., 2015. Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: состав, распространение и особенности экологии // Русский орнитологический журнал. Т. 24. № 1143. С. 1679–1738.
- Ивушкин В.Е., 2021. Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: функциональное назначение, особенности формирования структуры и окраски оперения // Русский орнитологический журнал. Т. 30. № 2092. С. 3247–3404.
- Ивушкин В.Е., 2022. Особенности распределения пигментов в микроструктурах пера у представителей рода *Pyrrhula* // Про перо. Сборник научных трудов Первой всерос. науч.-практ. конференции по изучению перьевого покрова птиц. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения. С. 47–53.
- Ивушкин В.Е., Ластухин А.А., 2015. Типологические особенности сигнальной системы обыкновенного снегиря (*Pyrrhula pyrrhula*, L.) // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника). Материалы международной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 140–147.
- Ивушкин В.Е., Ластухин А.А., 2015а. Методика анализа позывочных сигналов снегирей (*Pyrrhula* Brisson, 1760) // Тезисы IX Международной конференции хранителей орнитологических коллекций “Орнитологические коллекции: из прошлого в будущее”. 12–16 октября 2015 г. М.: ГДМ. С. 50–51.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю., 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 256 с.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Волков С.В., Мосалов А.А., 2019. Понятие “вид” у птиц: теория и практика // Зоологический журнал. Т. 98. № 12. С. 1373–1391.
- Колбин В.А., 2004. Авифауна заповедника “Вишерский” // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. № 9. С. 124–140.

- Лазуков Г.И., 1989. Плейстоцен территории СССР: учеб. пособие для студ. геогр. спец. вузов. М.: Высшая школа. 319 с.
- Михайлов К.Е., Коблик Е.А., 2021. Птицы Сибири, Монголии и Дальнего Востока. Справочник-определитель. М.: Союз охраны птиц России. 428 с.
- Назаренко А.А., 1971. Краткий обзор птиц заповедника “Кедровая падь” // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: БПИ ДВНЦ. С. 12–51.
- Назаренко А.А., 1982. О фаунистических циклах (вымирание–расселение–вымирание...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // Журнал общей биологии. Т. 43. № 6. С. 823–835.
- Назаренко А.А., 1984. Птичье население смешанных и темнохвойных лесов Южного Приморья, 1962–1971 гг. // Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 60–70.
- Назаренко А.А., 2003. Рецензия на книгу “Аннотированный список птиц Японии”, 6-е переработанное издание // Русский орнитологический журнал. Т. 12. № 221. С. 499–503.
- Назаренко А.А., 2017. Рецензия на книгу Ю.Н. Глущенко, В.А. Нечаева и Я.А. Редькина “Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор” (2016) // Русский орнитологический журнал. Т. 26. № 1451. С. 2177–2201.
- Паевский В.А., 1990. Популяционная динамика птиц по данным отлова на Куршской косе Балтийского моря в течение 27 лет // Зоологический журнал. Т. 69. № 2. С. 80–93.
- Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков С.В., Мосалов А.А., Коблик Е.А., 2015. Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии // XIV орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. Алматы. С. 104–137.
- Редькин Я.А., Коблик Е.А., Мосалов А.А., Ганицкий И.В., Цветков А.В. и др., 2021. Материалы по фауне и систематике птиц острова Итуруп по результатам исследований 2004 и 2019 годов // Русский орнитологический журнал. Т. 30. № 2022. С. 83–128.
- Рысин Л.П., 2011. Кедровые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 240 с.
- Семечкин И.В., Поликарпов Н.П., Ирошников А.И., Бабинцева Р.М., Воробьев В.Н. и др., 1985. Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука. 257 с.
- Синицын В.М., 1980. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра. 248 с.
- Степанян Л.С., 1983. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука. 294 с.
- Степанян Л.С., 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 727 с.
- Arnaiz-Villena A., Guillén J., Ruiz-del-Valle V., Lowy E., Zamora J. et al., 2001. Phylogeography of crossbills, bullfinches, grosbeaks, and rosefinches // Cellular and Molecular Life Sciences. V. 58. P. 1159–1166.
- Arnaiz-Villena A., Moscoso J., Ruiz-del-Valle V., Gonzalez J., Reguera R. et al., 2007. Bayesian phylogeny of Fringillinae birds: status of the singular African oriole finch *Lingurus olivaceus* and evolution and heterogeneity of the genus *Carpodacus* // Acta Zoologica Sinica. V. 53. P. 826–834.
- Arnaiz-Villena A., Moscoso J., Ruiz-del-Valle V. et al., 2008. Mitochondrial DNA phylogenetic definition of a group of “Arid Zone” *Carduelini* Finches // Open Ornithology Journal. V. 1. P. 1–7.
- Arnaiz-Villena A., Ruiz-del-Valle V., Gomez-Prieto P., Gonzalez J., Reguera R. et al., 2014. *Carduelini* new systematics: Crimson-winged Finch (*Rhodopechys sanguineus*) is included in “Arid-Zone” *Carduelini* Finches by Mitochondrial DNA Phylogeny // Open Ornithology Journal. V. 7. P. 55–62.
- Arnott W.G., 2007. Birds in the ancient world from A to Z. London & New York: Routledge. 288 p.
- Benter B., 2005. Eurasian Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*, 27 May 2005, Shemya Island, Aleutians West Census Area, Alaska, United States [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://macaulaylibrary.org/asset/89669201>. Дата обновления: 14.08.2023.
- Dickinson E.C. (ed.), 2003. The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3rd ed. Princeton Univ. Press. 1139 p.
- Dickinson E.C. (ed.), 2023. The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.aviansystematics.org/4th-edition-checklist>. Дата обновления: 17.06.2023.
- Dong F., Li Sh.-H., Chiu Ch.-Ch., Dong L., Yao Ch.-T., Yang X.-J., 2020. Strict allopatric speciation of sky island *Pyrrhula erythaca* species complex // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 153. 106941.
- Dresser H.E., 1902. A Manual of Palaearctic Birds. London. V. 1. 520 p.
- Ernst S., Flöter E., 2009. Das Auftreten von “Trompetergimpeln” *Pyrrhula p. pyrrhula* in fünf aufeinander folgenden Winterhalbjahren in Südwestsachsen // Mitteilungsdes Vereins Sächsischer Ornithologen. B.10. S. 309–320.
- Ewing G., 2001. Eurasian Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*, 1 Jun 2001, Gambell (general area), Nome Census Area, Alaska, United States [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://macaulaylibrary.org/asset/35680381>. Дата обновления: 14.08.2023.
- Fehrer J., 1996. Conflicting Character Distribution within Different Data Sets on Cardueline Finches: Artifact or History? // Molecular Biology and Evolution. V. 13. № 1. P. 7–20.
- Gibson D.D., Kessel B., 1997. Inventory of the species and subspecies of Alaska birds // Western Birds. V. 28. № 2. P. 45–95.

- Hartert E., 1902. A remarkable new Bullfinch *Pyrrhula waterstradti*, n. sp. // Bulletin of the British Ornithologists' Club. V. 89. № 12. P. 69–70.
- Hartert E., 1910. Die Vögel der paläarktischen Fauna. Systematische Übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel. H. 1. Berlin: Verlag von R. Friedländer und Sohn. 832 s.
- Johansen H., 1943. Die Vogelfauna Westsibiriens // Journal für Ornithologie. H. 91. № 1. S. 9–110.
- Johansen H., 1944. Die Vogelfauna Westsibiriens // Journal für Ornithologie. H. 92. № 1/2. S. 1–105.
- Khaleghizadeh A., Scott D.A., Tohidifar M., Musavi S.B., Ghasemi M. et al., 2011. Rare Birds in Iran in 1980–2010 // Podoces. V. 6. № 1. P. 1–48.
- Lambrecht K., 1933. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 1024 p.
- Lavinia P.D., Kerr K.C.R., Tubaro P.L., Hebert P.D.N., Lijtmaer D.A., 2016. Calibrating the molecular clock beyond cytochrome b: assessing the evolutionary rate of COI in birds // Journal of Avian Biology. V. 47. P. 84–91.
- Mayr G., 2013. The age of the crown group of passerine birds and its evolutionary significance – molecular calibrations versus the fossil record // Systematics and Biodiversity. V. 11. P. 7–13.
- Nguembock B., Fjeldsa J., Couloux A., Pasquet E., 2009. Molecular phylogeny of Carduelinae (Aves, Passeriformes, Fringillidae) proves polyphyletic origin of the genera *Serinus* and *Carduelis* and suggests redefined generic limits // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 51. P. 169–181.
- Pennington M.G., Meek E.R., 2006. The 'Northern Bullfinch' invasion of autumn 2004 // British Birds. № 99. P. 2–24.
- Pohlen Z., 2023. Eurasian Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*, 22 May 2023, Shemya Island, Aleutians West Census Area, Alaska, United States [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://macaulaylibrary.org/asset/584787561>. Дата обновления: 14.08.2023.
- Ramos J.A., 1998. Biometrics, weights, breeding and moulting seasons of passerines in an Azores cloud forest // Ringing & Migration. V. 19. № 1. P. 17–22.
- Rando J.C., Pieper H., Storrs L., Olson S.L., Pereira F., Alcover J.A., 2017. A new extinct species of large bullfinch (Aves: Fringillidae: *Pyrrhula*) from Graciosa Island (Azores, North Atlantic Ocean) // Zootaxa. V. 282. № 3. P. 567–583.
- Robinson H.C., 1928. The Birds of the Malay Peninsula. V. II: The Birds of the Hill Stations. London: Witherby. 310 p.
- Ruokonen M., Kvist L., 2002. Structure and evolution of the avian mitochondrial control region // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 23. № 3. P. 422–432.
- Sánchez Marco A., 2004. Avian zoogeographical patterns during the quaternary in the Mediterranean region and paleoclimatic interpretation // Ardeola. V. 51. № 1. P. 91–132.
- Sangster G., Collinson J.M., Crochet P.-A., Knox A.G., Parkin D.T. et al., 2011. Taxonomic recommendations for British birds: seventh report // Ibis. V. 153. № 4. P. 883–892.
- Sealy S.G., Fay F.H., Bedard J., Udvardy M.D.F., 1971. New records and zoogeographical notes on the birds of St. Lawrence island, Bering sea // The Condor. V. 73. № 3. P. 322–336.
- Sharpe R.B., 1888. Catalogue of the Passeriformes, or perching birds, in the collection of the British Museum. Fringilliformes: Part III // Catalogue of the Birds in the British Museum. V. 12. 872 p.
- Sibley Ch.G., Monroe B.L. Jr., 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. New Haven: Yale Univ. Press. 1112 p.
- Töpfer T., 2008. Vergleichende Phylogenie der Gimpel (Aves: Fringillidae: *Pyrrhula* Brisson, 1760). Diss. ... Doktor der Naturwissenschaften. Mainz: Johannes Gutenberg-Universität. 188 p.
- Töpfer T., Haring E., Birkhead T.R., Lopes R.J., Liu Severynhauser L. et al., 2011. A molecular phylogeny of bullfinches *Pyrrhula* Brisson, 1760 (Aves: Fringillidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 58. P. 271–282.
- Vaurie Ch., 1949. Notes on some asiatic Finches // American Museum Novitates. № 1424. 63 p.
- Vaurie C., 1956. Systematic Notes on Palearctic Birds. № 21 Fringillidae: the Genera *Pyrrhula*, *Eophona*, *Coccothraustes*, and *Mycerobas* // American Museum Novitates. № 1788. P. 1–24.
- Volet B., 2009. Wiederholte Einflüge von "Trompetergimpeln" *Pyrrhula pyrrhula* in die Schweiz // Der Ornithologische Beobachter. V. 106. № 4. P. 419–428.
- von Schweppenburg G., 1919. Die pleistozäne Vogelfauna von Pilifszanto // Journal of Ornithology. V. 67. № 2. P. 195–210.
- Voous K.H., 1945. On the distribution of *Garrulus glandarius brandti* Eversmann // Limosa. № 18. P. 11–82.
- Voous K.H., 1947. On the history of the distribution of the genus *Dendrocopos* // Limosa. № 20. P. 1–142.
- Voous K.H., 1949. Distributional history of Eurasian Bullfinches, genus *Pyrrhula* // Condor. V. 51. № 2. P. 52–81.
- Voous K.H., 1951. A new race of Bullfinch from the Iberian Peninsula // Limosa. V. 24. № 3. P. 131–133.
- Voous K.H., 1977. List of Recent Holarctic bird species: Passerines // Ibis. V. 119. № 3. P. 376–406.
- Zheng G. (ed.), 2011. A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China. 2nd edition. Beijing: Science Press. 456 p.
- Zuccon D., Prŷs-Jones R., Rasmussen P.C., Ericson P.G.P., 2012. The phylogenetic relationships and generic limits of finches (Fringillidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 62. № 2. P. 581–596.

ON THE DISTRIBUTIONAL HISTORY OF BULLFINCHES (*PYRRHULA*, PASSERIFORMES, AVES)

V. E. Ivushkin*

“ZooGallery” Animal Care Center, Irkutsk Regional Public Organization, Irkutsk Region, 664540 Russia

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

Over the past hundred years, constant uncertainty has been observed in establishing the taxonomic status of individual forms of bullfinches, one that has been developed throughout the history of their study. The lack of information has prevented almost all researchers who worked on bullfinches from coming to generally accepted conclusions. This has not changed even as a result of the use of molecular genetic methods. To analyze the current situation, three key publications are considered, on which the modern understanding of the history of phylogenetic interactions of closely related forms of the bullfinch genus *Pyrrhula* in the process of their evolution is based. The hitherto accumulated data and the taxonomic system of the genus are proposed to be re-evaluated on the basis of modern knowledge and new approaches to research. A reconstruction of the historical events in the distribution of bullfinches is advanced. Alternative options and additional tools for determining the pathways of distribution, as well as the terms and mechanisms of their formation are discussed.

Keywords: taxonomy, phylogeny, zoogeography

УДК [599.731.11:599.742.712]:591.524/.571

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АССОЦИАЦИЙ КАБАНА (*SUS SCROFA USSURICUS*) ПРИ ВЛИЯНИИ ОХОТ ТИГРА (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИХОТЭ-АЛИНЕ

© 2024 г. В. А. Зайцев

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

*e-mail: zvvt09@mail.ru

Поступила в редакцию 10.04.2022 г.

После доработки 22.09.2023 г.

Принята к публикации 01.12.2023 г.

В Центральном Сихотэ-Алине тигры добывают преимущественно сеголетков и взрослых самок кабана (67–74% от общего числа жертв этого вида). Мы проводили на ключевых участках $\geq (10–15 \text{ км}^2)$ в Сихотэ-Алинском заповеднике: а) регистрацию встреч кабанов, их следов в сети маршрутов; б) тропления кабанов; в) учет посещений и тропления тигра (114 эпизодов). С помощью тропления получено 16 паттернов перемещений групп кабана. Тропления каждой из групп охватывали периоды от 6 до 23 суток. Многие материнские группы занимали центральное положение по отношению к другим группам (до 8) и особям (до 15), курсирующим в окрестности обычно на площади (1.5–9.4 км² и больше), превышающей участок материнской группы в 1.1–2.2 и более раз в обычных условиях. Подобная динамичная организация ассоциаций, в качестве своеобразной преадаптации к вероятному появлению хищника, выявила эффективность при использовании тигром как случайного поиска добычи, так и выслеживания ее по следу. На ключевых участках число нападений на сопутствующих, отошедших от материнской группы кабанов почти в 3 раза ($p < 0.05$) превысило число атак хищником материнских групп. В отношениях между тигром и кабаном определено значение: а) расположения участков обитания материнских групп кабана, в снежные зимы – компактных стойбищ обычно на удалении от регулярных маршрутов тигра; б) расширения переходов при беспокоестве с обходами некоторыми кабанов окрестностей, смены участка при нападении, преследовании тигром; в) особенностей обходов сопровождающих кабанов, взрослых самцов, нередко “прикрывающих” материнские группы со стороны наиболее вероятного появления тигра.

Ключевые слова: “хищник–жертва”, кабан, амурский тигр, безопасность, пространственная организация, ассоциации, материнская группа, сопровождение, эффект отвлечения

DOI: 10.31857/S0044513424010096, **EDN:** JHPNJJ

Дикие свиньи (Suidae), особенно кабан, имеют существенное значение для питания тигра во всем ареале этого хищника (Hayward et al., 2012). В Сихотэ-Алинском заповеднике и окрестностях (Центральный Сихотэ-Алинь) на протяжении почти всего XX и начала XXI в. доля кабана в добыче тигра составляла в среднем 26.8–29.5% от числа всех жертв, уступая только изюбру (*Cervus elaphus xanthopygus*) (Матюшкин и др., 1981; Микелл и др., 2005; и др.). Сходная доля кабана среди жертв тигра 26.2–26.8% (из 741 и 508 случаев успешной охоты) показана с помощью радио- и GPS-спутникового слежения за этим хищником в Сихотэ-Алинском заповеднике и на западном макросклоне Сихотэ-Алиня в окрестностях заповедника в период невысокой численности кабана в 1992–2011 гг.

Сеголетки и взрослые самки составляли в среднем 67–74% от числа жертв этого вида (Середкин и др., 2012; Петруненко, 2021). Соотношение разных видов в добыче тигра меняется в связи с изменениями их численности. На части территории Приморского края, по данным других авторов, обобщенным Юдиным и Юдиной (2009), с 1960-х по начало 1990-х гг. в периоды высокой численности кабана этот вид преобладал в добыче тигра.

Регуляция трофической системы “тигр – копытные” до сих пор изучена недостаточно. Способы и тактика охоты амурского тигра описаны в нескольких публикациях (Пикунов и др., 1978; Животченко, 1979; Юдаков, Николаев, 1987; Матюшкин, 1991; Зайцев, 2012). Однако данных об оборонительной

стратегии и поведении видов-жертв, в том числе кабана при воздействии на их популяции тигра, крайне мало. Ранее мы определили связь пространственного распределения репродуктивных и иных групп, одиночных особей кабана с динамикой пространственной активности тигра, а именно: с изменением в системе переходов хищника, посещением им мест обитания кабана и с результатами охоты тигра в периоды разного обилия как самого хищника, так и его жертв (кабана и изюбря). Прослежена связь распределения группировок кабана с обилием основных кормов этого вида (Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013). Были также показаны изменения конфигурации участка обитания тигра в связи с доступностью и распределением копытных (Petrunenko et al., 2016).

Мы предположили в ходе исследования, что определенные свойства структуры популяции кабана, а именно присутствие и перемещения одиночек и небольших (малых) групп в окрестностях репродуктивных групп (Зайцев, 2000), способны снизить риск встречи самок и их потомства с хищником. Если это так, то предположения и данные ряда авторов (Maynhardt, 1981; Graves, 1984; Царев, 2000; и др.) о том, что одной из основных функций репродуктивных групп является сохранение молодняка, получили бы подтверждение и дополнение.

Цель исследования состоит в выяснении значения разных ассоциаций кабана в повышении безопасности репродуктивного ядра, т.е. самок с потомством. Для этого нами определены: а) особенности перемещений разных особей относительно материнских групп кабана на ключевых участках; б) соотношения встреч групп и одиночек, находящихся на контролируемых нами участках; в) показатели успеха нападения и добычи тигром особей из состава материнских и сопутствующих им групп. Мало известным свойствам пространственной организации группировок кабана уделено особое внимание в связи с оборонительной стратегией популяции. Описания тактик охот тигра, классификация которых приведена в публикации Зайцева (2012), дополняются эпизодами охоты хищника, прямо указывающими на роль сопутствующих особей кабана как потенциальных объектов охоты тигра.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследований и изучаемые виды. Сбор данных проведен в Сихотэ-Алинском заповеднике (IUCN категория I; 45°02' N, 136°20' E) и на сопредельных участках (≈5000 км²) со значительными показателями биологического разнообразия и продуктивности (“Растительный...”, 2006). Мы вели наблюдение на ключевых участках (см. ниже), расположенных на низкогорье (до 300 м над ур. м.) на удалении до 7–20 км от Японского

моря и на среднегорье с абсолютными высотами до 1198–1746 м. На низкогорье преобладают дубняки (*Quercus mongolica*) и другие лиственные леса. На среднегорье до 600–800 м над ур. м. и на днищах долин рек и ключей произрастают кедровники (*Pinus koraiensis*). На склонах южных экспозиций распространены кедровники с дубом, на северных — кедровники с пихтой (*Abies nephrolepis*), елями (*Picea jezoensis*, *Picea koraiensis*), кедрово-лиственничные (*Larix cajanderi*) ассоциации, у рек — кедровники, тополевики (*Populus maximowiczii*), чозенники (*Chosenia arbutifolia*). Участие елей, пихты и лиственниц в составе древостоя возрастает в бассейнах верховьев рек и ключей.

Показатели плотности населения кабана на ключевых участках в зоне кедровых лесов в первый период изучения (1974–1983 гг.) составляли от 12–18 зверей на 10 км² в 1976–1977 гг. до 20–38 в 1979–1980 гг. С 1989 г., т.е. во второй период, численность в заповеднике снижалась снежными голодными зимами (Заумислова, 2005; Заумислова, Пожидаева, 2012). На наших участках с 2000 г. только в 2004, 2008, 2011 и 2012 гг. показатели превышали 10 особей (не больше 15) на 10 км². Число тигров, учитываемых нами на маршрутах вдоль рек, наоборот, возросло во второй период при максимуме в 2007 и 2008 гг. (Зайцев, 2012). Затем последовало его снижение. Но и в 2010–2015 гг. в центральной части заповедника вдоль р. Серебрянка и ключа Серебряный мы встречали следы 4–8 тигров. У северной его окраины (бассейн р. Таежная) только с 2013 г. встречи следов тигра стали очень редки. Подобное изменение численности хищника отмечено для всего заповедника (Смирнов и др., 2012; и др.). Значительное падение численности кабана вследствие заболевания свиной чумой произошло с 2019–2020 г.

Характеристика структуры популяции и перемещений кабана. В этом сообщении мы используем следующие названия репродуктивных групп кабанов: “семья” — группа сеголетков с одной самкой-матерью; “семейный союз” (“der Familienverband”; Maynhardt, 1981) — группа из нескольких самок репродуктивного возраста с сеголетками. Все эти ассоциации без конкретизации их состава называются также “материнскими группами” (Graves, 1984). “Группой” мы называем объединение особей, которые находятся на небольших расстояниях друг от друга и проявляют синхронное поведение. Группы представляют собой самостоятельную единицу по отношению к другим подобным группам (Зайцев, 1996). Внутри групп почти всегда выделяются подгруппы (братьев, сестер, матери и дочерей, товарищей и др.), которые имеют некоторую пространственную обособленность от других подгрупп и/или сплоченность по каким-либо особенностям поведения. Согласно определению, объединение нескольких самок

с потомством (т.е. “материнская группа”), например, семейный союз, во время переходов особей на небольших расстояниях друг от друга составляет группу, которая почти всегда включает в себя несколько подгрупп (Зайцев, 1995, 1996). Если какие-либо подгруппы уходят от союза и перемещаются более или менее независимо, то они рассматриваются нами как отдельные группы.

В марте—мае, ко времени опороса свиной их прошлогодние сеголетки временно отделяются от матерей (Maynhardt, 1981; Царев, 1991, 2000; Зайцев, 1995, 1996, 2000). Затем годовалые особи вновь воссоединяются с матерями, но некоторые из них, в первую очередь самцы, начинают вести себя более самостоятельно. Летом второго года жизни все подрастающие самцы изгоняются свиньями. Часть самок этого возраста также обособляется от материнской группы. Однако эти особи поддерживают регулярные или эпизодические контакты со своими материнскими группами, встречаются другие группы, приближаясь к ним на разные расстояния и формируя часть сопутствующих (малых) дочерних групп. В течение непродолжительного времени состав материнской группы может измениться из-за ухода из нее или подхода к ней разных групп. В результате население кабана какого-либо района обитания содержит в разное время разное число групп, которые можно наблюдать на разных расстояниях друг от друга (Зайцев, 1996, 2000).

Члены материнских групп представляют собой потомков одной самки — α -особи (Зайцев, 1995), т.е. родственников (Maynhardt, 1981; Царев, 2000; Kaminski et al., 2005; Poteaux et al., 2009). В их состав обычно не допускаются сторонние особи (группы “закрытого типа”; Collias, 1944). Но присоединение “новых” самок все же происходит. Причем часть таких самок выявила признаки генетического родства с членами материнских групп (Poteaux et al., 2009). Согласно литературным данным (также: Graves, 1984; Царев, 1991, 2000; Зайцев, 1996), материнские группы занимают центральную позицию в социальной организации кабана. Эти результаты можно использовать для разработки методики, так как слежение за материнскими группами позволяет получить более полную информацию о структуре объединений кабана.

Для описания перемещений кабанов от одного пункта к другому в статье используются обычно употребляемые слова: переходы, передвижения, траектории движения и др. Слово “обходы” подразумевает отклонения отдельных особей, подгрупп или групп от траектории движения основной группы с возвращением их к основной группе в той же или иной точке. Каждый такой обход, выполняемый особью или подгруппой в течение суток (суточный ход или обход) или в течение иного промежутка времени, в т.ч. менее чем за сутки (фрагмент суточного хода), вместе с траекторией движения

основной группы охватывает определенный сектор общей площади участка (суммы обходов), выделяющегося по траекториям движения особей за общее время слежения. За длительный период времени такие переходы формируют сезонный, годовой и т.д. участки обитания.

Сбор данных. Ключевые участки, схема размещения которых приведена в статье Зайцева (2019), располагались в бассейнах рек Джигитовка (участок “Кабаний”), Серебрянка (“Зимовейный”, “Поднебесные”), Таежная (“Нечетовский”, “Перевальный”, “Водораздельный”), ключа Серебряный (“Третий ключ”).

Радиослежение за отдельными кабаном, проведенное в заповеднике (Заумислова, 2005), не позволяет определить присутствие одновременно многих особей и/или групп на каком-либо участке и согласованность их переходов. Массовое радиомечение для этих целей нереалистично, как и способ “семейного мечения” визуальными маркерами (Царев, 1991, 2000). Изучая кабанов, мы избегали беспокоить зверей и поэтому нередко заканчивали слежение до встречи с ними. Нечасто встречал меченых зверей и Царев (2000).

Слежение за копытными и хищниками на ключевых участках заповедника, основу которого составляют тропления, визуальные наблюдения за кабаном с фото- и видеосъемкой, — основной способ сбора данных. Методика разрабатывалась с 1974 г., вначале для изучения кабарги (*Moschus moschiferus*) (Зайцев, Зайцева, 1980; Зайцев, 1991 и др.) и учетов многих видов, в т.ч. кабана, изюбря и сибирской косули (*Capreolus pygargus*).

Специальные исследования ассоциаций кабана начались на участке “Зимовейный” с 1977 г. и продолжались круглогодично до 1982 г. (184 полевых дня с осени до весны), в 2004–2008 гг., преимущественно, в зимние периоды (154 дней), маршрутное обследование до 2015 г., на “Нечетовском” в зимние периоды с 2011 г. до 2015 г. (157 дней), на “Благотатном” с 2004 г. по 2015 г. (146 дней). Используются данные и с других участков, посещаемых реже: “Третий ключ” (1974–1978 гг.; 63 полевых дня), “Водораздельная” (1978–2006 гг.), “Поднебесные” (1977–1980 гг.; 17 дней), “ключ Солонцовый” (1975–1980 гг.; 36 дней), “Ивановский” (1975–1978 гг.; 11 дней), “Кабаний” (1976–1979 гг., 22 дня). Общее время, в течение которого вели наблюдения в местообитаниях кабана, превышает 900 дней.

В начале исследования на участках проводилось рекогносцировочное обследование, выделялись места с разной посещаемостью зверями. Почти одновременно начинались тропления и другие работы. В итоге формировалась сеть пересекающихся друг с другом маршрутов, расположенных в 0.2–0.6 км друг от друга вдоль линий рельефа: гребней

и оснований водоразделов, ключей, лошин, по тропам. Данная сеть вместе с трассами троплений охватывала основные обследуемые участки, площади которых каждый год различались в связи с распределением и переходами кабанов и других зверей, но составляли не менее 10–15 км². Погибших животных учитывали на площадях до 24–30 км² (Зайцев, 2017). Учеты следов копытных и хищных зверей вели с охватом площадей до ≈ 150 км² на “Зимовейном” и “Нечетовском” участках, в основном по долинам и вдоль гребней и 29 км² на “Благодатном” (Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013). Следили за каждым посещением тиграми ключевых участков, тропили их при встрече следов на маршрутах.

На ключевых участках выделено несколько (2–4) основных маршрутов, с которых можно было следить за переходами зверей со склонов в долины, через гребни водоразделов, ключи и вдоль них. На “Зимовейном” основные маршруты протяженностью 3.5 и 6 км пролегают по кедровнику вдоль основания двух водоразделов и через русла двух ключей. Маршруты длиной 2.5 и 2 км по гребням двух водоразделов расширяли до 4–5 км во время учета следов зверей на больших площадях (Зайцев и др., 2013). В 1977 г. основные маршруты пикетированы номерами яркой краской через каждые 20 м. В ячейках сети, размером от 0.04 до 0.4 км², выделялись ориентиры (особенности рельефа, упавшие деревья, заросли подроста пихты и др.), которые заносились на план, составленный на основе аэрофотоснимка. Эти маршруты и основные ориентиры мы использовали и с 2003–2004 г., когда съемку своего пути, траекторию движения зверя вели по GPS и GPS-Glonas-регистраторам и использовали космоснимки. Системы маршрутов создавали на всех ключевых участках. На “Нечетовском” участке три основных маршрута длиной 1.2, 2.5 и 3 км пролегают у основания водоразделов, вдоль ключа и три других маршрута длиной 4, 1.5 и 2 км – по водоразделам.

Один-два основных маршрута, дополнительные маршруты и трассы тропления других зверей (кабарги, изюбря, тигра и др.) использовались для ежедневного учета зверей и свежих следов. Для того чтобы исключить случаи повторного учета, все встреченные следы зачеркивали мерной палкой. С маршрутов по своим следам подходили к местам, где закончили предыдущее тропление, и начинали новое. Закончив слежение, выходили на основной маршрут и возвращались на базу. В кедровнике и дубняке, которые занимали обширные площади склонов и днищ долин, группы кабанов, собирая пищу, обычно рассредоточивались на расстояния до нескольких десятков метров. По “разошедшимся” трекам мы определяли, сколько особей входило в состав группы. На рабочих схемах (зарисовках) отмечали также направление следа. Это позволяло определять присутствие кабанов в секторах сети

и в периоды, когда мы тропили какую-либо группу или особь не каждый день. В сети маршрутов определяли показатели плотности населения кабана, изюбря и косули, обходя разные ее части раз-два за зиму или суммируя данные визуальных встреч и тропления (Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013).

Общие периоды работы на “Зимовейном”, “Благодатном”, “Третьем ключе” длились до 2–3.5 месяцев. На “Нечетовском” с 2012 г. за зверями следили 5–8 дней, делали перерыв на два дня и продолжали наблюдение. Слежение за последовательными перемещениями конкретных семей и союзов проведено в периоды от 6 до 23 суток (табл. 1). Далее особенности размещения кабанов в местообитаниях и часть их переходов определяли на маршрутах и фрагментарными троплениями. С маршрутов контролировали группы, находящиеся в местах стоянок. В течение сезона наблюдали обычно за одной-двумя материнскими группами.

После перерывов в троплении на сутки и дольше, встречая какую-либо группу, проводили ее идентификацию с группами, наблюдаемыми нами в предыдущий период, по числу и составу особей (материнских групп по числу свиной и сеголетков), по особым признакам особей: экстерьеру, оттенку волосяного покрова, следам заболевания или травмам. Если признаков идентичности не замечали, то данные следующего периода слежения принимали в качестве паттерна (эпизода), не имеющего прямой связи с предыдущим. Наличие у некоторых особей отличительных признаков и идентичный состав групп позволили осуществлять слежение за кабаном с перерывами в несколько дней. Такие данные получены на “Зимовейном” в декабре–январе 2005–2006 г. и 2007–2008 гг., на “Нечетовском” в феврале–марте 2012 г. и особенно на “Благодатном” (с декабря по март 2012–2013 гг.), где одна из свиной союза имела сероватую окраску и нагноение глаза, другая – темную окраску и коренастое тело, большие размеры. Три другие самки, обитающие по соседству с ними, также хорошо различались по внешнему виду. Поиск зверей после перерывов в изучении облегчало то, что в течение многих лет кабаны регулярно посещали некоторые места на участке обитания – стоянки *A*, *B*, *C*, *CSWS* и др. (рис. 1, 2; Зайцев, 2000, 2012; Зайцев и др., 2013). Многие места на своих участках обитания кабаны посещали с перерывами в несколько суток (в ноябре–декабре 1978 г. через 5–7 дней; Зайцев, 2000), что облегчало тропление, так как свежие следы копыт хорошо выделялись на уплотненном снегу.

Приоритет отдавали слежению за материнской группой. При троплении отмечали, какие особи отходили от группы или подходили к ней, следовали в окрестностях. Определяя новое место расположения группы, переходили на след сопровождающей группы или при слежении вдвоем один из

Таблица 1. Площади переходов материнских (*Smg*) групп, сопутствующих им или примыкающих (показаны знаком “+”) к ним взрослых самцов (*SM*) (+), сопутствующих малых групп (*Sagi*) и общая площадь объединения (ΣS), по данным тропления на стационарных участках

Место, стационар	Общий период, месяц, год	Материнская группа, примкнувшие особи старше года (>1)	Т, сут	<i>Smg</i> , км ²	<i>SM</i> , км ²	Сопутствующие особи: группы – gr, особи поодиночке – in, <i>M</i> – секач	<i>Sagi</i> , км ²	ΣS , км ²
1	2	3	4	5	6	7	8	9
“Зимовейный”	12.1978	[3F, 6 juv]	12	4.3	9.4	4 gr [8 (1–3)]; 1M	6	10.2
	12.1979	[4F, 10 juv; 2 (1–2)]	16	4	7	4 gr [10 (1–3)]; 1M	≈ 5	8.5
	02–03.2004	[3F, 5 juv]	8	0.9	-	1 gr [4 (1.5–3)]; 1M	1.5	1.8
	02–03.2004	[2F, 4 juv]	13	2.1	?	1 gr [3 (1–2)]	≈ 3.0	≈ 3.6
	12.2005–01.2006	[3F, 5 juv, 2 (≥ 1.5)]	14	2.5	3,5	1gr [2 (>2)]; 1M	?	?
	0.2–03.2006	[3F, 5 juv, 2 ($\geq 1-2$)]	11	2.2	2.9	2 gr [5 (1.5– ≥ 2)]; [1 in (2–3)]; 1M	3.5	4.4
	12.2007–01.2008	[3F, 4 juv, 2 (1–2)]	15	1.5	2.6	2 gr [5 (1–3)]; [2 in (1–2)]; 1M	2.8	3.5
“Перевальная”	03.2005	[2F, 4 juv; 3 (1–2)]	6	1.5	–	2 gr [4 (1.5– >2)]	1.7	2.2
“Нечетовский”	02–03.2012*	[3F, 4 juv; 4 (1–2)]	23	2.0	3.6	2 gr [4 (1.5– >2)] 1M	3.9	4.1
		[1F, 4 juv]	7	1.1	1.4			1.5
	12.2014–01.2015	[2F, 3 juv], [2 (≥ 1)]	13	2.9	3.5	1 gr [2 (<2)]; 1M	?	≈ 4.5
	12.2012–01.2013	[3F, 6 juv]	8	≈ 3.5	≈ 5.3	3 gr [6 (1–3)]; 1M	5.7	≈ 7.0
“Благотатное”	02–03.2013**, стойбище	[2F, 5 juv, 4 (1–2), 2 (2–3)] + [2F, 3 juv] + [1F, m juv]	18	0.15	0.03	11–13 (<3); секач отдельно	≈ 0.16	0.15
	03–04.2006**	4F, 4 juv, 1M (в группе при выходе со стойбища)	14	1.1	1.2	0	–	1.3
	12.2012–02.2013	[3F, 5 juv] + 1M	4 + 15	2.8	≈ 3.3	0	3.8	≈ 3.8

Примечания. Т, сут – общее число суток подробного слежения. В столбцах 3 и 7 основной состав материнских групп приведен в квадратных скобках; *M*, *F*, juv – взрослые самцы, самки старше года и сеголетки, соответственно, цифры перед этими обозначениями – число особей; в столбце 7 перед gr – наибольшее число малых групп, встреченных в окрестностях материнских групп, в квадратных скобках – общее число особей во всех малых группах, перед in – число обычно встречаемых поодиночке особей; (1–2) – особи второго года жизни, (2–3) – особи 2–3 лет, (1–3) – особи в возрасте от года до трех лет, (1–3) – от года до трех лет, (<2), (>2), (<3) и др. – менее двух лет, менее трех лет; в столбце 3 обычное присутствие в группе секача показано знаком “+”.

* Две материнские группы (их состав показан в квадратных скобках) семейного союза, временно разделившиеся, с одним примыкающим то к одной, то к другой группе самцом (столбец 7), март 2012 г.

** Во время концентрации кабанов на стойбищах в снежную зиму 2013 г. и при выходе со стойбища в 2006 г.; концентрация нескольких материнских групп на стойбище.

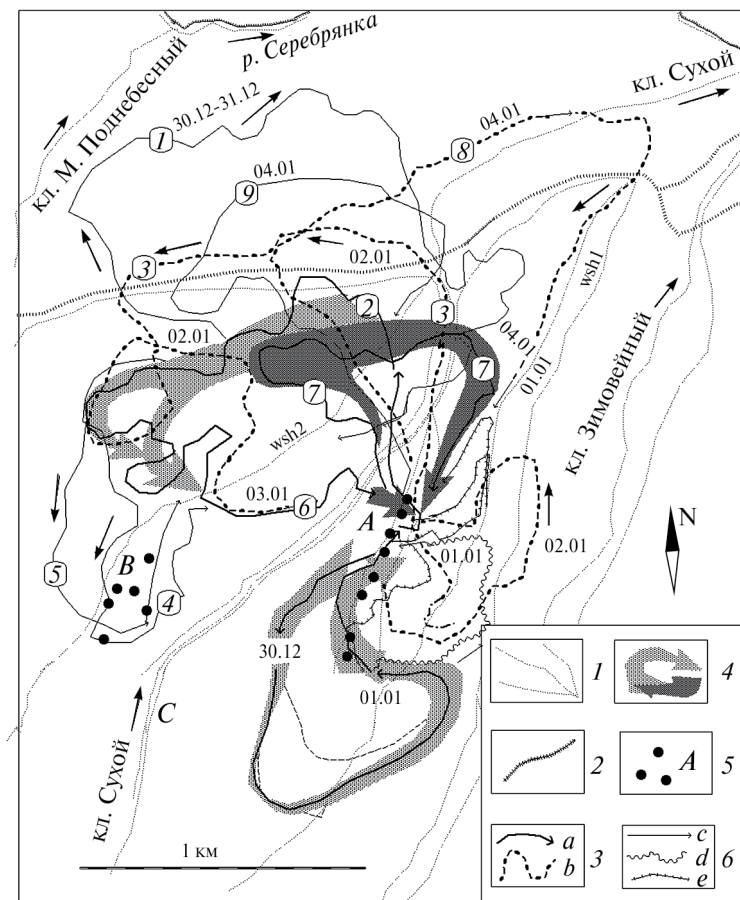


Рис. 1. Схема перемещений семейного союза и других групп, секача на ключевом участке “Зимовейный” с 28.12.2007 г. по 08.01.2008 г.; 1 – основные линии рельефа, *wsh1* и *wsh2* – гребни водоразделов; 2 – основные маршруты тигра вдоль оснований водоразделов по нашей тропе и у реки; 3 – пути переходов особи, которую тропили и которая находилась в составе материнской группы (*a*), а также примыкающего к материнской группе секача (*b*); 4 – направления последовательных переходов семейного союза, расширения стрелок показывают рассредоточение кабанов при сборе пищи; 5 – групповые лежки кабанов на стоянках А–С; 6 – переходы примыкающих к союзу групп особей второго и третьего лет жизни (*c*), взрослых самок без сеголетков (*d*), кабанов поодиночке (*e*); 30.12, 01.01 и др. жирным курсивом показаны даты перемещений семейного союза и некоторых других особей; цифры в овалах – пояснения в тексте.

участников шел по следу другой группы, особи. В данном сообщении на схемах использованы результаты слежения за кабаном по следам давностью не более суток.

Из вариантов методики тропления (Зайцев, 2000) использован способ регистрации по GPS и GPS-Glonas приборам (2003–2004 гг.) траектории движения без детальной ее съемки компасом или буссолью. Это позволяло одновременно (при работе вдвоем) или последовательно в течение светового дня следить за несколькими группами кабанов. Измерения расстояний также производились выверенными шагами, реже землемерным (метровым) циркулем, при визуальном слежении – телеобъективами. Тропление групп вели или вдоль заметного следа (например, наиболее крупной

особи; отмечено жирными линиями на рис. 1 и 2), или вдоль общего направления движения группы в случае, если следы особей приблизительно одного размера на некоторых фрагментах пути многократно пересекались друг с другом. Совмещение и пересечение следов нескольких особей были нередки на стойбищах – на местах, где кабанов сосредотачиваются в снежные зимы, на периодически посещаемых ими стоянках (рис. 1, 2), на участках с перекопанными кабаном снегом и землей, что более характерно при питании желудем и подземными частями растений, беспозвоночными.

Длины суточных переходов определены по ходу движения кабанов между встречами обустроенных лежек, обычно ночных, где кабанов долго лежали (установлено по стаиванию снега, корке льда,

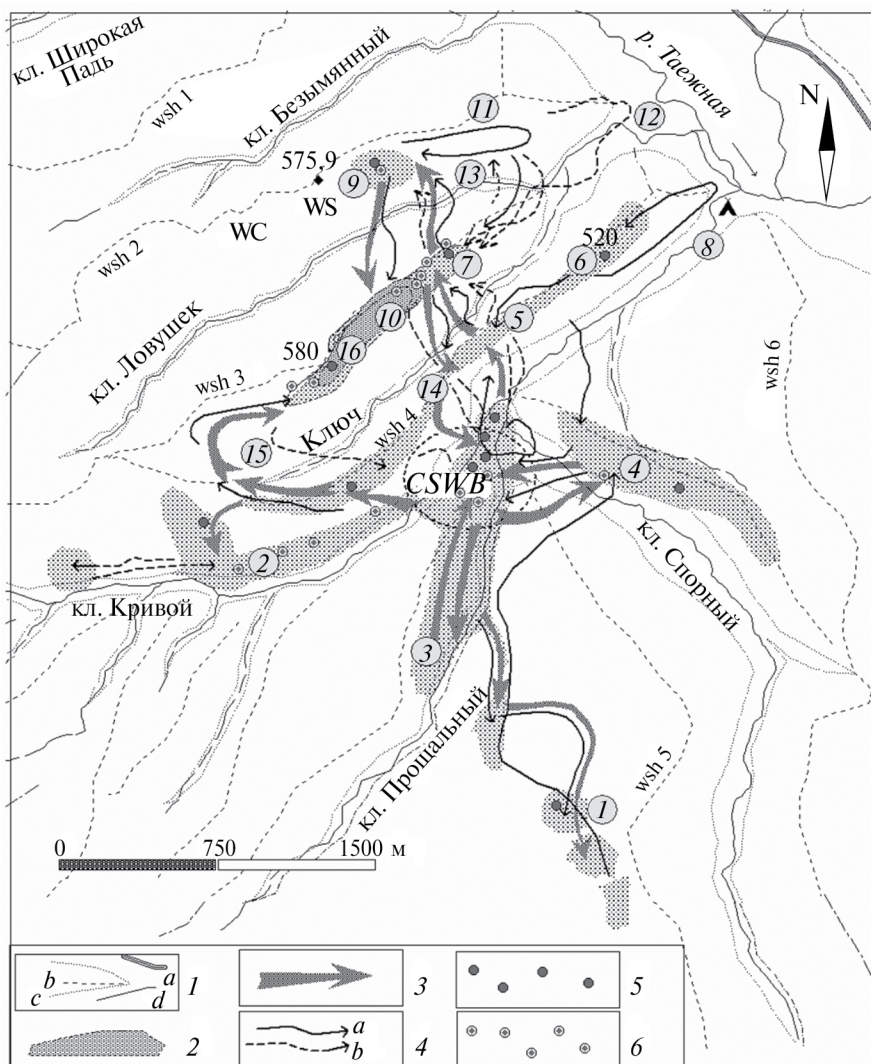


Рис. 2. Особенности использования кабаном «Нечетовского» участка зимой 2011–2012 гг., основные направления переходов материнских групп, секача и других групп в январе–феврале 2012 г. при обычных условиях залегания снежного покрова (до 17–28 см в середине февраля) и урожае ореха кедровой сосны 4 балла; 1 – автодорога (a) вдоль границы заповедника, гребни (b), подножия водоразделов (c), ключи (d); 2 – основные площади сбора пищи кабаном в кедровнике с дубом; 3 – перемещения семейного союза, семей; 4 – перемещения секача (a), малых групп и одиночек (b); 5 – многообразные лежки; 6 – метки секача мочой, в т.ч. оставленные ранее; CSWB, WB – стоянки и места зимовок кабанов; цифры в кружках – последовательные позиции и переходы материнских и других групп, секача; объяснения в тексте; wsh 1, wsh 6 и др. – условные номера водоразделов; 575.9 и др. – абсолютные высоты гор.

следам блуждания особей рядом с лежкой). Если тропление прекращали за 200–300 м до предполагаемой встречи с группой, то длину хода определяли после того, как на следующий день обнаруживали места остановок кабанов.

Способы определения половозрастных групп тигра по следам во многом известны (Абрамов, 1961; Матюшкин, Юдаков, 1974; Вахреев и др., 1983; Юдаков, Николаев, 1987; Керли и др., 2005; Юдин, Юдина, 2009). За эталоны принадлежности кабанов к половозрастным группам взяты

отпечатки следа копыт после встреч особей. С учетом изменчивости отпечатков можно выделить следующие группы: взрослые самки (≥ 2 лет) с размером отпечатков передних пальцев копыт 10.5–12.5 см; особи обоего пола второго года жизни (1–2 года) – 7.8–9.8 см; сеголетки (0–1 год) зимой – 5.5–6.5 см; взрослые самцы (≥ 3 лет) – до 13.5 см; особо крупные звери – отпечатки копыт размером до 16–17 см. Пол кабанов второго года жизни определить по следам затруднительно, как и отличить самок без сеголетков от самцов возраста

около (2–3 года). Самцы этого возраста в ряде случаев гораздо чаще оставляли задиры коры деревьев, в период гона – скребки субстрата, мочевые точки, обламывали подрост и кустарник; свиньи оставляли метки трением промежностью о субстрат (Eisenberg, Lockhart, 1972; Maynhardt, 1981; Царев, 2000; Зайцев, 2000; и др.).

Количество и соотношение разных групп определено двумя способами. Первый способ (а) предусматривал учет сопутствующих групп и одиночек, примыкающих к материнским группам, визуальное и при троплении свежих следов в периоды регулярного слежения. Второй вариант (б) основан на учете пересечений свежих (давностью до суток) следов, визуальных встреч кабанов на маршрутах и при троплении других зверей (кабарги и др.).

Общая длина маршрутов учета, включая ЗМУ по программе заповедника, превысила 5000 км, из них 1420 км – на ключевых участках, при этом учтено > 1650 свежих следов кабана. В течение всех сезонов наблюдали за 97 семьями и союзами кабанов. Большинство троплений представляют собой фрагменты суточных перемещений кабанов разной протяженности. Использованы данные о длине 33 суточных переходов. Число малых групп и особей, курсирующих в окрестностях материнских групп, установлено в 20 эпизодах. В 16 эпизодах определены паттерны переходов кабанов за периоды изучения. Проведено 114 троплений тигров, причем минимальное тропление имело протяженность ≈ 0.2 км, максимальное – 26 км. Схемы переходов тигров в окрестностях “Зимовейного” с 1975 г. приведены в статье Зайцева и др. (2013). Автор на ключевых участках наблюдал по следам 19 охот с нападением тигра на кабанов, из которых шесть закончились удачно для хищника. Еще три кабана-жертвы тигра были встречены на маршрутах учета вдоль рек. Кроме того, использованы сведения, предоставленные респондентами и участниками исследований, о 13 успешных охотах тигра на кабана.

Обработка данных. На всех этапах исследований использовали топографические карты, аэро- (в 1977–1983 гг.) или космические снимки, на которые в программах NextQgis и MapInfo 7.2. нанесены координаты встреч и троплений кабанов. Инструментами MapInfo определены: а) расстояния между группами и другие параметры распределения зверей; б) размеры секторов обходов за сутки или другой промежуток времени по сглаженным траекториям движения; размеры стойбищ по методу минимального выпуклого многоугольника (Haune, 1949), при обходе стойбища с GPS-Glonas. Размеры участка кабанов за общее время слежения (или площадь суммы обходов) определены по крайним траекториям движения группы и входящих в нее особей.

Данные встреч ассоциаций объединены в таблицы за периоды, соответствующие биологическому циклу кабана: а) предгон (октябрь); б) гон и в целом период повышенной активности (ноябрь–декабрь вплоть до 10–15 января); в) зимовка (январь–первая половина марта); г) период опороса (с марта по май), когда в основном появляется новое поколение поросят; д) летний период (с конца мая по сентябрь и октябрь). Урожаи кедровых орехов (*Pinus koraiensis*), желудей монгольского дуба (*Quercus mongolica*) определены по шкале Капера–Формозова (Формозов, 1934).

Статистические методы. Использованы инструменты программ Statistica 8, Statgraphics Plus. Критерий Wilcoxon Pairs Test (W-test) применялся для сравнения зависимых выборок (для одних и тех же особей в разное время) после тестов на нормальность распределений. Другие обозначения в тексте: r_s – коэффициент корреляции Спирмена, χ^2 – хи-квадрат, CV% – коэффициент вариации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В горных кедровниках, лесах речных долин и приморских дубняках на протяжении всего года сосредоточена основная часть населения кабана. После выпадения снега глубиной ≥ 35–60 см в ноябре–декабре кабаны прекращали переходить через высокие водоразделы (от 800 до < 1000 м над ур. м.; хребет Дальний-Поднебесный и др.). При неурожаях ореха кедровой сосны (0–1 балл, зима 2005 г.), в многоснежье (2004, 2013 гг.) все кабаны после снегопадов уходили от хребта Сихотэ-Алинь. На ключевых участках “Водораздельный”, “Перевальный” вдоль р. Таежная, примыкающих к хребту, в эти зимы кабаны отсутствовали, и места встреч их следов, в том числе семей и семейных союзов, вдоль реки отмечены не ближе 5 и 10 км. С началом таяния снега в первых числах апреля кабаны вновь появлялись в верховьях рек, у высоких хребтов.

В местах, постоянно заселенных кабаном, участки обитания материнских групп обычно располагались на горных склонах в продуктивных кедровниках и дубняках. При обитании в кедровниках такие группы крайне редко спускались в полном составе со склонов к рекам. Они, как правило, занимали центральную пространственную позицию (13 из 16 паттернов (эпизодов) наблюдений) по отношению к обходам взрослых (3–4 года и старше) секачей и других особей.

Пространственная организация группировок и перемещение кабанов с начала зимы до весны. Паттерн перемещений семейного союза и сопровождающих его особей в период гона представлен данными декабря и начала января 2007–2008 гг. (рис. 1).

Семейный союз из 3 самок (≥ 2 лет), 4 кабанят и 2 особей (1–2 года) при урожае кедровых орехов

3 балла с 25.12.2007 до 05.01.2008 гг., то рассредоточиваясь (на расстояние между крайними особями до 0.2–0.25 км; широкие стрелки на рис. 1), то объединяясь, за сутки проходил 0.6–3.7 км ($\bar{L}_{dfg} = 1.9$ км, $SD = 1.29$, $n = 5$). Частично пересекающиеся секторы суточных обходов площадью от 0.4 до 0.8 км², охватывающие склоны двух водоразделов, замыкались у регулярной стоянки кабанов *A* в общем ядре активности участка. Здесь, на южном склоне у лошины, в прогреваемом солнцем кедровнике с дубом кабаны устраивали лежки, оставляли многочисленные мочевые и другие метки.

Находясь у стоянки *A* (31.12.2007–02.01.2008 гг. и др.) в течение суток и дольше, кабаны рассредоточились по склонам и удалялись один от другого на расстояние до 0.4 км (01.01.2008 г.). В это время секач выходил в долину ключа, не удаляясь от *A* более чем на 0.5 км. В другие дни, обычно в темное время суток, он присутствовал у *A*, под утро и днем проходил от 1.9 до 6.3 км (суточный ход, $\bar{L}_{dm} = 3.6$ км, $SD = 2.24$, $n = 5$), патрулируя окрестности в секторах 0.4 и 1.2–1.4 км². Различие длин $\bar{L}_{dm}$ с суточным ходом $\bar{L}_{dfg}$ самок существенно: W -test – $z = 2.02$, $p < 0.043$. На многих отрезках обходов этого секача, как и в других случаях, встречалось множество брызг мочи. В окрестности регулярно курсировали также две малые группы и две отделившиеся особи (табл. 1), которые подходили к *A* и к материнской группе. Они проходили от 0.8 до 8.8 км ($\bar{L}_{dg} = 3.2$, $SD = 2.88$, $n = 6$) за сутки, охватывая площади 0.6, 0.8, 1.3 км². Секач и малые группы обычно двигались в направлении движения союза и синхронно с ним, обходя более обширные площади по внешним траекториям по отношению к переходам самок, но не всегда. Так, 30.12 и 31.12.2007 г. две особи (2–3 года) прошли ≈7 км склонами и долиной (*I*; здесь и далее цифры в овалах на рис. 1).

При тревоге кабаны расширяли свои обходы. 02.01.2008 г. мы визуальнo наблюдали, как секач с громкими сигналами тревоги (“чух”, “чух”) выскочил с южного склона водораздела *wsh1* (рис. 1) по направлению к группе у стоянки *A*. Причина тревоги осталась неясной (автор находился у гребня лошины). Кабаны вслед за крупной свиньей перескочили галопом ключ Сухой в 20–40 м от автора на водораздел *wsh2* (2). Секач широкой рысью вышел вдоль их следов и далее по ключу в долину реки, прошел по ней в направлении движения самок и повернул на склон (3) (рис. 1), пройдя 2.5 км. Прекратив бег, семейный союз начал кормиться кедровыми орехами. От него отделились группа особей возраста (1–2 года) (4) и два кабана (2–3 года) (5), которые через 0.6–0.7 км вышли к стоянке *B*. 03.01.2008 г. в 11 ч 24 мин визуальнo наблюдали всех кабанов, которые возвращались друг за другом через водораздел *wsh2* к стоянке *A* (6). Кабанов возглавляла крупная самка, секач

шел предпоследним. Ночью 03.01–04.01.2008 г. материнская группа прошла 2.8 км по нижней части двух водоразделов и вернулась к *A* (7), секач по долине обошел площадь 1.4 км² (8). В лес долины зашла и группа особей (2–3 лет и 1–2 года) (9).

По данным, полученным в разные годы, в период гона соотношение длин суточных ходов свиней ($\bar{L}_{dfg} = 2.0$, $SD = 0.97$, $n = 9$) и примыкающих к ним секачей ($\bar{L}_{dm} = 2.9$, $SD = 1.73$, $n = 10$) – $r_s = 0.783$, $p < 0.05$ – дополнительно свидетельствует о скоординированных перемещениях этих кабанов, в отличие от переходов секачей и малых групп ($\bar{L}_{dg} = 3.1$, $SD = 2.95$, $n = 14$): $r_s = 0.248$, свиней и малых групп: $r_s = 0.633$, $p > 0.05$. Площади обходов сопутствующих групп и секачей, примыкающих к материнским группам (табл. 1), превышали участки последних за тот же период в 1.1–2.2 раза ($\bar{P}_{f-m} = 1.52$, $CV = 24.14\%$, $n = 10$). Площади, которые были использованы объединениями кабанов и которые включали пересекающиеся друг с другом площади обходов разных групп и особей (материнских и малых групп, одиночек), превышали участки материнских групп в 1.2–2.4 раза ($\bar{P}_{f-g} = 1.88$, $CV = 23.07\%$, $n = 9$). В декабре 1978 г. площадь суммы обходов очень крупного секача за 12 дней была особенно большой за счет переходов от 4.5 до 7.5 и ≈9 км (11–14.12.1978 г.). Согласно результатам тропления, самец уходил на 1.5–2 км к местам обитания других самок на соседних водоразделах, но в другие сутки патрулировал ближние окрестности синхронно с движением “своей” группы. Дважды в декабре стоянки *A* и *B*, где находились свиньи во время отсутствия этого секача, посещали самцы (≥ 2 лет). Всего с 11.12 по 25.12.1978 г. отмечено не менее пяти посещений ключевого участка “Зимовейный”, в т.ч. стоянок *A* и *B* (рис. 1), кабанам, пришедшими из других мест. Появление “пришельцев” было нередким и в другие годы, как нередко были и проходы секачей и других кабанов в лесу у реки. В некоторых местах в лесу вдоль русла эти кабаны натаптывали тропы.

Присутствие пришлых из других мест особей, часть из которых подходила к стоянкам *A* и/или *B* во время присутствия здесь материнской группы, но далее не объединялась с ней, отмечали и в середине–конце зимы. Некоторые группы пришлых кабанов задерживались на контролируемой площади, привлеченные, в частности, ценным эпизодическим ресурсом пищи. Например, на “Зимовейном” в марте и начале апреля 2004 г. труп изюбря, павшего в феврале того же года, посещали секач и молодая свинья, которая несколько (не менее 3–4) раз в марте отделялась от материнской группы, находящейся на склоне горы, и подходила к останкам изюбря. Здесь обосновалась и группа из четырех кабанов (1–2 года); после того как 07.03.2004 г. их вспугнул участник исследования, эти кабаны ушли на расстояние 7.3 км (по прямой ≈3.5 км) через

ключ Малый Поднебесный (рис. 1) за два водораздела к месту обитания другой материнской группы. До конца марта мы не встречали следов подхода групп особей второго года жизни со стороны этого ключа на контролируемый участок.

В отличие от “Зимовейного”, где кедровники с дубом занимают обширные площади южных склонов, на “Нечетовском” участке подобный лес распространен в верхней части южных склонов ($\approx 25\%$ площади ключевого участка). Такое ленточное распределение основных мест сбора пищи предопределило своеобразное использование этого участка кабанами (рис. 2). Все годы изучения (2003–2015 гг.) кабаны регулярно посещали кедровник долины у устьев двух ключей – стоянку *CSWB* на рис. 2. У этой стоянки материнские группы нередко разделялись, а самцы обходили окрестности. В январе 2012 г., например, одна самка с сеголетками больше недели придерживались широкого склона *wsh 5* (1; здесь и далее цифры в кружках), группы особей (1–2 года и 2–3 года) и сеголетков проходили вверх вдоль ключей (2, 3), еще две группы сеголетков, примкнувших к небольшим группам других особей, посещали водоразделы *wsh 4* и *wsh 6* (4).

Материнские группы нередко начинали движение через некоторое время после начала движения малых групп. Так, в ночь с 31.01 на 01.02.2012 г. после перехода группы особей возраста 1–2 года материнская группа и еще две малые группы перешли от стоянки *CSWB* на водораздел *wsh 4* (5 и 6; рис. 2). 02.02–03.02 вначале группа из двух особей (1–2 года) и одной особи (2–3 лет) ушла на *wsh 3*, за ними по другому пути перешла материнская группа (7). Секач следовал отдельно вдоль гребня *wsh 4* (6, 8), затем на *wsh 3* прошел стороной от движущейся группы и вышел на ее след у ключа. День и часть ночи 04.02 кабаны, рассредоточившись, обитали в кедровнике с дубом у гребня и утром перешли к гребню *wsh 2* (9). Следующей ночью и утром они вернулись на *wsh 3* (10). Секач, группа из двух особей (1–2 года) и двух особей (2–3 года) за это время обошли ближнюю к реке часть водораздела *wsh 2* (11, 12, 13), перешли к гребню *wsh 3*, где объединились с основной группой (14). Кабаны вернулись к *CSWB*, но затем одна семья из состава союза и самец по другому пути (15) перешли на *wsh 3* (16). Подобные сопровождения самцами материнских групп происходили неоднократно.

В снежные, особенно голодные зимы после выпадения глубокого снега (> 35 – 50 см) кабаны ограничивали свои переходы вплоть до того, что всю остальную часть зимы оставались на компактных стойбищах. В зоне кедровников шесть стойбищ материнских групп и других особей встречены у водоразделов до высот 400–750 м над ур. м., где вследствие температурной инверсии на южных склонах произрастает кедровник с дубом. В дубняках

у побережья моря восемь из девяти стойбищ располагались на влажных участках, у подножий пологих склонов, вблизи лагунных озер. На некоторых стойбищах собиралось почти все население кабанов с больших окружающих площадей. Такая ситуация сложилась на Нечетовском участке при неурожае ореха и желудя после снегопада с ночи 23–24.01 до 26.01.2013 г., когда глубина снега превысила 40–70 см. В кедровник с дубом у *WC* (рис. 2) уже в снегопад перешли все кабаны семейного союза, за которым мы следили, еще 11–13 некрупных особей (1–3 лет) с соседних водоразделов и 26–28.01 две семьи с левобережья реки из-за границы заповедника. Следов тигра в этом месте не замечали все годы. Теплый воздух, выходящий сквозь россыпи камней в лесу, создавал благоприятные условия для рытья кабанами почвы. Ключевой участок примыкает к древнему вулкану Солонцовый. Взрослых (старше 3 лет) самцов, их следов на этом стойбище площадью 0.15 км² не встречали. Стойбище одного секача общей площадью 0.03 км² располагалось в 2–2.5 км вдоль террасы у ключа Спорный и на прилегающем южном склоне.

В другом варианте зимовки, в голодные, но обычные по состоянию снежного покрова зимы материнские группы распадалась на одиночек и малые группы. В 2012–2013 гг. (урожай желудя ≈ 0 бал.) к середине февраля на “Благодатном” две взрослые самки из прежнего состава семейного союза ходили поодиночке, пять сеголетков – одной группой.

Временное разъединение материнских групп происходило в период родов. На “Благодатном” в конце марта 2005 г. переходы двух самок в окрестностях места родов третьей самки достигали 5.1 и 6.6 км за сутки с охватом площади 1.0 и 1.2 км². Родившая самка использовала не больше 0.4 га и в первые 3–4 суток после родов почти не отходила от кабанят. Почти каждый день автор подходил к этому месту. Самка с сеголетками, заметив наблюдателя, затаивалась у стволов в негустом ольховом (р. *Alnus*) лесу у ручья, подпуская к себе на 15–17 м. Через 7–9 суток после родов (точная дата не установлена) она увела сеголетков вдоль ручья. Другие особи продолжали свои обходы, согласовывая их с новым местом положения самки с сеголетками.

Соотношение групп разного состава в местах обитания. Число групп и одиночек, сопровождающих материнские группы с установленным составом особей, в течение каждого периода изучения не оставалось постоянным. В окрестностях расположения какой-либо материнской группы присутствовало в среднем $Gf = 3.5$ (от 0 до 8; $CV = 65.2\%$, $n = 20$) сопровождающих ее малых групп. Это значение определено по наибольшему количеству встреч малых групп в какие-либо дни слежения с осени до весны. Малые группы включали

Таблица 2. Встречаемость (%) групп и одиночек кабанов разного пола в разные периоды на маршрутах в местах обитания кабана

Годы	Период, месяцы	Особь поодиночке			Группы особей разного возраста и состава				Группы с самками и сеголетками		Всего, <i>N</i>
		<i>M ad</i>	<i>F ad</i>	<i>? ad</i>	(1–2)	≥ (2–3) и др.					
						??	<i>MM</i>	<i>FF</i>	<i>M, FF, juv</i>	<i>FF, juv</i>	
1974–1983	10–12	25.4	4.4	11	12.1	15.4	3.3	3.3	9.1	16	181
	01–03	16.9	5.8	12.9	11	17.6	5.1	5.8	6.5	18.4	255
	0.4–09*	18.8	6.6	4.9	5.7	9.8	5.7	2.6	8.2	37.7	122
2004–2015	11–12	29.9	1.8	11.1	13.7	16.2	9.4	5.1	6.8	6.0	117
	0.1–0.2	30.3	4.9	8.2	11.5	15.6	5.7	4.9	6.6	12.3	122
	0.3–0.5	28.6	4.5	7.5	12.0	15.8	5.3	4.5	7.5	14.3	133

Примечания. *M ad*, *F ad*, *juv* – взрослые самцы, взрослые самки, сеголетки; *MM* – группы самцов возраста старше двух-трех лет; *FF* – группы взрослых самок; ?? – группы особей старше двух лет неопределенного пола; возрастные группы кабанов: второго года жизни – (1–2), третьего – (2–3).

* В основном по визуальным встречам кабанов.

от 2 до 4–6 кабанов, всего вблизи материнских групп находилось до 8–11 особей ($\bar{N}_{ki} = 4.9$, $n = 14$, $CV = 61.4\%$). Вместе с кабаном, который заходили на контролируемые участки, в 17 эпизодах общее число особей в окрестности расположения материнских групп составило от 2 до 15, $\bar{N}_{pi} = 6.3$, $CV = 59.9\%$, в трех эпизодах таких кабанов не замечено.

Кроме них, к семьям и семейным союзам нередко примыкали в разные сезоны года взрослые самцы (> 3 лет) (табл. 1, 2). В обычных условиях соотношение встреч материнских групп вместе с самцами и без них составило в 1975–1982 гг. 1:1.76 в период гона и 1:2.85 в январе–апреле, в 2004–2015 гг. 1: 0.88 и 1:1.91 соответственно. При отсутствии в материнской группе самцов, их хорошо устроенные лежки обычно встречали в окрестностях. От ноября–декабря к февралю–марту снижалось и число встреч взрослых самцов поодиночке (табл. 2), в период гона (ноябрь–декабрь) оставляющих множество следов у мест, где присутствовали самки. С января и позднее лишь часть самцов сопровождала самок с сеголетками. В немногих случаях в голодные зимы (в приморских дубняках в 2006 г. и др.) самцы придерживались стойбищ рядом с материнскими группами.

Встречи малых групп, одиночек, их свежих следов на маршрутах ключевых участков (табл. 2) происходили чаще, чем встречи материнских групп: в 2.9–3.0 раза в 1974–1983 гг. ($\chi^2 = 14.4$, $p < 0.001$) и в 3.5–6.8 раза в 2004–2015 гг. ($\chi^2 = 118.3$). При высокой численности кабана в 1975–1982 гг. большие различия в частотах встреч разных ассоциаций выявлены для бесснежного периода и ноября–декабря: $\chi^2 = 34.56$, $p < 0.001$, февраля–марта:

$\chi^2 = 38.72$. Меньше менялось распределение после гона в январе–феврале: $\chi^2 = 8.87$, $df = 8$, $p = 0.354$. С мая по сентябрь на горных склонах возрастала доля встреч материнских групп, но уменьшалась доля встреч одиночек и небольших групп, которых нередко наблюдали в лесу долины.

Нападения тигра на кабанов из состава материнских и других групп. В 1975–1982 гг. из 72 регистраций посещений тиграми участка “Зимовейный” всего 6 (8.3%) раз они заходили на горные склоны и в 23.6% случаев отклонялись от обычных своих маршрутов вдоль реки и по нашей тропе у склонов, заходили в лес долины и на склоны. В 2003–2008 гг. доля таких отклонений составила 28.9% из 97 посещений, и в 15.5% тигры заходили на горные склоны. Также и на “Нечетовском” участке (бассейн среднего течения р. Таежная) тигры обычно проходили по днищу долины реки, вдоль террас, на ее левобережье вне заповедника – по многим лесовозным дорогам. В 2003–2015 гг. мы заметили только три посещения тиграми гребня водораздела *wsh 4* (по рис. 2) и четыре перехода вдоль ключа Кривой. В 2013–2015 гг. заходов тигра не отмечено на протяжении более 28 км вдоль реки. Из пяти жертв тигра (4 кабана и изюбрь), найденных в зимние периоды 2004–2008 гг. в окрестностях кордона Нечет (3 км вдоль реки), только один самец кабана (1–2 года) был пойман тигром на водоразделе. В верхней части бассейна реки, где расположены участки “Перевальный” и “Водораздельный”, с 2004 по 2012 г. число переходов тигров вдоль реки (на маршруте 24 км) составляло от одного-двух раз за месяц до двух раз за всю зиму. От истоков реки на расстояние до 20–24 км вниз по ее течению тигры проходили вдоль русла по лесу

не больше 1–1.5 км, уходили на склоны и по боковым притокам. Здесь на “Перевальном” найдено два изюбря — жертвы двух тигриц с тигрятами (2004 и 2009 гг.) и кабан (2012 г.), пойманный тигром-самцом в кедровнике горного склона. Эти жертвы располагались не ближе 1.5 км от реки.

Нападение тигра на кабанов чаще отмечали на горных склонах. На “Зимовейном” в декабре 2004 г. и январе 2005 г. при обильном урожае желудя (5 баллов) в горных кедровниках с дубом большая часть изюбрей перешла из долины на склоны, где они кормились желудями. Тигр-самец, следуя по нашему маршруту протяженностью 3 км, восемь раз за 1.5 недели заходил вслед за изюбрями на склоны, где неудачно нападал: на свинью (> 2 лет), отошедшую от материнской группы на 200–250 м, на самца (≈2.5 года) и на одного кабана возраста > 2 лет. Затем хищник добыл изюбря у реки, и его заходы прекратились до февраля. Подобные серии посещений тиграми горных склонов из долины на отрезке маршрута 6 км вдоль оснований водоразделов отмечены и в другие зимы: с 20.11 до 5.12.1978 г. 4 захода; за две недели февраля до 07.03.1979 г. 7 посещений.

На “Зимовейном”, “Нечтовском”, “Перевальном”, “Благодатном” в 2004–2015 гг. из 19 случаев нападения тигра на кабанов 6 завершилось для хищника успешно, среди них — нападения на сеголетка из группы кабанят, на самца (> 2 лет), на самца (1–2 года), вместе с двумя такими особями шедшего со стороны материнской группы. Три самки (> 1 года), добытые тигром в нижней части склона и в лесу долины, входили в группы двух-трех особей без сеголетков. Неудачные для тигра нападения происходили чаще (8 из 13) также на кабанов,двигающихся поодиночке, особей из состава малых групп. Соотношение общего числа нападений на малые и материнские группы (14 к 5) отличается от равномерного распределения: $\chi^2 = 4.1$, $df = 1$, $p = 0.04$. Из 22 жертв, данные о которых собраны автором и респондентами, тигры добыли не менее 14 особей, не входящих в группы с сеголетками на момент охоты.

Тигры нападали на особей из состава малых групп как при случайной их встрече, так и после длительного перехода по следу. Основные варианты охоты при встрече тигром таких групп характеризуются следующими эпизодами. В марте 2012 г. (съёмка 23.03) тигр-самец поймал одну из трех свиней (≥ 2–3 лет). Эти свиньи брели в кедровнике нижней трети южного склона навстречу хищнику, шедшему от истоков ключа. За 150–180 м от кабанов тигр резко повернул вверх по склону, вероятно, заметив впереди признаки движения. Выйдя по дуге на боковой гребень водораздела, он коротким шагом спустился вдоль него, несколько раз корректируя направление, вероятно, в связи с перемещением свиней не далее 95–100 м от него,

уже точно обнаружив их. Через 75 м тигр прилег, затем прошел еще 9 м к снежному бугру и лег у него, подкарауливая кабанов. После лежки одной из свиней они прошли еще 35 м перпендикулярно подходу хищника. Тигр напал на них с расстояния 15 м. Передние свиньи убежали на подъем склона. Следы сопротивления наиболее крупной свиной-жертвы отсутствовали. Тигр, “проехав” с ней 3.5 м, сразу свалил ее. Место, где лежал труп, длина которого по линии спины достигала 2.06 м, протаяло до земли.

Нападение тигра на малые группы обычно происходило и при неожиданной встрече с ними, с коротким подкрадыванием. Данный вариант характеризует эпизод, произошедший в среднем бассейне р. Серебрянка, когда в темное время суток 12–13.01.2015 г. тигрица спустилась с крутого водораздела и легла в 130 м от его основания. Затем хищник прошел 440 м по просторному долинному кедровнику и остановился, явно заметив с ≈90 м (по прямой) группу кабанов (1–2 года) на террасе в пихтовом подросте. Почти сразу (отпечатки следа на месте остановки нечеткие) он резко повернул к комлю упавшей кедровой сосны на террасе, скрываясь за стволом и кроной. Кабаны ранее спустились в 250 м от этого места со склона. Через 47 м, отойдя от террасы, тигрица начала подходить к кабанам, с 23 м бросилась за ближним, их группа разбежалась в стороны. Через 70 м прыжков тигр прекратил преследование и ушел в прежнем направлении. При троплении найдено несколько жидких экскрементов тигрицы (свежая добыча — изюбрь). Недалеко от основания склона и по тропе у реки встречены переходы еще двух хищников разной давности.

Среди фактов об отвлечении хищника от материнских групп сопутствующими особями наиболее нагляден эпизод, произошедший на “Зимовейном”. Ночью 02–03.02.2008 г. крупная тигрица (отпечаток пятки 10 × 6.7 см), следуя по ключу, встретила следы союза кабанов (у А: рис. 1) и ушла следом за ними на склон к В. Пройдя 280 м, тигр встретил у следов союза двух кабанов, прыжками последовал за ними, но через 60 м прекратил преследование. Ранним утром 05–06.02.2008 г. тигр вернулся и шел вниз по водоразделу *wsh1*. На удалении ≈0.3 км от стоянки кабанов А он повернул вниз по склону и через 150 м напал с расстояния 80 м на двух кабанов (2–3 лет). Кабаны через стойбище А убежали за ключ на склон соседнего водораздела. Через 150 м хищник прекратил преследование. Далее тигр прошел 980 м к вершине вдоль следов семейного союза, ушедшего под утро от А. У гребня горы хищник находился в 250–300 м от союза кабанов, которые на северном склоне в кедровнике с лиственницей собирали орехи из упавших шишек. У следов союза тигрица встретила кабана-самца (≈2.5 лет), вышедшего с северного склона

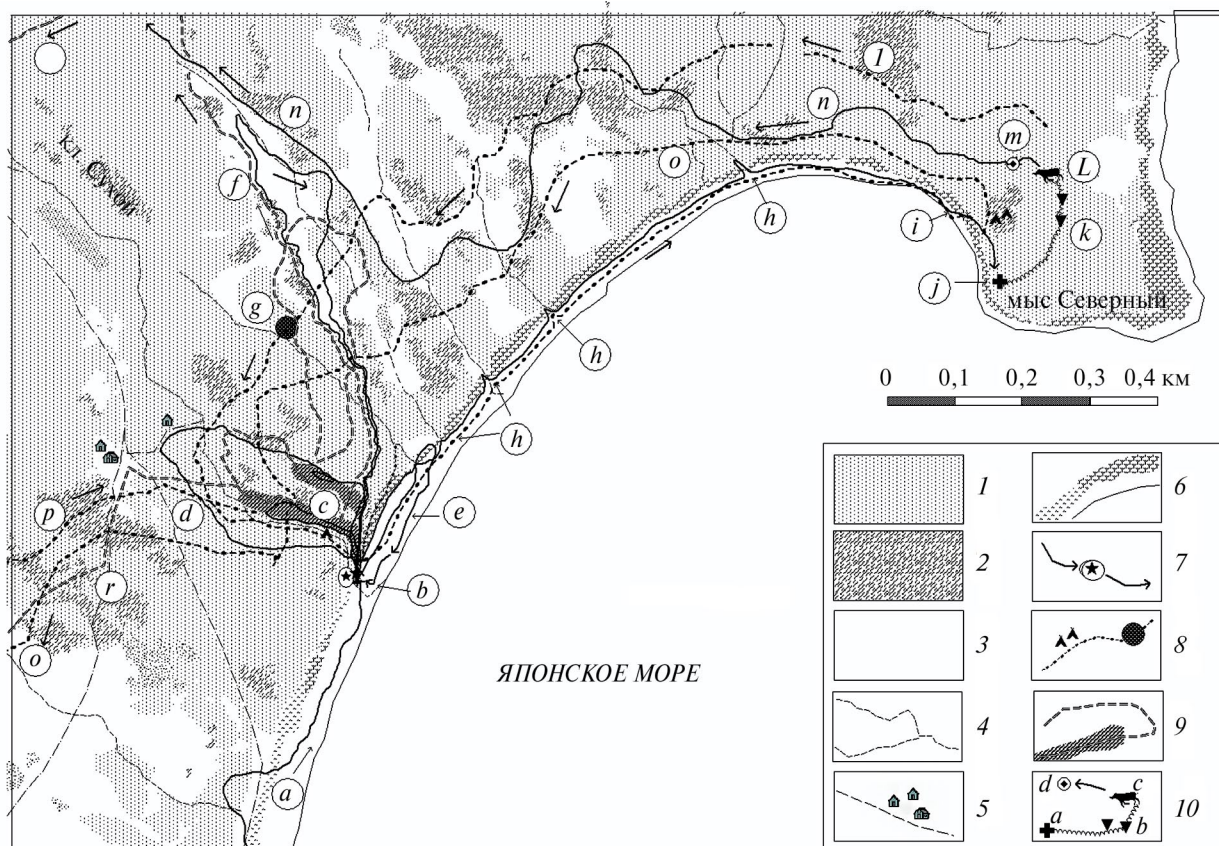


Рис. 3. Переходы кабанов во время охоты на них тигра самца с 5.03 по 7.03.2013 г. в прибрежных дубняках урочища Благодатное; 1 – дубняки и другие лиственные леса; 2 – дубняки с участком лиственного и лиственничники; 3 – поляны и заболоченные участки, песчаные, каменистые пляжи по берегу моря; 4 – ключи; 5 – основные дороги, тропы, кордон и строения; 6 – земляные и скальные береговые откосы; 7 – переходы тигра, метки мочой рыси и тигра на комле сухого дерева; 8 – переходы и многоразовые лежки сеголетков, место спугивания (g в кружке) их тремя свиньями при бегстве от тигра; 9 – переходы трех свиней и участок их дневок, лежек; 10 – место добычи (a) тигром сеголетка, трек перетаскивания добычи (b), положение жертвы (c) и лежка тигра (d); другие обозначения и объяснения в тексте.

от группы. Кабан с лежки убежал галопом вниз по склону на расстояние 240 м, затем рысью направился в лес долины. Тигр преследовал кабана, на много отстав от него, на протяжении 10.3 км. Пробежав долиной, кабан повернул обратно к ключу Сухой и вернулся на склон к группе.

Однако в неблагоприятных условиях зимовки, когда материнские группы распадались, наиболее доступной жертвой оказывались сеголетки. В эпизоде, произошедшем в темное время суток с 04.03 на 05.03.2013 г. на участке “Благодатное”, тигр-самец прекратил выслеживать группу из трех самок возраста больше двух-трех лет, перешел на след пяти сеголетков и добыл одного из них. До этого тигр пересек водораздел и вдоль берега моря последовал к мысу Северный (a на рис. 3). На песчаном пляже он, изменив траекторию движения, с расстояния 25 м подошел к сухому комлю дерева (b) и оставил мочевую метку. За 3–4 дня до этого

к комлю подходил самец рыси. Далее у устья ключа Сухой (c) тигр пересек свежие следы с лежками трех свиней, не входящих ранее в союз из сеголетков и двух самок, прошел вдоль обрыва (e), пытаясь подняться на него, но вернулся к ключу (c). Далее хищник направился вдоль ключа Сухой и вдоль следов свиней к кордону (d) и вернулся по террасе к ключу (к месту c). По следу трех свиней он прошел по полянам 830 м (f), но повернул (n) и по своему следу вернулся к ключу (c).

Свиньи обнаружили подход тигра, вероятно, еще с террасы у ключа и, убегая (f), спугнули у полян сеголетков (место g), которые ранее перешли от Северного мыса (путь l), собирали пищу среди проталин на полянах, а затем легли у края леса. Сеголетки убежали к кордону, затем к ключу Сухой (c) и далее рысью побежали по пляжу к мысу Северный (h). Тигр в 1–3 м от их следов направился за ними. Хищник каждый раз поворачивал

(пункты *h*) к проемам обрыва у выхода к морю ключей, к первым из которых подходили сеголетки. У пункта (*i*) с более пологим склоном они повернули в лес, но один из них, вероятно, оставшийся, пробежал к бесснежному склону. Тигр последовал за ним и через 40–50 м настиг (место *j*). Хищник перетащил добычу к лиственницам (*L*), во время остановок (*k*) “ощипывая” ее и поедая. Съев треть добычи сзади, тигр лег (*m*) под крупной лиственницей, затем (трек *n*) прошел по краю леса, встречая следы кабанов, вблизи ручья перешел на широкую рысь и ушел от моря. Четыре оставшихся сеголетка перебежали по лесу и полянам к ключу Сухой (*c*), далее (визуально в 7 ч 10 мин) мимо кордона (*o*) за болотце. На следующий день они вернулись (трек *p*) к ключу (*c*) и полянам, на которых днем отдыхали и собирали пищу, и на четвертые сутки посетили место, где мы их подкармливали (*y*). Три свиньи, убегая от тигра, повернули к своему обычному месту обитания (*q*), и уже вечером 5.03 их наблюдали на подкормке у кордона.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты свидетельствуют, что материнские группы занимают центральную позицию не только в социальной (“the nuclear social unit”; Graves, 1984), но, обычно, и в пространственной организации популяций кабана. Группы самок с сеголетками нередко находились в окружении нескольких малых групп (до 8) и особей (до 8–11, $\bar{N}_{ki} = 4.9$), курсирующих в окрестностях и имеющих с материнскими группами регулярные или эпизодические контакты на разных расстояниях. Число таких особей, в т.ч. взрослых самцов, в каждый период слежения менялось. Вместе с кабанями, которые заходили на учетную площадку ≥ 10 –15 км² из других мест, общее число особей в окрестностях материнских групп максимально достигало $\bar{N}_{pi} = 6.3$ (до 15).

Результаты измерения площадей, в пределах которых перемещались кабаны, характеризуют размеры участка, используемого кабанями за периоды слежения. Они не всегда полностью соответствуют размерам участков обитания за тот или иной период зимы, так как регулярное слежение было не столь продолжительным. Однако использование данных о соотношении площадей участков, по которым перемещались разные группы, позволяют определить существенные свойства организации популяции кабана. Площади, охваченные переходами секачей и сопутствующих групп за периоды изучения, обычно превышали участки материнских групп в 1.1–2.2 раза ($\bar{P}_{f-m} = 1.52$) (табл. 1). Некоторые группы молодых особей (< 2.5 лет) перемещались по участкам еще большей площади (до ≈ 35 , ≈ 70 км²; Зайцев, 2000), в пределах которых располагались участки нескольких материнских групп. Существенно, что сопровождающие особи,

а также часть “пришельцев” посещали места регулярных встреч, контактов с материнскими группами (у *A*, *B*, *CSWB* на рис. 1, 2). Причем многие особи перемещались координированно, и все это объединяло кабанов в единые ассоциации.

Данная пространственная организация ассоциаций кабана с несколькими вариациями характерна для разных стадий биологического цикла вида, в т.ч. в период появления нового потомства. В марте–мае, когда рожающие самки нередко уединяются (Kurz, Marchinton, 1972; Maynhardt, 1981; Singer et al., 1981; Царев, 2000; и др.) и ограничивают свои переходы, место родов одной из них обходили другие члены семейного союза по обширным участкам (до >1.2 км²), которые превышали участок родившей самки в первую неделю после родов почти в 200–250 раз. В снежные голодные зимы участок обитания ассоциации кабанов уменьшался (в 280 раз и более) до размеров компактных стойбищ на высотах до 400–700 м над ур. м. в зоне кедровников, в низкогорье дубняков у моря. Эти места отдалены от обычных маршрутов тигра (Зайцев и др., 2013).

Материнские группы, за которыми мы наблюдали, имели сложную социальную, иерархическую структуру, включали подгруппы особей разного возраста, пола (Зайцев, 1995, 1996; и др.), что нередко приводило к разъединениям и независимым передвижениям примыкающих подгрупп и особей, которые при этом поддерживали контакты с материнской группой. Некоторые взрослые самки, самцы возрастных групп (2–3 года) и (1–2 лет), сеголетки отделялись, следовали впереди, в стороне от материнской группы или за ней. От больших семейных союзов временно уходили группы сеголетков, отдельные семьи с примкнувшими к ним особями (рис. 2). Все это увеличивало количество особей, которые могут отвлечь хищника от группы, состоящей из оставшихся членов союза. В голодные зимы и к весне материнские группы распадалась и часть сеголетков, перемещаясь без взрослых, в первую очередь становилась добычей тигра.

Повышенная подвижность в период гона характерна для взрослых самцов кабанов (Бромлей, Кучеренко, 1983; Spitz, 1992; Зайцев, 1996, 2000; Данилкин, 2002; и др.). Уменьшение активности сопровождалось более редкими встречами самцов после гона (табл. 2), групп самок с самцами с 36.4–53.1 до 26.1–34.9% в январе–апреле и до 17.9% летом в разные годы. Тем не менее самцы нередко встречались в местах обитания материнских групп. Повышенную подвижность имели и другие особи возраста старше года, что соотносится с данными о перемещении кабанов в других частях ареала. Так, на юге Франции паттерн “выхода за пределы радиуса 1 км” за сутки реже проявлялся у самок с сеголетками, чем у особей группы возраста (1–2 года), еще чаще у особей возраста (2–3 года)

и более или менее регулярно у взрослых самцов (Janeau et al., 1995).

Разная подвижность групп и особей составляет одну из причин регистрации разных частот встреч с ними. С осени до весны встречи следов, собственно малых групп и одиночек на маршрутах ключевых участков (табл. 2) происходили почти в 3–7 раз чаще, чем встречи материнских групп. Сеть маршрутов пересекала места обитания кабана в лесу долин, в кедровниках склонов гор, в дубняках независимо от распределения особей. Поэтому реалистично предположение, что частоты встреч нами кабанов и их свежих следов схожи с частотами встреч зверей и следов тигром при его случайном поиске добычи. Исходя из данных табл. 2, тигр мог встречать материнские группы и/или их следы гораздо реже (вероятность p от 0.12 до 0.25 в разные периоды), чем другие группы и кабанов поодиночке.

На восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, где многие маршруты тигра пролегают в лесу по днищам долин (Матюшкин, 2005; Зайцев, 2012; Зайцев и др., 2013), эта вероятность была еще меньше. На ключевых участках в бассейнах среднего течения рек тигры заходили в горные кедровники (которых придерживались в основном материнские группы) в 6–13 раз реже, чем в долинный лес. Склоны гор составляют основную арену охоты тигра за кабаном и на восточном (Зайцев, 2012), и на западном (Юдаков, Николаев, 1987) макросклонах Сихотэ-Алиня. При этом тигры добывали 64.8% кабанов на высотах до 200 м над ур. м. и 78.8% — на высотах до 300 м над ур. м. (Середкин и др., 2012), т.е. в основном в лесу долин рек и в нижней части склонов, в дубняках низкогорий. Многие нападения на кабанов на стационарных участках регистрировали при заходах хищника на склоны сериями вслед за смещением изюбrey из долины. Однако некоторые тигры предпочитают добывать кабана, и рационы разных соседних хищников различались по частоте содержания этой жертвы почти в 35 раз (Середкин и др., 2012).

В поиске тигром добычи выделяется две стратегии (Зайцев, 2012): а) случайные по отношению к распределению особей видов-жертв переходы с нападением “с хода” (Юдаков, Николаев, 1987), при осторожном подкрадывании к жертве; стратегия объединяет варианты охоты обычно при повышенной плотности населения видов-жертв (> 8 особей на 10 км^2); б) выслеживание потенциальной жертвы по ее следу, “шлейфу” запаха (до 9–10.3 км). На первом этапе поиска, т.е. до появления первых признаков близкого присутствия жертвы, двигаясь вдоль следа, хищник приближается к жертве. Тигр мог перемещаться по своим следам разной давности, следам других тигров или других крупных зверей на дальние расстояния, т.е. имел определенную мотивационную установку в ориентации движения по цепочке следов (Зайцев,

2012). Тигры использовали следы при поиске добычи не столь редко, и при встрече малых групп и одиночек кабанов, их свежих следов в прослеженных эпизодах охоты (02.2008 г. и др.; также: Зайцев, 2012) хищник отвлекался от выслеживания материнских групп, в состав которых входили наиболее доступные для него особи, преследовал и нападал на сопутствующих кабанов. В некоторых случаях тигр явно выбирал более доступную жертву: прекратив 07.03.2013 г. преследование взрослых свиней, хищник перешел на след группы сеголетков и после длительного перехода по их следу добыл одного из них (рис. 3).

При нападении тигра на материнские группы сеголетки составляли обычно самую доступную жертву, и известна добыча хищником нескольких сеголетков в 30–60 м друг от друга (Зайцев, 2012). Взрослые кабаны имеют больше шансов избежать гибели. Однако в добыче тигра нередко присутствовали самки старше года-двух, в т.ч. из состава групп без сеголетков. Рост доли кабана в рационе хищника произошел с 2000–2002 гг., когда заметно снизилась численность изюбrey и после снежных голодных зим — кабана (Середкин и др., 2012; Петруненко, 2021). Этот несколько парадоксальный факт, вероятно, связан с более обычным выслеживанием тигром кабана по следу в период низкой численности двух видов копытных (Зайцев, 2012). Именно в этот период мы наблюдали несколько случаев наиболее упорного преследования (на расстоянии до 10.3 км) кабанов по их следу. Общее уменьшение числа разных групп, особей, их следов, разъединение групп, вероятно, обеспечивало более эффективный поиск предпочитаемой жертвы — кабана. Изменение соотношений в рационе тигра изюбrey, кабана, а также пятнистого оленя (*C. nippon*) и козули в связи с изменениями их численностей прослежено и в Лазовском заповеднике (Южный Сихотэ-Алинь) (Салькина, 1994; Салькина и др., 2018).

Сопутствующие кабаны создавали эффект отвлечения хищника от материнских групп на ключевых участках в 14 из 19 прослеженных нападений. Известны также случаи отвлечения, когда тигр нападал вначале на одного кабана (свинью) в составе материнской группы, рассредоточенной при пастбище или отдыхе, затем преследовал другого (сеголетка), оказавшегося ближе к нему. В конце концов охота заканчивалась для хищника неудачно (Юдаков, Николаев, 1987). Данные авторы отметили также нередкую добычу одиночных особей. На основе приведенных в сообщении данных нельзя прямо определить оптимальное соотношение между малыми и материнскими группами, предполагающее максимальную безопасность последних. С увеличением числа сопутствующих особей, вероятно, следует ожидать усиление этого эффекта.

Однократное беспокойство обусловило смещение всех кабанов на расстояние более 1 км. Но

уже через сутки они возвратились обратно (к А на рис. 1), материнская группа и секач обошли большие площади со стороны беспокоящего их ранее сигнала. Расширение переходов с возвращением в прежние места к подкормке через 1–5 суток после охоты тигра отмечено и в другом эпизоде. Увеличение участка до 20.7 км² радиомеченого кабана произошло, вероятно, также в связи с присутствием тигра (Заумислова, 2005).

Частые посещения тигром мест обитания кабанов и добыча одного из них влекли также смену участка с уходом всех особей на несколько километров на длительное время (Зайцев, 2012), как и преследование бурым медведем (*Ursus arctos*) кабанов весной (Зайцев, Середкин, 2011). Увеличение размеров площади сбора пищи (в 1.5–21.6 раза; Maillard, Fournier, 1995) и смена места обитания в период охоты и при влиянии хищников на кабанов и других зверей известны и в других частях ареала (Maillard et al., 1996; Tolon et al., 2009; etc.). Но в некоторых случаях кабаны, наоборот, перемещались по сравнительно небольшим наиболее безопасным участкам (Sodeikat, Pohlmeier, 2003). Аналогично, кабаны Сихотэ-Алиня в снежные зимы выбирали стойбища в местах, где заходов тигра мы не отмечали.

В исследовании выявлена синхронность переходов разных групп и особей. Примыкающие секачи обычно обходили секторы по траекториям, внешним по отношению к движению материнских групп (рис. 1, 2). Для периода гона нами отмечена корреляция ($r_s, p < 0.05$) между длиной переходов свиной ($\bar{L}_{df}$) и длиной переходов секачей ($\bar{L}_{dm}$). Существенно, что сопутствующие группы и особенно самцы, сопровождая материнские группы на разных расстояниях от них, нередко “прикрывали” последних со стороны долин и нижней части склонов, вдоль гребней водоразделов, проходили в лесу долин, откуда обычно появлялись тигры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственная организация населения кабана, формирующаяся на основе социальных отношений в группах и заключающаяся в присутствии разных групп и особей в окрестностях материнских групп, имеет значение в повышении безопасности репродуктивного ядра популяции вида-жертвы при воздействии хищника. На ключевых участках число нападений на сопутствующих, примыкающих особей почти в 3 раза превышало число атак тигром материнских групп.

Эффект отвлечения достигался преимущественно при центральном пространственном положении материнской группы по отношению к другим группам и особям, часть из которых координированно курсировала в окрестностях обычно по большим площадям, чем площади семьи и семейного союза. Данная полифункциональная пространственная

организация выявила свою адаптивность и при случайной встрече тигра с добычей, и при выслеживании ее по следу. Организация обладает свойствами преадаптации, направленной на снижение вероятности встречи хищника с репродуктивными группами.

В отношениях между хищником и видом-жертвой имеет значение также: а) расположение участков обитания материнских групп, в снежные голодные зимы это компактные стойбища, обычно в местах, которые тигры посещали нечасто, в отдалении от регулярных маршрутов хищника; б) расширение переходов при беспокойстве и обходы (ситуация разведки) некоторыми кабаном окрестностей, смена участка при преследовании тигром, после его нападения; в) “прикрытие” сопровождающими группами, особенно взрослыми самцами, своими обходами материнские группы со стороны наиболее вероятного появления тигра.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам, администрации Сихотэ-Алинского заповедника за содействие в исследовании, сведения о добыче кабана, участие в слежении за кабаном и тигром, особенно инспекторам охраны и лаборантам Н. В. Бурцеву, В. А. Чернышеву, В. А. Воронину, В. К. Храпской, А. Д. Сайко, А. А. Домбровскому, В. А. Шуляку, А. В. Мурыгину, Е. А. Медведеву, В. Ф. Редькову, В. А. Палкину, В. В. Кузенкову.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа реализует инициативный проект автора, выполнена при материальной, финансовой и моральной поддержке администрации и сотрудников Сихотэ-Алинского заповедника, Института проблем экологии и эволюции РАН.

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В ходе исследований ни одно животное не получило травм, не погибло по нашей вине. Участники работы строго соблюдали режим заповедника.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов К. Г., 1961. К методике учета тигров // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны

- наземных позвоночных. Тезисы докладов. М.: Московское общество испытателей природы. С. 53–54.
- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П., 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. А.А. Насимович (ред.). М.: Наука. 305 с.
- Вахреев Г.И., Юдин В.Г., Николаев И.Г., 1983. Связь морфологических признаков тигра с возрастом // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М.: ИЭМЭЖ и ВТО АН СССР. С. 88–89.
- Данилкин А.А., 2002. Свиные (Suidae). В.А. Кузякин, Г.И. Иванова (рец.). М.: ГЕОС. 309 с.
- Животченко В.И., 1979. Поведение тигра при охоте на копытных в Южном Приморье // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзного совещания. М.: Наука. С. 247–248.
- Зайцев В.А., 1991. Кабарга Сихотэ-Алиня. Экология и поведение. Баскин Л.М., Филонов К.П. (ред.). М.: Наука. 216 с.
- Зайцев В.А., 1995. Иерархические отношения и поведение кабанов в конфликтных ситуациях // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 100. Вып. 4. С. 16–29.
- Зайцев В.А., 1996. Иерархические отношения между группами кабанов (*Sus scrofa* L., Mammalia) и связь иерархии и агрессивного поведения с численностью группы // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 101. Вып. 6. С. 15–27.
- Зайцев В.А., 2000. Использование участков обитания и пространственная структура популяций у лесных копытных Artiodactyla // Зоологический журнал. Т. 79. № 4. С. 397–411.
- Зайцев В.А., 2012. Поиск добычи и тактика охоты амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) / Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов. Владивосток: Дальнаука. С. 178–207.
- Зайцев В.А., 2017. Оценка ресурсов пищи для птиц и зверей падальщиков в Сихотэ-Алинском заповеднике / Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие. Материалы Всероссийской конф. с международным участием. Тверь: изд-во Тверского гос. университета. С. 171–177.
- Зайцев В.А., 2019. Влияние “нового” хищника — хохлатого орла (*Nisaetus nipalensis*) — на выбор мест отдыха кабаргой (*Moschus moschiferus*) // Зоологический журнал. Т. 98. № 6. С. 691–705.
- Зайцев В.А., Зайцева В.К., 1980. Методы изучения экологии и поведения кабарги в Сихотэ-Алине // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 85. Вып. 4. С. 3–10.
- Зайцев В.А., Середкин И.В., 2011. Бурый медведь (*Ursus arctos*) в комплексе падальщиков Среднего Сихотэ-Алиня / Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком. Пажетнов В.С. (ред.). Великие Луки: Торопецкая биологическая станция “Чистый лес” С. 128–142.
- Зайцев В.А., Середкин И.В., Петруненко Ю.К., 2013. Влияние тигра (*Panthera tigris altaica*) на пространственное распределение репродуктивных групп кабана (*Sus scrofa*) в Центральном Сихотэ-Алине // Успехи современной биологии. Т. 133. Вып. 6. С. 594–609.
- Заумылова О.Ю., 2005. Экология кабана в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Катугин О.Н. (отв. ред.). Владивосток: ПСП. С. 83–96.
- Заумылова О.Ю., Пожидаева Н.В., 2012. Влияние экстремально многоснежной зимы на популяции копытных в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов. Владивосток: Дальнаука. С. 231–246.
- Керли Л.Л., Гудрич Дж.М., Смирнов Е.Н., Микелл Д. Дж., Николаев И.Г., Аржанова Т.Д., Слот Дж.С., Шлейер Б.О., Куигли Х.Б., Хорнокер М.Г., 2005. Морфологические показатели амурского тигра / Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Катугин О.Н. (отв. ред.). Владивосток: ПСП. С. 36–42.
- Матюшкин Е.Н., 1991. Приемы охоты и поведение у добычи амурского тигра // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 97. Вып. 1. С. 3–20.
- Матюшкин Е.Н., 2005. Избранные труды. В.В. Рожнов, Л.В. Кулешова (ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 660 с.
- Матюшкин Е.Н., Астафьев А.А., Зайцев В.А., Костогод В.Е., Смирнов Е.Н., Палкин В.А., Юдт Р.Г., 1981. История, современное состояние и перспективы охраны тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике // Хищные млекопитающие. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 76–118.
- Матюшкин Е.Н., Юдаков А.Г., 1974. Следы амурского тигра // Охота и охотничье хозяйство. № 5. С. 12–17.
- Микелл Д. Дж., Керли Л.Л., Гудрич Дж.М., Шлейер Б.О., Смирнов Е.Н., Куигли Х.Г., Хорнокер М.Г., Николаев И.Г., Матюшкин Е.Н., 2005. Особенности питания амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике и на Дальнем Востоке России и возможности его сохранения / Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Катугин О.Н. (отв. ред.). Владивосток: ПСП. С. 125–131.
- Петруненко Ю.К., 2021. Трофическая экология тигра *Panthera tigris altaica*: новые подходы в исследовании. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 28 с.

- Пикунов Д.Г., Базыльников В.И., Бромлей Г.Ф., 1978. Поиск и преследование жертвы амурским тигром // I Internationales Tigersymposium. Leipzig: Zool. Garten. S. 13–23.
- Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника, 2006. 2-е издание. А.А. Астафьев (отв. ред.). Владивосток: изд-во ОАО Примполиграфкомбинат. 436 с.
- Салькина Г.П., 1994. Тигр в Лазовском заповеднике // Природные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохранения биологического разнообразия. Владивосток: ДВО РАН. С. 98–102.
- Салькина Г.П., Колесников В.С., Еремин Д.Ю., 2018. Сопряжённая динамика численности тигра и копытных животных в Лазовском заповеднике // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия естественные и технические науки. № 7. С. 25–34.
- Середкин И.В., Зайцев В.А., Гудрич Дж.М., Микелл Д.М., Петруненко Ю.Е., 2012. Состав добычи и значение кабана в питании тигра (*Panthera tigris altaica*) Среднего Сихотэ-Алиня // Успехи наук о жизни. № 5. С. 77–93.
- Смирнов Е.Н., Микелл Д.Г., Заумysłова О.Ю., 2012. Динамика популяции амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике / Сихотэ-Алинский биосферный район: состояние экосистем и их компонентов. Владивосток: Дальнаука. С. 159–177.
- Формозов А.Н., 1934. Материалы по биологии рябчика (*Tetraster bonasia volgensis*) по наблюдениям на севере Горьковского края // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел. биол. Т. 43. Вып. 1. С. 3–34.
- Царев С.А., 1991. Циклические изменения социальной структуры группировок кабанов (*Sus scrofa*) // Зоологический журнал. Т. 70. Вып. 11. С. 223–234.
- Царев С.А., 2000. Кабан. Социальное и территориальное поведение // Охотничьи животные России. Вып. 3. Борисов Б.П., Линьков А.Б., Ломанов И.К., Новиков Б.В., Проняев А.В., Рожков Ю.И., Тихонов А.А. (ред.). М.: Центрохотконтроль. 113 с.
- Юдаков А.Г., Николаев И.Г., 1987. Экология амурского тигра. По зимним стационарным наблюдениям 1970–1973 гг. в западной части Среднего Сихотэ-Алиня. Е.Н. Матюшкин (ред.). М.: Наука. 153 с.
- Юдин В.Г., Юдина Е.В., 2009. Тигр Дальнего Востока России. В.В. Рожнов (отв. ред.). Владивосток: Дальнаука. 485 с.
- Collias N.E., 1944. Aggressive behavior among vertebrate animals // *Physiol. Zool.* № 17. P. 84–123. <http://www.journalofanimalscience.org/content/58/2/482>
- Eisenberg J.F., Lockhart M., 1972. An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park, Ceylon. Smithsonian Inst. Press: for sale by the Supt. of Docs., U.S. Govt. Print. Off. Washington, DC. P. 119. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.101> (цит. по: Graves, 1984).
- Graves H.B., 1984. Behavior and Ecology of Wild and Feral Swine (*Sus scrofa*) // *Journal of animal science.* V. 58. № 2. P. 482–492.
- Hayward M.W., Jedrzejewski W., Jedrzejewska B., 2012. Prey preferences of the tiger *Panthera tigris* // *Journal of Zoology.* V. 286. P. 221–231. doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00871.x
- Hayne, D.W., 1949. Calculation of size of home range // *Journal of Mammalogy.* V. 30. P. 1–18.
- Janeau G., Cargnelutti D., Couse S., Hewison M., Spitz F., 1995. Daily movement pattern variations in wild boar // *IBEX J.M.E.* № 3. P. 98–101.
- Kaminski G., Brandt S., Baubet E., Baudoin C., 2005. Life-history patterns in female wild boars (*Sus scrofa*): mother-daughter postweaning associations // *Canadian Journal of Zoology.* V. 83. Is. 3. P. 474–480. doi: 10.1139/Z05-019
- Kurz J.C., Marchinton R.L., 1972. Radiotelemetry studies of feral hogs in South Carolina // *Journal of Wildlife Manage.* V. 36. № 4. P. 1240–1248. doi.org/10.2307/3799254
- Maillard D., Fournier P., 1995. Effect of shooting with hounds of size of resting range of wild boar (*Sus scrofa* L.) groups in Mediterranean habitat // *IBEX J.M.E.* № 3. P. 102–107.
- Maillard D., Fournier P., Fournier-Chambrillon C., 1996. Influence of food availability and hunting on wild boar (*Sus scrofa* L.) home range size in Mediterranean habitat // *Proceedings of Schwarzwild symposium.* Sopron, Hungary. P. 69–81.
- Maynhardt H., 1981. Schwarzwild-Report. Vier Jahre unter Wildschweinen. Melsungen-Berlin-Basel-Wien: Verlag J. Neumann-Neudamm. 208 s.
- Petrunencko Y.K., Montgomery R.A., Seryodkin I.V., Zaumysłova O.Y., Miquelle D.G., Macdonald D.W., 2016. Spatial variation in the density and vulnerability of preferred prey in the landscape shape patterns of Amur tiger habitat use // *Oikos.* V. 125. Is. 1. P. 66–75. doi: 10.1111/oik.01803
- Poteaux C., Baubet E., Kaminski G., Brandt S., Dobson F.S., Baudoin C., 2009. Socio-genetic structure and mating system of a wild boar population // *Journal of Zoology.* V. 278. P. 116–125. doi: 10.1111/j.1469-7998.2009.00553.x
- Singer F.J., Otto D.K., Tipton A.R., Hable C.P., 1981. Home ranges, movement, and habitat use of European wild boar in Tennessee // *Journal of Wildlife Manag.* V. 45. № 2. P. 343–353.
- Sodeikat G., Pohlmeier K., 2003. Escape movements of family groups of wild boar *Sus scrofa* influenced by drive hunts in Lower Saxony, Germany // *Wildlife Biology.* V. 9: Suppl. 1. P. 43–49. doi: 10.2981/wlb.2003.063

- Spitz F., 1992. General model of the spatial and social organization of the wild boars (*Sus scrofa* L.) // Ongulés / Ungulates 91. Proceedings of the Internat. Symposium. Paris-Toulouse: S.F.E.P.M.-I.R.G.M. P. 385–389.
- Tolon V., Dray S., Loison A., Zeileis A., Fischer C., Baubet E., 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear // Canadian Journal of Zoology. V. 87. P. 1129–1137. doi:10.1139/Z09-101

THE SPATIAL ORGANIZATION OF WILD BOAR (*SUS SCROFA USSURICUS*) ASSOCIATIONS UNDER THE IMPACT OF THE TIGER (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) IN THE CENTRAL SIKHOTE-ALIN MOUNTAINS, RUSSIAN FAR EAST

V. A. Zaitsev*

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

**e-mail: zvit09@mail.ru*

In the central Sikhote-Alin Mountains, tigers prey mainly on underyearlings and adult female wild boars (67–74% of the total number of this species' prey). In key plots (≥ 10 –15 km²) in the Sikhote-Alin Nature Reserve, (a) wild boar encounters and their tracks in the network of routes were recorded; (b) wild boar snow tracking was performed; and (c) tiger encounters and snow tracking were registered (114 episodes). We obtained 16 movement patterns of wild boar groups using snow tracking. Snow tracking of each wild boar group took 6 to 23 days. Many maternal groups occupied a position central in relation to other accompanying groups (up to 8) and individuals (up to 15) moving in the vicinity, usually over an area (1.5–9.4 km² or more) that was 1.1–2.2 or more times larger than the area of the maternal group under normal conditions. Such a dynamic organization of associations that serves as a kind of pre-adaptation to the probable appearance of a predator revealed the effectiveness against the tiger both randomly searching for prey and tracking it along a trail. The number of tiger attacks on accompanying wild boars temporarily separated from the parental group was nearly three times ($p < 0.05$) as high as the number of attacks by the predator on maternal groups in key plots. In the relationships between the predator and prey species, (a) the location of the habitats of the maternal wild boar groups matters as well, in snowy winters also of compact camps, all usually at a distance from regular tiger routes; (b) disturbed wild boars broadened the search areas, at tiger pursuits and attacks they also changed the site; (c) the tusked, the male wild boars that accompany maternal groups, often “disguise” these groups by moving to the side of the most probable tiger appearance.

Keywords: predator-prey system, Wild boar, Amur tiger, spatial organization, safety, maternal group, accompaniment, distraction effect

УДК 591.4: 599.742.11

ТРАВМАТИЗМ ЧЕРЕПА ВОЛКА (*CANIS LUPUS*, CANIDAE, CARNIVORA) ЦЕНТРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. П. Н. Кораблев^{a, *}, Н. П. Кораблев^{b, c}, М. П. Кораблев^d

^aФГБУ “Центрально-Лесной государственный заповедник”,
Тверская обл., Нелидовский городской округ, пос. Заповедный, 172521 Россия

^b2ФГБУ “Государственный природный заповедник “Полистовский”,
Псковская обл., Бежаницкий район, п. Бежаницы, 182840, Россия

^cФГБОУ ВО Великолукская государственная сельскохозяйственная академия,
Псковская обл., г. Великие Луки, 182112 Россия

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

*e-mail: cranlab@mail.ru

Поступила в редакцию 19.08.2023 г.

После доработки 28.10.2023 г.

Принята к публикации 31.10.2023 г.

С целью выявления травм изучены 297 черепов волка из коллекции Центрально-Лесного государственного заповедника. Из них 129 ($43.4 \pm 2.9\%$) черепов имели травмы различного происхождения или деформированный сагиттальный гребень. Без учета сагиттального гребня уровень травматизма составляет $32.3 \pm 2.7\%$. По причинам происхождения травмы разделены на три группы: полученные при охоте на лосей, в результате агрессивных внутривидовых контактов и случайные. Среди случайных травм преобладают осложненные переломы коронок зубов. Травмы, полученные при охоте на лосей и внутривидовой агрессии, чаще встречаются у молодых волков, чем у хищников старшей возрастной группы, что объясняется элиминацией травмированных животных. Частота встречаемости случайных травм, наоборот, повышается с возрастом. Уровень травматизма служит популяционной характеристикой, указывающей на напряженность отношений в системе хищник–жертва и на степень внутривидовой агрессии.

Ключевые слова: волк, череп, травмы, агрессивные контакты, лось, случайные травмы

DOI: 10.31857/S0044513424010118, **EDN:** JCPMLV

Волка (*Canis lupus* Linnaeus 1758) можно отнести к видам, особенности строения черепа которого хорошо изучены. Достаточно сказать, что история изучения размерных характеристик черепа волка насчитывает более 100 лет. Не претендуя на знание всех аспектов изучения коллекционного материала по данному виду, авторы тем не менее пришли к заключению, что исследований по описанию и систематизации травм на черепах волка относительно немного, что объясняется в первую очередь сложностью оценки повреждений (Mukherjee, Neithaus, 2013). Исключение составляют работы по изучению травм зубов и связанных с этим посттравматических осложнений (Van Valkenburgh, 1988; Van Valkenburgh et al., 2019; Barber-Meyer, 2012; Janssens et al., 2016 и др.). Однако травматизм черепа не ограничивается ротовой полостью, нарушения целостности костей встречаются на всех отделах черепа. В России эта проблема практически не изучена, и только в одной из известных нам

публикаций в тезисной форме сообщается о травмах черепа волка Кировской обл., полученных при охоте на лосей *Alces alces* L. 1758 (Марakov, Козловский, 1996). Имеется ряд описаний травм черепа североамериканских волков, однако приведенные в них данные не всегда сопоставимы из-за разных методических подходов. Некоторые исследователи изучали проблему на коллекционном материале, т.е. на очищенных черепах (Mech, 1970; Nielsen, 1977; Weaver et al., 1992), но, например, Wobeser (1992) при изучении травм волка в Саскачеване использовал метод некроскопии. Отдельные авторы описывают единичные случаи травмирования черепа или скелета и гибели волков при охоте на крупных копытных или от посттравматических осложнений (Mech, Nelson, 1989; Pasitschniak-Art et al., 1988; Mallory et al., 1994; Barber-Meyer, 2012).

Эти данные и результаты нашего исследования убеждают, что травмы костей черепа волка носят далеко не единичный характер. Анализ их причинной

обусловленности и последствий позволяет узнать некоторые аспекты межвидовых отношений, внутривидовой конкуренции, причин гибели и в итоге способствует более детальному изучению биологии волка, в т.ч. документальной фиксации некоторых моментов, недоступных при прямым наблюдениям за животными. Например, изучение травматизма черепов львов *Panthera leo* L. 1758 в двух регионах Замбии, характеризующихся разным видовым составом жертв хищников, показало, что частота травм костей черепа выше там, где львы вынуждены добывать более крупных и травмоопасных копытных, а травмы и стертость зубов характеризуют напряженность внутривидовых отношений (Van Valkenburgh, White, 2021). С точки зрения популяционной биологии, изучение травматизма волка, наряду с традиционными эколого-демографическими параметрами и характеристикой фенотипа (Кораблев и др., 2021), можно рассматривать как еще один весьма информативный популяционный параметр, характеризующий напряженность межвидовых и внутривидовых отношений.

На территории сбора краниологического материала основным пищевым объектом волка является лось, охота на которого сопряжена с большой опасностью (Филонов, 1983; Бибиков, 1985; Mech, Nelson, 1989; Mallory et al., 1994). Другой менее значимой в рационе хищников жертвой является кабан (*Sus scrofa* L. 1758), также являющейся потенциально травмоопасной жертвой. Волки нападают главным образом на поросят и подсвинков, реже охотятся на свиней, избегая нападать на секачей. Хотя случаи гибели хищников от ударов клыков последних известны (Гептнер и др., 1961), они редки и травмы можно ожидать скорее в области туловища, а не головы.

Целью настоящего исследования являются выявление, классификация факторов и статистическая оценка их вкладов в величину травматизма черепа волка центра европейской части России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучено 297 черепов волка, представленных тремя районами сбора материала: Тверская обл. 185 черепов (период сбора 1983–2021 гг.), Смоленская обл. 78 черепов (1984–2000 гг.), Вологодская обл. 34 черепа (1950–1984 гг.). Материал хранится в Центрально-Лесном государственном заповеднике. Коллекция была разделена на выборки по полу и возрастным группам. Возраст определен по степени стертости резцов и щечных зубов Р⁴, М¹ и М¹ (Gipson et al., 2000), а в случае разрушения или отсутствия зубов – по особенностям развития швов и структурных элементов черепа (Клевезаль, 2007). Гипсон с соавторами (Gipson et al., 2000) разработали схему стирания зубов для волков Аляски, Миннесоты и Онтарио с точностью до года. Однако, учитывая возможные различия в скорости

стирания зубов из-за особенностей рациона, черепа были условно объединены в большие возрастные группы: молодые – до 1 года, взрослые – от года до пяти лет и старые – более 5 лет (табл. 1).

Травмами считали повреждение костей черепа или зубов с нарушением их целостности и частичной функций. Поскольку коронка зуба может разрушаться и без механического воздействия в результате инфицирования альвеолы, было проведено обследование состояния зубной системы всех черепов в соответствии со стандартизированным протоколом, который применяется в клинической практике домашних животных (особенно собак) и который использовал Янссенс с соавторами (Janssens et al., 2016) при изучении поражений полости рта на черепах волка. При этом учитывались заболевания пародонта (периодонтит, пародонтоз), пульпы и альвеолы, гипоплазия и прикус. Результаты этой работы заслуживают изложения в отдельной статье, но в контексте данной публикации важно отметить, что это позволило различать поражения ротовой полости как следствие заболевания и как результат травмы.

При описании и анализе травм мы отдали предпочтение их классификации по причинам происхождения, что логично вытекает из биологических особенностей вида и позволяет сопоставить наши данные с результатами других исследований (Mech, 1970; Nielsen, 1977; Weaver et al., 1992; Van Valkenburgh, White, 2021). Причин возникновения травм не столь много, основные из них очевидны, и основная задача сводилась к формулированию критериев их различения. Работа с большой серией черепов позволила обнаружить травмы, причинная обусловленность которых не вызывала сомнения, что позволило в дальнейшем идентифицировать происхождения других травм с менее выраженной этиологией. Так, при препарировании черепа волка № 13.90.1 (самка, возраст около 20 месяцев) мы извлекли из левой лобной кости вершину обломанного клыка размером около 13 мм (рис. 1А).

Травмы в виде отверстий небольшого диаметра или незначительные деформации костей, частичная травма клыка без нарушения целостности

Таблица 1. Структура изученного материала (экз.) по полу и возрасту

Пол	Возрастная группа (лет)			Всего
	до 1	1–5	более 5	
Самец	40	56	22	118
Самка	52	41	15	108
Не установлен	41	26	4	71
Всего	133	123	41	297

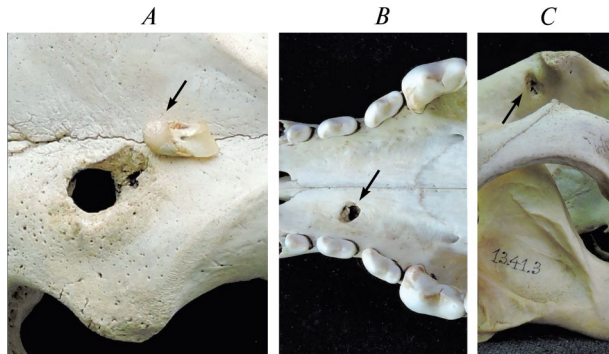


Рис. 1. Фрагменты черепов волка с травмами, полученными в результате внутривидовых агрессивных контактов: *A* — череп № 13.90.1, стрелкой показана вершина обломившегося клыка; *B* — череп № 13.24, травма нёбного отростка правой верхнечелюстной кости; *C* — частично зажившее отверстие от клыка ниже и каудальнее заглазничного отростка на черепе № 13.41.3.

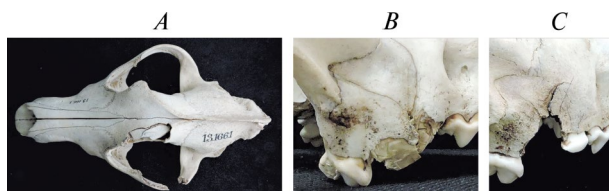


Рис. 2. Травмы на черепках волка, полученные при охоте на лося: *A* — череп волка № 13.166.1; *B* — фрагмент правой верхней челюсти волка № 13.148.1, латеральный вид; *C* — фрагмент правой верхней челюсти волка № 13.181.1, латеральный вид.

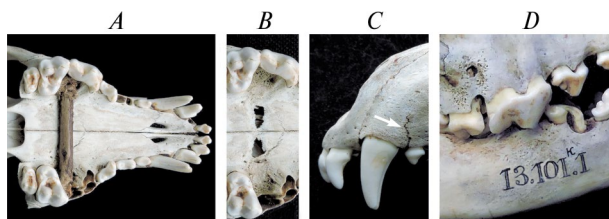


Рис. 3. Примеры случайных травм: *A* — череп волка № 13.98.1, вентральный вид с застрявшим между противоположными зубами P4 и M1 фрагментом ветки; *B* — тот же череп без фрагмента ветки; *C* — фрагмент черепа волка 13.185.1, левый латеральный вид, вертикальная трещина между C и P1; *D* — фрагмент черепа волка № 13.101.1, правый латеральный вид.

альвеолы или потеря клыка с признаками вторичного инфицирования альвеолы в результате обнажения пульпы мы отнесли к группе травм, полученных при агрессивных контактах.

Травмы в виде разрушения костей или вмятин с трещинами (рис. 2*A*), разрушения коронок

нескольких рядом расположенных зубов (рис. 2*B*) или полного разрушения коронки одного зуба с повреждением альвеолы (рис. 2*C*) составили группу травм, полученных при охоте на лося. Зуб считался сломанным при жизни только в том случае, если оставшаяся часть зуба имела признаки последующего стирания.

Травмы, причиненные застрявшими между зубами предметами (рис. 3*A–B*), осложненные переломы отдельных зубов с обнажением пульпы и вторичной инфекцией, но без нарушения целостности альвеолы (рис. 3*D*), и незначительные повреждения костей в виде единичных трещин (рис. 3*C*), происхождение которых определить затруднительно, мы отнесли к случайным травмам. Незначительные повреждения зубов, такие как скол эмали и дентина без обнажения пульпы, мы не считали травмами, поскольку при этом не возникают нарушения функции жевания. Основную частоту случайных травм составили повреждения коронок зубов, полученные при разгрызании преимущественно трубчатых костей крупных жертв (лось, кабан).

Отдельную группу составили черепа с деформированным (искривленным) сагиттальным гребнем или наличием на нем нетипичных костных наростов (экзостозов) (рис. 4). Деформация сама по себе не является травмой, но возникает вследствие таковой.

Различия в частоте травм оценивали с использованием критерия Фишера. Кроме того, для каждой частоты были рассчитаны 95% доверительные интервалы (Зайцев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из 297 черепов 129 (43.4 ± 2.9%) имели травмы различного происхождения или деформированный сагиттальный гребень. Без учета сагиттального гребня уровень травматизма составляет 32.3 ± 2.7%. При топографическом подразделении черепа на три отдела — назально-челюстной (от переднего края резцовых костей до лобно-верхнечелюстного шва), лобно-глазничный (от лобно-верхнечелюстного шва до лобно-теменного шва) и мозговой (от лобно-теменного шва до заднего края межтеменной кости) — распределение травм по отделам оказывается неравномерным (рис. 5). При этом деформацию сагиттального гребня не учитывали как травму мозгового отдела. Нередко на одном черепе травмы фиксировались в нескольких отделах черепа, поэтому их суммарная частота на рис. 5 составляет более 100%.

Частота травмированных черепов в каждой половозрастной группе показана в табл. 2.

Среди травмированных животных явно преобладают взрослые и старые. Так, доля черепов хищников с девиациями в возрасте более пяти лет по

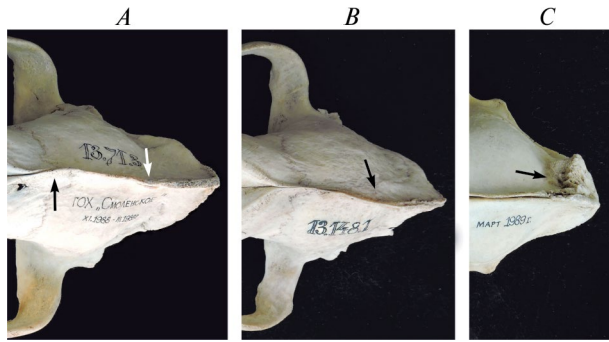


Рис. 4. Фрагменты черепов волка с деформацией сагиттального гребня, дорсальный вид: *A* – череп № 13.71.3; *B* – череп № 13.148.1; *C* – экзостоз на черепе № 13.36.1.

критерию Фишера с высокой степенью достоверности отличается от аналогичного показателя молодых волков ($F = 31.97$, $F' = 10.83$ при $P \geq 99.9\%$). Эти различия будут еще более очевидны при объединении двух групп волков: взрослых и старых. Вероятность получить травму у самцов и самок примерно одинакова, травмированными оказалось $30.5 \pm 4.2\%$ самцов и $33.3 \pm 4.5\%$ самок ($F = 0.20$, $P \leq 0.05$).

Частота возникновения травм черепа от разных причин у волков трех возрастных групп представлена в табл. 3. Обращает на себя внимание тенденция уменьшения частоты травм с возрастом при охоте на лося и в результате агрессивных внутривидовых контактов, особенно отчетливо проявляющаяся в первом случае. Напротив, встречаемость случайных травм в группе взрослых и старых волков выше, чем в группе молодых. Во всех случаях эти тенденции не подтверждаются статистически по критерию Фишера из-за малых объемов выборок, но и игнорировать их нельзя.

На диаграмме представлена частота травм, полученных от разных причин, у самцов и самок (рис. 6). Наибольшие различия между полами оказались в частоте случайных травм, однако и они лежат вне порога достоверности по критерию Фишера.

На каждом четвертом черепе имеются признаки искривления сагиттального гребня (табл. 4) практически с равной частотой у самцов и самок ($F = 0.11$), но при высоко достоверных различиях между возрастными группами. Различия между волками до одного года и возрастной группой от года до пяти достоверны на уровне 99.9% ($F = 33.68$), такой же уровень различий между первой группой и животными старше пяти лет ($F = 31.34$), а между второй и третьей возрастными группами – на уровне 99% ($F = 8.28$).

Примечательно, что направление искривления часто связано с травмами зубов противоположной

Таблица 2. Частота (%) возникновения травм черепа волка в разных половозрастных группах

Пол	Возрастная группа, лет			Общая частота
	до 1	1–5	более 5	
Самец	35.0 ± 7.5	16.1 ± 4.9	59.1 ± 10.5	30.5 ± 4.2
Самка	21.1 ± 5.5	29.3 ± 1.2	86.7 ± 8.8	33.3 ± 4.5
Не установлен	24.4 ± 6.7	38.5 ± 9.5	100	33.8 ± 5.6
Среднее	26.3 ± 3.8	25.2 ± 3.9	73.2 ± 6.9	32.3 ± 2.7

Примечания. Объем материала по группам в табл. 2 и 4 соответствует данным табл. 1.

Таблица 3. Причинная обусловленность травматизма черепа волка, %

Причина травмы	Возрастная группа (лет)			Общая частота
	до 1	1–5	более 5	
Охота на лося	42.4 ± 8.5	33.3 ± 8.2	29.8 ± 6.1	34.5 ± 4.5
Внутривидовая агрессия	42.4 ± 8.5	30.3 ± 8.0	36.2 ± 7.0	36.3 ± 4.5
Случайная травма	15.2 ± 6.2	36.4 ± 8.4	34.0 ± 6.9	29.2 ± 4.3
<i>n</i>	33	33	47	113

Таблица 4. Частота (%) встречаемости деформации сагиттального гребня у волка в разных половозрастных группах

Пол	Возрастная группа (лет)			Общая частота
	до 1	1–5	более 5	
Самец	2.5 ± 1.3	12.2 ± 4.3	34.1 ± 10.1	27.1 ± 4.0
Самка	2.2 ± 2.0	11.4 ± 4.9	26.8 ± 11.4	25.9 ± 4.2
Не установлен	3.0 ± 2.6	6.5 ± 4.8	14.6 ± 17.6	25.3 ± 16.3
Всего	7.7 ± 2.0	30.1 ± 4.1	75.5 ± 6.7	26.3 ± 2.5

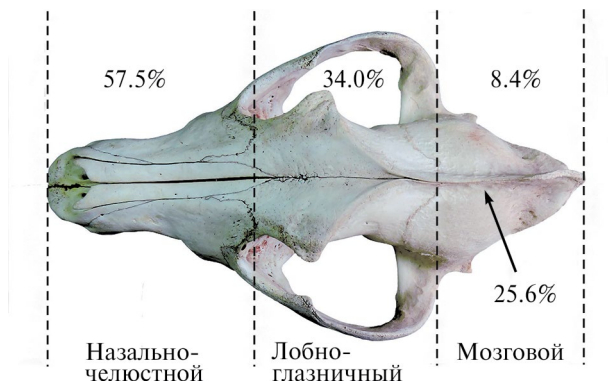


Рис. 5. Частота встречаемости травм на разных отделах черепа волка и частота деформации сагиттального гребня.

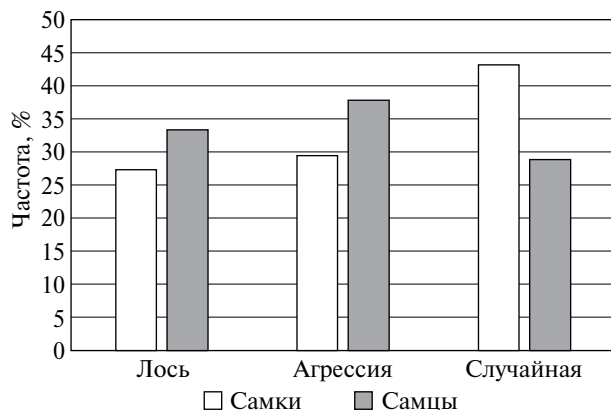


Рис. 6. Частота травм разного происхождения у самцов и самок.

стороны. На черепе 13.187.1 (самец, возраст не менее 5 лет) каудальная часть сагиттального гребня отклонена влево. На нижней правой челюсти этого волка отсутствует четвертый премоляр, травмированный при жизни. Дистальный корень P_4 был полностью утрачен, и его альвеола заросла костной тканью. Ростральный корень с обнаженной пульпой выступает из альвеолы, края которой частично деградированы. Утолщение и пористость костной ткани ниже травмированного зуба дают основание считать, что в результате обнажения пульпы его рострального корня возникли пульпит и последующий одонтогенный остеомиелит. Болезненность этого процесса неизбежно должна была вызвать гипофункцию правой стороны челюстей, хотя стертость зубов не дают однозначную картину из-за их значительной стертости. Тем не менее произошло не только отклонение сагиттального гребня, но и части чешуи затылочной кости, формирующей затылочный гребень. В дорсальной части сагиттального гребня с его левой стороны

костные выросты, к которым крепятся сухожилия, развиты значительно сильнее, чем на противоположной стороне. Все это свидетельствует о гиперфункции левой жевательной мускулатуры, хотя вопрос о продолжительности этого процесса остается открытым.

На черепе самки волка 13.182.1 (возраст более 5 лет) незначительное искривление затылочной части сагиттального гребня влево вызвано травмой четвертого премоляра с правой стороны нижней челюсти. Общая значительная стертость зубов не позволяют отметить различия в стертости левой и правой челюстей, но тем самым позволяют высказать предположение, что преимущественное использование левой стороны челюстей было недолговременным.

На черепе самца 13.71.3 (возраст около двух лет) извилистость сагиттального гребня вызвана отклонением лобной части вправо, а теменной части — влево, что особенно хорошо заметно со стороны чешуи затылочной кости (рис. 4А). У волка оказались травмированы зубы на обеих сторонах челюстей. Судя по характеру повреждений, травмы получены волком в разное время, что вынуждало хищника перемененно пользоваться челюстями одной из сторон, что и вызвало разнонаправленные отклонения частей сагиттального гребня. Возраст волка позволяет судить о скорости процесса деформации.

Логично предположить, что степень искривления сагиттального гребня зависит от тяжести травмы, нарушающей функциональную симметрию жевания. Подтверждение этого мы находим на черепе 13.148.1. Сильная левосторонняя деформация сагиттального гребня (рис. 4В) вызвана обширной травмой каудальной части правой верхнечелюстной кости, полученной, наиболее вероятно, при охоте на лося (рис. 2В). В результате удара копытом практически полностью разрушена коронка хищнического зуба, повреждена коронка M^1 и утрачена часть верхнечелюстной кости вместе с M^2 . На теле верхнечелюстной кости видны трещины выше P^4 , доходящие до слезного отростка скуловой кости.

Более чем в половине случаев ($54.2\% \pm 0.80$) деформация сагиттального гребня вызвана травмами черепа, и это далеко не всегда связано с зубами. Например, последствия травмы, не затрагивающей зубную систему, прослеживаются на черепе волка 13.178.1 (возраст менее 1 года, пол неизвестен) в его затылочной части. В результате травмы оба затылочных гребня и каудальная часть сагиттального гребня деформированы, что ярче проявляется на левой стороне. Возникла общая асимметрия мозгового отдела вправо, которая хорошо видна уже на лобных костях. Так, часть левой лобной кости, формирующая полукруглую линию, приподнята над правой полукруглой линией, а ширина правой

Таблица 5. Частота (%) возникновения травм зубов в зависимости от их функции

Пол	Резцы	Клыки	Премоляры	Хищнические зубы (P^4 , M_1)	Моляры	n
Самец	21.7 ± 8.5	26.1 ± 9.2	30.4 ± 9.5	17.4 ± 7.9	4.3 ± 4.2	23
Самка	18.2 ± 6.7	18.2 ± 6.7	27.3 ± 7.7	15.1 ± 6.2	21.2 ± 7.1	33
Не установлен	44.4 ± 16.1	0	22.2 ± 13.8	22.2 ± 13.8	11.1 ± 10.5	9
Среднее	23.1 ± 5.2	18.5 ± 4.8	27.7 ± 5.5	16.9 ± 4.6	13.8 ± 4.2	65

лобной кости на уровне заглазничного отростка превосходит ширину левой более чем на 17% (33.3 и 28.3 мм соответственно). Межтеменная и частично теменные кости деформированы экзостозами на обеих сторонах. В $45.8 \pm 0.88\%$ на черепах с деформированным сагиттальным гребнем не обнаружено травм зубов или костей черепа.

Экзостозы обнаружены на семи черепах, что составляет $2.3 \pm 0.9\%$ (черепа под номерами 13.41.1, 13.36.1, 13.138.1, 13.166.1, 13.178.1, 13.13.3, 13.17.3), причем в шести случаях они локализованы на одной из сторон межтеменной кости. В пяти случаях аномальные костные наросты сочетаются с травмами лобных или межтеменных костей, причем стороны локализации экзостозов и травм совпадают. На черепе 13.17.3 экзостозы образовались симметрично в передних частях теменных костей каудальнее травмированных лобных костей. В двух случаях признаков травм костей не обнаружено (черепа 13.13.3 и 13.178.1). Кальцификаты встречены на черепах волков всех возрастных групп. При этом мы не считали экзостозами многочисленные и не всегда симметричные костные бугорки на сагиттальном гребне, характерные для волков старшей возрастной группы.

В назально-челюстном отделе обнаружена шестьдесят одна травма, преобладают нарушения целостности коронок зубов, на долю которых приходится $65.6 \pm 6.1\%$. Частота возникновения травм зубов в зависимости от их местоположения представлена в табл. 5.

Общее число случаев травм зубов в табл. 5 приведено с учетом наличия на одном черепе нескольких травмированных зубов из разных отделов.

Различия в частоте травматизма зубов у самцов (19.5%) и самок (30.5%) статистически недостоверны ($F = 0.88$, $P < 0.05$). Наибольший вклад в гендерные различия вносят моляры, но и эти различия находятся вне порога достоверности из-за ограниченного объема выборок ($F = 3.93$, $P < 0.05$).

На двух черепах (№ 13.98.1 и 13.176.1) обнаружены прочно застрявшие между верхними хищническими зубами фрагменты веток диаметром около 10 мм, которые вызвали компрессионный некроз слизистых оболочек и деградацию костной

ткани нёбных пластинок верхнечелюстных костей (рис. 3B).

В лобно-глазничном отделе зарегистрировано 35 травм, причем в $51.4 \pm 8.4\%$ случаев частично или полностью разрушен заглазничный отросток, а в $28.6 \pm 7.6\%$ случаев травмирована скуловая дуга. Два черепа волка (13.58.1 и 13.178.1) заслуживают особого внимания из-за следов травм части лобной кости, формирующей внутреннюю стенку глазницы. В одном случае (череп 13.58.1, самка, возраст 22 месяца), на стенке левой глазницы видны частично зажившие трещины, одна из которых идет горизонтально от решетчатого до слезного отверстия, а другая тянется от барабанной камеры по направлению к заглазничному отростку по височно-теменной части лобной кости, при этом повреждена левая скуловая дуга (рис. 7A). На черепе 13.178.1 (пол неизвестен, возраст менее 1 г.) травма выглядит как обширная вмятина с трещинами в стенке левой глазницы, сломанная скуловая дуга и вершина венечного отростка нижней челюсти (рис. 7B).

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении травм на черепах львов Замбии Ван Валькенбург и Уайт (Van Valkenburgh, White, 2021) выделили два их типа: тупые травмы (серьезные переломы со смещением костей или вдавленности костей), полученные при добыче крупных



Рис. 7. Фрагменты черепов волка с травмами глазницы, левый латеральный вид: А — череп волка 13.58.1., В — череп волка 13.178.1. Стрелками показаны травмированные места.

копытных; глубокие круглые углубления и линейные царапины, вызванные внутривидовыми конфликтами. Как и цитируемые авторы, мы понимаем, что классификация травм черепа волка носит в некоторой степени субъективный характер и не является однозначной. Однако сравнительный анализ разных травм на большой серии черепов позволяет считать, что предложенное нами разделение повреждений по их причинной обусловленности следует считать наиболее вероятным.

Травмы зубов

Повышенная частота травматизма назально-челюстного отдела по сравнению с другими отделами черепа вполне объяснима, поскольку в этом случае разрушения коронок зубов могут возникать как при охоте хищников на крупных копытных, так и при агрессивных контактах и в силу случайных причин. Среди случайных причин на первое место следует поставить разгрызание твердых костей. Ван Валькенбург (Van Valkenburgh, 1988) отметил зависимость между удельным весом костей в питании хищников и травматизмом зубов. Наибольший уровень одонтологических осложнений в связи с образом питания отмечен у типичных костоедов — гиен, наименьший — у кошачьих, а волк занимает промежуточное положение с частотой одонтологических травм 29%. По нашим данным, частота черепов с травмами зубов составляет $13.5 \pm 2.0\%$, т.е. значительно меньше, чем приводит Van Valkenburgh. Подобные расхождения могут быть вызваны различиями в рационе, разными критериями в оценке состояния зубной системы или разным возрастным составом выборок. Как мы указывали выше, к травмам мы отнесли осложненные переломы коронок зубов с обнажением пульпы, которые влекут за собой вторичную инфекцию, болевой эффект и, как следствие этого, частичное нарушение функции жевания. Таким образом, мы не учитывали менее серьезные травмы в виде сколов эмали и частично дентина. В изученной нами коллекции черепов с прижизненной травмой в виде отколотой эмали оказалось 33 черепа, а с нарушением эмали и дентина — 14, т.е. еще 47 черепов с нарушениями коронок зубов. С учетом всех случаев $29.3 \pm 2.6\%$ черепов волков имели одонтологические травмы различной степени тяжести, что в точности соответствует литературным данным (Van Valkenburgh, 1988). При совпадении общего уровня одонтологических травм обращают на себя внимание различия в травматизме зубов разных отделов (табл. 5). В выборке из сорока семи черепов американских волков травмы зубов в зависимости от их местоположения распределились следующим образом: резцы 0%, клыки 42.6%, премоляры 46.8%, хищнические 10.6% (Van Valkenburgh, 1988). Сравнение результатов показало наибольшие расхождения с нашими

данными в уровне травматизма резцов и клыков. В то же время травматизм премоляров хищников Северной Америки совпадает с частотой травм премоляров и моляров волков, осмотренных нами (табл. 5). В другом сравнительном исследовании черепов волков пяти разных территорий Ван Валькенбург с соавторами (Van Valkenburgh et al., 2019) приводит частоту травм зубов в пересчете на число осмотренных зубов. Согласно этим данным, частота поврежденных при жизни клыков колебалась от 4% в Скандинавии до 20% в парке Айл-Ройал. Из осмотренных нами 944 клыков травмированными оказались 1.6%, т.е. травматизм всех зубов у волков центра европейской части России значительно меньше, чем у североамериканских и ближе всего к скандинавским.

При описании состояния зубов клыкам уделяется повышенное внимание из-за их особой функциональной нагрузки, имеющей решающее значение для охоты, защиты и демонстрации социального статуса. Рассуждая о высоком уровне травматизма клыков, Ван Валькенбург (Van Valkenburgh, 1988) высказал предположение, что в процессе эволюции их настоящая форма сложилась как компромисс между эффективностью убийства добычи и прочностью. То есть изогнутый каудально клык наиболее эффективен при схватывании и удержании добычи, но при этом испытывает сильное напряжение из-за своей формы и поэтому подвержен травмам. Поскольку плотоядные животные вонзают свои клыки в движущуюся и сопротивляющуюся добычу, наблюдаемый уровень повреждений, по мнению автора, обусловлен травмами, полученными во время охоты (Van Valkenburgh, 1988; Van Valkenburgh, Hertel, 1993). Эти рассуждения нам представляются не единственно верными. При падении на наиболее крупную добычу, какой является лось, хватки хищников направлены на нанесение кровотокащих ран чаще всего в области паха или промежности, снижающих способность жертвы к сопротивлению (Бологов, 1981). Логичнее предположить, что в процессе эволюции форма клыков волка сформировалась как оптимальное орудие убийства жертвы с точки зрения их эффективности и прочности. Гораздо уязвимее клыки при прямом столкновении друг с другом и костями скелета во время агрессивных внутривидовых контактах и при ударах копытом обороняющегося лося. Подтверждением первого является не только случай, проиллюстрированный на рис. 1А, но и сколы эмали на боковых поверхностях клыков. Последствия ударов копытом в область зубного ряда хорошо видны на рис. 8, и они убедительно свидетельствуют, что подобные случаи лежат за пределами “возможностей” адаптациогенеза. То есть вероятность потери или травмы клыка в этих случаях гораздо реальнее, чем при хватках добычи во время охоты. В одной из своих работ,

посвященных сравнительному анализу частоты травм зубов у крупных плотоядных млекопитающих, Ван Валькенбург (Van Valkenburgh, 2009) показал, что более агрессивные виды ломали зубы чаще, что также является аргументом в пользу высказанной нами точки зрения.

С позиции схватывания и удерживания добычи трудно объяснить высокий уровень травматизма клыков (24.2% верхних и 16.7% нижних) у иберийской рыси (*Lynx pardinus* Temminck 1827) (Collados et al., 2018), питание которой на 94% составляют кролики (Gil-Sánchez et al., 2006).

В своих исследованиях Ван Валькенбург с соавторами убедительно доказал связь уровня травматизма зубов у крупных хищных млекопитающих (вес более 21 кг) с доступностью добычи (Van Valkenburgh, 1988, 2009; Van Valkenburgh et al., 2019; Van Valkenburgh, White, 2021). У волка это обусловлено успешностью охоты на лосей, которая, в свою очередь, определяется обилием жертвы и условиями ее добычи. В Норвегии, где волки добывали в значительном количестве телят лосей, уровень одонтологических травм составил 38%, а на территориях Йеллоустонского национального парка и Айл-Ройал частота травмированных зубов составила 72%. В период сбора краниологического материала соотношение жертва–хищник в парке Айл-Ройал колебалось в диапазоне 20:1–160:1, а в Йеллоустонском парке – 600:1–100:1 (Van Valkenburgh et al., 2019). В период сбора черепов волков в Тверской обл., где собран основной объем материала, на одного хищника приходилось от двадцати до ста лосей, т.е. доступность добычи была ниже, но при этом отмеченный уровень травматизма зубов значительно меньше. Полагаем, что не в последнюю очередь это связано с физиологическим состоянием добываемых животных. Оценка физиологического состояния лосей в районах Тверской области, окружающих Центрально-Лесной заповедник, показала, что животные подвержены заболеванию остеодистрофией, которая проявляется на черепах в виде пародонтоза. Сравнительный анализ черепов лосей добытых охотниками ($n = 147$) и ставших жертвами волков ($n = 74$) показал, что по сравнению с охотниками хищники добывают гораздо больше старых лосей (51.3% против 25.8%) и телят (13.6% против 7.5%). Среди жертв волка лосей больных тяжелой стадией пародонтоза оказалось 67.6%, а среди отстреленных охотниками – 22.9% ($F = 15.63$ при $P = 99.9\%$) (Кораблев и др., 2021). Причем уровень заболевания лосей тяжелой стадией пародонтоза в районе сбора черепов этого вида оказался значительно выше, чем в шести других популяциях (Кораблев, 1989). Наряду с низкой плотностью популяции (средний показатель плотности 1.75 в период сбора черепов лосей) это свидетельство неоптимальных условий обитания.



Рис. 8. Травмы, полученные волками в результате удара копытом обороняющегося лося в область зубного ряда, левый латеральный вид: *A* – череп № 1.11.2; *B* – фрагмент нижней челюсти черепа № 1.18.1.

Другим предположительным фактором, влияющим на прочность зубов и, как следствие этого, повышенный уровень травматизма волков в парке Айл-Ройал Van Valkenburgh с соавторами (2019) считают инбридную депрессию. Проведенное нами исследование генетического разнообразия волков центра европейской части России показало, что на территории сбора краниологического материала обитает генетически высокополиморфная часть континуальной популяции с умеренным значением коэффициента инбридинга (0.061), что также может объяснять относительно низкий уровень одонтологических травм в изученной коллекции (Korablev et al., 2021).

Последствия травмы, возникшей в результате давления на небо фрагмента ветки, застрявшей между верхними зубами, трудно прогнозируемы. На рис. 3*A* изображен череп волка в возрасте примерно восьми месяцев и это позволяет считать, что патологический процесс развивается очень быстро. Описание и фотографию идентичного случая приводит G. Wobeser (1992) при этом сообщает, что животное было в хорошей физической форме.

Травмы черепа

Уровень травматизма черепа волка центральной части России (33.7%) оказался сопоставим с частотой травм (29.7%) хищников Кировской области (Мараков, Козловский, 1986), несколько выше уровня травматизма волков Аляски в 22% (Phillips, 1984) и 25% (Weaver et al., 1992), но значительно ниже этого показателя для львов Замбии в 59% (Van Valkenburgh, White, 2021). Доля травматизма в Кировской обл. могла оказаться заниженной, поскольку часть материала авторы осмотрели на выставке охотничьих трофеев, где вряд ли были черепа с серьезными нарушениями целостности костей.

Наиболее обширные и опасные травмы возникают в лобно-глазничном отделе, две из них показаны на рис. 6. Очевидно, что подобные разрушения могли возникнуть только при сильном ударе,

в результате которого потеря глаза практически неизбежна. Однако частично зажившие травмы на черепе 13.58.1 (рис. 6А) убеждают в том, что такие случаи не всегда заканчиваются летальным исходом, хотя и такой сценарий нельзя исключать. Еще более обширные разрушения лобной кости, подобные тем, что показаны на рис. 2А, обнаружены на пяти черепах (13.51.1, 13.97.1, 13.129.1, 13.55.3, 13.66.3), причем на черепе 13.51.1 разрушению подверглись обе половины лобной кости, а на черепе 13.55.3 — обе половины лобной кости и верхнечелюстная кость. Такие травмы можно принять за последствия ударов, нанесенных охотниками при добывании подранков, однако внимательный анализ дает основания для другой точки зрения. На черепах прослеживается различная степень повреждения лобных костей: от сильных вмятин до разрушения, при котором фрагменты костей вдавлены в лобную пазуху и приросли к ее внутренней поверхности так, что при длительном вываривании черепа не отделяются. На прижизненный характер травм указывает и то, что концы сломанной скуловой дуги имеют сглаженную форму, как, например, на черепе 13.178.1 (рис. 6В), что не характерно для свежего перелома.

Столь значительные разрушения костей черепа не оставляют сомнения, что случаи летального исхода хищников при добыче лося не редки. Возможно, именно этим объясняется низкая частота травм мозгового отдела. Травмы, подобные тем, что встречаются в лобно-глазничном отделе, ни разу не отмечены на костях, формирующих мозговую капсулу, хотя вероятность их появления на двух отделах черепа примерно одинакова. Следы скользящих ударов в теменную область черепа регистрируются в виде сколов в разных частях сагиттального гребня или экзостозов в области межтеменной кости. Несмотря на впечатляющую способность волка восстанавливаться после обширных травм лобных костей, вероятность гибели хищников от подобного разрушения и вдавливания костей мозгового отдела очень высока.

Вместе с тем необходимо признать, что защищенность мозговой капсулы выше, чем у висцерального отдела черепа, за счет мощных жгутов жевательной мускулатуры. Эти мышцы служат своего рода протекторами, смягчающими как удары копытом, так и последствия внутривидовых агрессивных контактов. Однако травмы жевательной мускулатуры тоже не проходят бесследно. Болезненные и долго не заживающие повреждения мышц нарушают функцию жевания и служат причиной деформации сагиттального гребня, что требует более детального обсуждения.

Как указывалось выше, обращает на себя внимание противоречивость данных табл. 2 и 3. В первом случае мы видим достоверное повышение уровня травматизма у волков старших возрастных

групп. Однако данные табл. 3 свидетельствуют об обратной тенденции, частота травм, полученных при агрессивных внутривидовых контактах и охоте на лося, у молодых волков выше, чем у хищников старшей возрастной группы. Эта тенденция не подтверждается статистически, но тем не менее заслуживает внимания. Случайные травмы, в т.ч. возникающие при разгрызании костей, и другие травмы, приводящие к деформации сагиттального гребня (табл. 4), не столь фатальны, как черепно-мозговые травмы, и накапливаются с возрастом животных. Травмы, возникающие от удара копытом обороняющегося лося и полученные при жестких внутривидовых контактах, могут быть летальными или могут приводить к тяжелым посттравматическим осложнениям, и данные табл. 3 свидетельствуют о постепенной элиминации травмированных волков.

К сожалению, разделение травмированных черепов на половозрастные группы позволяет сформировать только незначительные по объему выборки, влияющие на достоверность полученных данных. Тем не менее различия между полами в частоте травм, полученных при охоте на лося, позволяют согласиться с точкой зрения Мэллори с соавторами (Mallory et al., 1994), что самцы первыми контактируют с жертвой и подвергаются большему риску. Более высокая частота травм, полученных в результате внутривидовой агрессии, у самцов свидетельствует, что иерархические отношения в этой группе складываются по более жесткому сценарию. Повышенная частота случайных травм у самок может говорить о том, что они чаще самцов используют в питании кости жертв, а более высокий уровень травматизма моляров у самок, более чем в 4 раза превосходящий этот показатель у самцов (табл. 5), подтверждает это.

Деформация сагиттального гребня

Поскольку гребень используется для прикрепления мощных челюстных мышц, в первую очередь височной мышцы, то и природу деформации следует искать, исходя из его функциональных особенностей. Сагиттальный гребень формируется в раннем возрасте по мере роста височных мышц, и у годовалых волков его каудальная часть, сформированная межтеменной костью, выражена очень хорошо, т.е. темпы его образования весьма высоки. Логично предположить, что его искривление может, а вернее, должно быть вызвано асимметричным воздействием височных мышц. Подобная дисфункция может возникать при травмах жевательной мускулатуры или ротовой полости, в результате чего животное пользуется преимущественно одной стороной челюсти.

Более половины случаев, когда деформации сагиттального гребня сопутствуют травмы зубной системы или костей черепа, свидетельствуют

о взаимосвязи этих нарушений. Отсутствие каких-либо травм на черепах с искривленным сагиттальным гребнем тоже вполне объяснимо. Вероятность получения травмы мышц, без нарушения целостности костной ткани, гораздо выше, поскольку такие травмы могут возникать не только в результате жесткой агрессии или при добыче лося, но и во время игрового поведения и при внутрисемейных конфликтах. В период установления иерархических отношений в стае нанесение укусов в области головы и шеи — обычное явление (Юдин, 2013), а при конфликтах, например, альфа-самки с низкоранговой самкой могут происходить жесткие агрессивные столкновения (Peterson, 1979). На рис. 1А череп принадлежит самке в возрасте около двух лет, а вершина сломанного клыка — волку в возрасте не менее четырех лет, судя по степени его стертости.

Мараков и Козловский (1986) при осмотре 101 черепа волка в 11% случаях отметили “нетипичный” сагиттальный гребень, вероятно, имея в виду его искривление. При этом 26 черепов были осмотрены ими на выставке охотничьих трофеев, и это позволяет предположить, что выборка состояла в большой степени из черепов взрослых животных. Повышение частоты деформации сагиттального гребня с возрастом объяснимо, следы травм остаются на всю жизнь и с возрастом накапливаются.

При осмотре двух черепов волка из коллекции Припятского заповедника Саварин (2008) обнаружил на каждом из них массивные или точечные экзостозы. Автор высказал предположение, что данный патоморфологический процесс вызван нарушением обмена кальция, а причиной нарушений являются инвазия патогенными организмами или гельминтозы. Согласно нашим данным, экзостозы у волка носят посттравматический характер.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поскольку информации о травмах черепа волка немного и данные не всегда сопоставимы, нам трудно дать оценку уровня травматизма черепа волка изученной коллекции. Сравнивая наши данные с результатами других авторов (Мараков, Козловский, 1986; Phillips, 1984; Weaver et al., 1992; Van Valkenburgh, White, 2021), можно высказать осторожное предположение, что уровень травматизма черепа волка изучаемого региона умеренный. На это же указывает и относительно низкая по сравнению с аналогичными показателями на других территориях частота травм зубов. Сопряженность уровня черепно-мозговых травм и травм зубов нам представляется очевидной. Вместе с тем характер обширных травм лобных костей и отсутствие таковых в мозговом отделе черепа не оставляют сомнения в том, что при добывании лосей случаи гибели хищников нередки; подтверждением этого

служат и сообщения других авторов (Rausch, 1967; Pasitschniak-Art et al., 1988; Weaver et al., 1992).

Случаи заживления серьезных черепно-мозговых травм не единичны, и это свидетельствует о том, что социальная организация волка позволяет раненым животным пережить трудный посттравматический период (Rausch, 1967; Pasitschniak-Art et al., 1988; Mallory et al., 1994). Это более вероятно при достаточной обеспеченности пищевыми ресурсами, поскольку случаи каннибализма среди волков также известны (Rausch, 1967).

Подводя итог рассуждениям о травматизме зубов, можно высказать следующие соображения об их распространении у волков центра европейской части России. Относительно высокий уровень травматизма премоляров и моляров, а также резцов по сравнению с другими зубами свидетельствует о стремлении хищников максимально полно использовать добычу и, в случае отсутствия доступной жертвы, возвращаться к остаткам трапезы в виде костей. В то же время, несмотря на низкую численность лосей и трудности в поисках жертвы, добыча лося не представляет собой чрезвычайную сложность из-за ослабленности этих копытных трудной зимовкой и заболеванием остеодинтрофией. Вполне вероятно, что волки могут определять физиологическое состояние лосей ольфакторно до момента нападения или по поведению в первой фазе преследования и таким образом делать выбор более доступной жертвы. Низкий уровень травматизма клыков также говорит об умеренном уровне внутривидовой агрессии из-за оптимальной плотности популяционной группировки волка.

В некоторых случаях внимательный анализ травм черепа волка позволяет судить об особенностях его характера. Так, из девятнадцати осмотренных нами черепов самцов в возрасте пяти и более лет только один отличался обилием следов травм (№ 13.41.3). На костях черепа, принадлежащего крупному волку, мы насчитал семь травм, сколы эмали на боковых поверхностях резцов, клыков и премоляров, свидетельствующих об агрессивных внутривидовых контактах. Кроме того, отсутствовал правый верхний клык, утраченный при охоте на лося, альвеола полностью заросла. Можно сделать вывод, что череп принадлежал особо агрессивному альфа-самцу, который многократно отстаивал свой статус.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа выполнена в рамках темы государственного задания ФГБУ “Центрально-Лесной государственный заповедник” № 1022092900008-7-1.6.12 “Оценка состояния популяций млекопитающих на основе комплексного изучения краниологических коллекций и анализа генетического разнообразия”. Никаких дополнительных грантов на проведение или

руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биби́ков Д.И. (ред.), 1985. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука. 606 с.
- Бологов В.П., 1981. Волк и лось // Охота и охотничье хозяйство. № 3. С. 12–13.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза. Том 1. Парнокопытные и непарнокопытные. Под редакцией В.Г. Гептнера и Н.П. Наумова. М.: Высшая школа. 776 с.
- Зайцев Г.Н., 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 424 с.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.
- Кораблев П.Н., 1989. Патологические изменения верхнечелюстных костей лоса // Экология. № 5. С. 40–44.
- Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н., 2021. Внутрипопуляционная изменчивость и экология псовых. Лисица, енотовидная собака, волк. Тверь. 384 с.
- Мараков С.В., Козловский И.С., 1986. Травматизм волков, специализирующихся на добыче лоса // IV Съезд Всесоюзного териологического общества. М. Т. 2. С. 205.
- Саварин А.А., 2008. Патологии черепа хищных (Carnivora) млекопитающих Припятского заповедника // Научные труды Национального парка “Смольный”. Саранск-Смольный. Вып. 1. С. 191–195.
- Филонов К.П., 1983. Лось. М.: Лесная промышленность. 248 с.
- Юдин В.Г., 2013. Волк Дальнего Востока России: 2-е изд. перераб. и доп. Владивосток: Дальнаука. 412 с.
- Barber-Meyer S., 2012. Severe maxillary osteomyelitis in a gray wolf (*Canis lupus*). Canadian Field Naturalist. V. 126. P. 238–241. DOI:10.22621/cfn.v126i3.1368
- Collados J., Garcia C., Rice C.A., 2018. Dental pathology of the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) part 1: congenital, developmental, and traumatic abnormalities // Journal of Veterinary Dentistry. V. 35. № 3. P. 195–208. DOI 10.1177/0898756418793578
- Gil-Sánchez J.M., Ballesteros-Duperón E., Bueno-Segura J.F., 2006. Feeding ecology of the Iberian lynx *Lynx pardinus* in eastern Sierra Morena (Southern Spain) // Acta Theriologica. V. 51. P. 85–90. doi:10.1007/bf03192659. S2CID 35986175
- Gipson P., Ballard W., Nowak R., Mechlo L., 2000. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear // Journal of Wildlife Management. V. 64. № 3. P. 752–758.
- Janssens L., Verhaert L., Berkowic D., Adriaens D., 2016. A standardized framework for examination of oral lesions in wolf skulls (Carnivora: Canidae: *Canis lupus*) // Journal of Mammalogy. V. 97. № 4. P. 1111–1124. DOI: 10.1093/jmammal/gyw058
- Korablev M.P., Korablev N.P., Korablev P.N., 2021. Genetic diversity and population structure of the grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) and evidence of wolf × dog hybridization in the centre of European Russia // Mammalian Biology. V. 101. P. 91–104. DOI: 10.1007/s42991-020-00074-2
- Mallory F.F., Hillis T.L., Blomme C.G., Hurst W.G., 1994. Skeletal Injuries of an Adult Timber Wolf, *Canis lupus*, in Northern Ontario // Canadian Field-Naturalist. V. 108. № 2. P. 230–232.
- Mech L.D., 1970. The Wolf: The ecology and behavior of an endangered species. New York: The Natur. Hist. press Garden City. 384 p.
- Mech L.D., Nelson M.E., 1989. Evidence of prey-caused mortality in three wolves // The American Midland Naturalist. V. 123. № 1. P. 207–208.
- Mukherjee S., Heithaus M.R., 2013. Dangerous prey and daring predators: a review // Biological Reviews. V. 88. P. 550–563. DOI: 10.1111/brv.12014
- Nielsen C.A., 1977. Wolf necropsy report: preliminary pathological observations. Alaska Department of Fish and Game, Juneau, Alaska. 128 p.
- Pasitschniak-Art M., Taylor M.E., Mesh L.D., 1988. Note on skeletal injuries an adult arctic wolf // Arctic and Alpine Research. V. 20. № 3. P. 360–365.
- Peterson R., 1979. Social rejection following mating of a subordinate wolf // Journal of Mammalogy. V. 60. № 1. P. 219–221.
- Phillips M.K., 1984. The cost to wolves of preying on ungulates // Appendices and Abstracts. Joint Meeting of the American Society of Mammalogists and the Australian Mammal Society. Sydney. Australian Mammalogy. V. 8. P. 99.
- Rausch R.A., 1967. Some Aspects of the Population Ecology of Wolves, Alaska // American Zoologist. V. 7. P. 253–265.
- Van Valkenburgh B., 1988. Incidence of tooth breakage among large, predatory mammals // American Naturalist. V. 131. № 2. P. 291–302. DOI: 10.1086/28

- Van Valkenburgh B.*, 2009. Costs of carnivory: tooth fracture in Pleistocene and recent carnivores // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 96. P. 68–81. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2008.01108.x
- Van Valkenburgh B., Hertel F.*, 1993. Tough times at La Brea: tooth breakage in large carnivores of the late Pleistocene // *Science*. V. 261. P. 456–459.
- Van Valkenburgh B., Peterson R.O., Smith D.W., Stahler D.R., Vucetich J.A.*, 2019. Tooth fracture frequency in gray wolves reflects prey availability // *eLife*. V. 8. e48628. DOI: 10.7554/eLife.48628
- Van Valkenburgh B., White P.A.*, 2021. Naturally-occurring tooth wear, tooth fracture, and cranial injuries in large carnivores from Zambia // *Peer J.V.* 9. e11313. DOI: 10.7717/peerj.11313
- Weaver J.L., Arvidson C., Wood P.*, 1992. Two wolves, *Canis lupus*, killed by a moose, *Alces alces* in Jasper National Park, Alberta // *Canadian field-naturalist*. V. 106. № 1. P. 126–127.
- Wobeser G.*, 1992. Traumatic, degenerative, and developmental lesions in wolves and coyotes from Saskatchewan // *Journal of Wildlife Diseases*. V. 28. № 2. P. 268–275.

TRAUMATISM OF GREY WOLF (*CANIS LUPUS*, CANIDAE, CARNIVORA) SKULLS IN THE CENTER OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

P. N. Korablev^{1, *}, N. P. Korablev^{2, 3}, M. P. Korablev⁴

¹Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Tver oblast, 172521 Russia

²Polistovsky State Nature Reserve, Bezhanitsy, Pskov oblast, 182840 Russia

³Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki, Pskov oblast, 182112 Russia

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: cranlab@mail.ru

A total of 297 wolf skulls from the collection of the Central Forest State Biosphere Reserve were studied for the presence of injuries. Of these, 129 ($43.4 \pm 2.9\%$) skulls had traumas of various origins or a deformed sagittal crest. Aside from the sagittal crest, the rate of traumas was $32.3 \pm 2.7\%$. Based on the causes of origin, the traumas were divided into three groups: those received when hunting moose, as a result of aggressive intraspecific contacts, and accidental. Complicated fractures of dental crowns predominate among accidental traumas. Moose hunting traumas and intraspecific aggression are more common in subadult wolves than in adults, this being explicable by the elimination of injured animals. The incidence of accidental traumas, on the other hand, was increased with age. The level of traumas serves as a population characteristic indicating tension in the predator-prey system and the degree of intraspecific aggression.

Keywords: injury, aggressive contacts, moose

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

УДК 598.235.4: 576.895.1(470.22)

К ФАУНЕ ГЕЛЬМИНТОВ БОЛЬШОГО БАКЛАНА (*PHALACROCORAX CARBO*) ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА (СЕВЕРО-ЗАПАД РОССИИ)

© 2024 г. Г.А. Яковлева*

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

*e-mail: galina_il87@mail.ru

Поступила в редакцию 07.07.2023 г.

После доработки 27.10.2023 г.

Принята к публикации 01.11.2023 г.

Получены новые данные о видовом составе паразитов большого баклана (*Phalacrocorax carbo*), расселяющегося в бассейне Ладожского озера. Из 9 обнаруженных видов впервые для Северо-Запада России найдены: трематода *Metorchis xanthosomus*, нематоды *Cyathostoma microspiculum*, *Syncuaria squamata* и *Eustrongylides mergorum*. Другие обнаруженные виды — типичные и широко распространенные гельминты рыбоядных птиц, повсеместно встречающиеся в Палеарктике, — нематоды *Contracaecum rudolphii*, трематоды *Petasiger radiatus*, *P. phalacrocoracis* и цестоды *Paradilepis scolecina*, *Ligula intestinalis*. Специфичными паразитами для бакланов являются *P. phalacrocoracis*, *Syncuaria squamata* и *Cyathostoma microspiculum*. Среди обнаруженных паразитов некоторые виды (*M. xanthosomus*, *E. mergorum*, *C. rudolphii* и *L. intestinalis*) имеют эпизоотическое значение.

Ключевые слова: *Phalacrocorax carbo sinensis*, *Phalacrocorax carbo carbo*, паразиты, Карелия

DOI: 10.31857/S0044513424010125, **EDN:** JCMIOG

Большой баклан (*Phalacrocorax carbo* Linnaeus 1758) — крупная водоплавающая птица, длина тела достигает 80–95 см, размах крыльев 130–150 см, масса 1.7–2.8 кг. Ареал обширен, включает все континенты, кроме Южной Америки и Антарктиды (Степанян, 2003; Moravec, Scholz, 2016). На Северо-Западе России обитают большие бакланы двух подвидов. Североатлантический подвид *Ph. c. carbo* гнездится и встречается во время миграций по морскому побережью Европы и на островах Белого и Баренцева морей (Рёв, Панёва, 2003). Более мелкий по размерам евразийский подвид *Ph. c. sinensis* появился в российской части Балтийского моря более 25 лет тому назад и расселился на островах Финского залива (Гагинская и др., 2016). В южной Карелии распространен большой баклан подвида *Ph. c. sinensis* (Лапшин, 2015). Стремительный рост численности инвазивного вида представляет определенную опасность для аборигенной орнитофауны, так как между бакланами и другими птицами возникают пищевая конкуренция и соперничество за места гнездования (Артемьев и др., 2009, 2021; Лапшин, Михалева, 2021). Расширение ареала бакланов может сопровождаться распространением различных видов гельминтов. У исследованной ранее единичной особи большого баклана,

гнездящегося на островах Ладожского озера, выявлены пять видов гельминтов — *Paradilepis scolecina*, *Ligula intestinalis*, *Petasiger phalacrocoracis*, *P. radiatus* и *Contracaecum rudolphii* (Яковлева и др., 2019). Поэтому новые данные играют важную роль для понимания процессов динамики эпизоотической ситуации бассейна Ладожского оз.

Данное исследование позволяет расширить наши знания о видовом богатстве и разнообразии гельминтов активно расселяющегося инвазивного вида в водоемах Приладожья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методом полного гельминтологического вскрытия исследованы две молодые особи большого баклана, добытые в августе–начале сентября 2020 г. в акватории Ладожского оз. Первая особь извлечена из садков на форелевом хозяйстве (61.59° с.ш., 30.59° в.д.), вторая — из рыболовных сетей (60.98° с.ш., 32.61° в.д.). Птицы были заморожены для транспортировки и дальнейшего исследования. Сбор, фиксация и камеральная обработка паразитологического материала выполнялись по стандартным методикам (Дубинина, 1971). На наличие гельминтов исследовали желудочно-кишечный

тракт и органы птиц (желудок, сердце, печень, почки, легкие и трахея), вскрытие головного и спинного мозга не проводилось.

Идентификация гельминтов проводилась на основе ключей и оригинальных описаний (Baruš et al., 1978; Определитель трематод ..., 1985, 1986; Ryzhikov et al., 1985; Сонин, Баруш, 1996; Kanarek, 2009). Систематический список видов приведен в соответствии со Всемирным регистром морских видов (WoRMS Editorial Board, 2023). По результатам идентификации и подсчета обнаруженных гельминтов вычисляли значения количественных параметров зараженности птиц. Морфологическое исследование паразитов проводили с использованием видеосистемы Olympus CX-41 (Olympus Corporation, Токио, Япония) и Levenhuk C1400 NG, программное обеспечение Levenhuk ToupView V.3.5 (оборудование Центра коллективного пользования Карельского научного центра РАН). Обе исследованные особи были самцами первого года жизни. Дополнительно нами было изучено питание бакланов путем анализа содержимого желудочно-кишечного тракта.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования у большого баклана бассейна Ладожского озера выявлено 9 видов гельминтов (табл. 1). Известный ранее состав паразитов (Яковлева и др., 2019) обогатился 4 новыми видами — трематодой *Metorchis xanthosomus* и нематодами *Cyathostoma microspiculum*, *Synsauria squamata* и *Eustrongylides mergorum*, которые впервые зарегистрированы у большого баклана в условиях интродукции.

Трематода *M. xanthosomus* (30 экз.) обнаружена у одного из исследованных бакланов и относится к аборигенной паразитофауне. Этот вид в акватории Ладожского оз. ранее отмечен (в небольшом количестве) у среднего крохале (*Mergus serrator*), добытого в весенний период (в печати Яковлева и др.).

Нематода *C. microspiculum* — новый вид для орнитофауны акватории Ладожского оз., обнаружен в трахее обеих исследованных особей молодых бакланов. Наличие нематоды у молодых птиц указывает на то, что расселение хозяина сопровождается интродукцией паразита. Ранее нематода *C. microspiculum* отмечалась у бакланов в акватории Балтийского моря в границах Польши (Kanarek, Rokicki, 2005; Kanarek, Zaleśny, 2014; Biedunkiewicz et al., 2012) и Германии (Oßmann, 2008). Согласно данным Kanarek (2009), первыми промежуточными хозяевами *C. microspiculum* являются солоноватоводные остракоды или другие водные членистоногие, а рыбацкие птицы служат окончательными хозяевами.

Нематода *S. squamata* является космополитным видом, зарегистрирована как в местах зимовок

бакланов, так и на территории Российской Федерации (Baruš et al., 1978; Švažas et al., 2011; Moravec, Sholz, 2016). У исследованных птиц этот паразит был немногочислен и обнаружен только у одной особи. Жизненный цикл этой нематоды проходит с участием различных видов остракод (Ostracoda) (Курочкин, 1958; Wong, Anderson, 1987; Moravec, Scholz, 1994).

К аборигенной паразитофауне птиц Ладожского оз. относится и нематода *Eustrongylides mergorum*, найденная у одной из исследованных особей бакланов. Встречаемость этих нематод ранее зафиксирована для среднего крохале, добытого в весенний период (Яковлева, Lebedeva, 2019).

Остальные пять обнаруженных видов паразитов большого баклана — это типичные и широко распространенные гельминты рыбацких птиц, повсеместно встречающихся в Палеарктике (Корнюшин, 2008). Высокая интенсивность заражения показана для трематоды *Petasiger phalacrocoracis*, обнаруженной в желудке и кишечнике, а также нематоды *Contracaecum rudolphii*, местом локализации которых были стенка пищевода и желудок (табл. 1). Вид *Petasiger phalacrocoracis* — специфичный для бакланов и веслоногих птиц паразит (Яковлева и др., 2019).

Среди найденных паразитов некоторые виды имеют эпизоотическое значение. Представители родов *Contracaecum*, *Eustrongylides* при высокой зараженности рыб ухудшают их товарное качество, что приводит к значительным экономическим потерям. В полученном материале гельминты *C. rudolphii* представлены как молодыми, так и половозрелыми особями. Личинки *Contracaecum rudolphii* способны вызвать заболевания и патологию у рыб, а также представляют опасность для здоровья человека (Корнюшин, 2008).

Следует отметить обнаружение у исследованных птиц цестод *Ligula intestinalis*. Баклан может стать для Ладожского оз. ключевым видом в развитии очага массового лигулезиса карповых рыб.

В целом видовой состав обнаруженных гельминтов свидетельствует о преимущественном питании бакланов рыбой, что подтверждается и литературными данными (Prejs, 1978; Martyniak et al., 1997; Mellin, Krupa, 1997). Обе исследованные нами особи содержали в желудочно-кишечном тракте фрагменты растений и частично переваренную плотву; может встречаться и окунь (Яковлева и др., 2019).

Учитывая, что баклан осваивает новые места обитания, его паразитофауна может расширяться за счет часто и широко встречающихся гельминтов различных рыбацких птиц, отмеченных ранее на Северо-Западе России. Однако она не будет отличаться высоким видовым богатством, так как многие виды гельминтов, отмеченные в литературе (Определитель трематод ..., 1985, 1986; Kanarek, Rokicki, 2005; Sitko et al., 2006; Корнюшин, 2008;

Таблица 1. Видовой состав гельминтов большого баклана акватории Ладожского озера

Группа паразитов	Вид паразита	Локализация	Число гельминтов, экз.	
			1-я особь (61.59° с.ш., 30.59° в.д.)	2-я особь (60.98° с.ш., 32.61° в.д.)
Цестоды	<i>Paradilepis scolecina</i> (Rudolphi 1819)	12-перстная кишка	2	—
	<i>Ligula intestinalis</i> (Linnaeus 1758) Gmelin 1790	Кишечник, желудок	—	2
Трематоды	<i>Petasiger phalacrocoracis</i> (Yamaguti 1939)	Желудок, 12-перстная кишка	1541	278
	<i>P. radiatus</i> (Dujardin 1845) Tkach, Kudlai & Kostadinova 2015	Тонкий кишечник	34	9
	<i>Metorchis xanthosomus</i> (Creplin 1846) Braun 1902	Протоки желчного пузыря	—	30
Нематоды	<i>Contracaecum rudolphii</i> (Hartwich 1964)	Желудок, пищевод	371	242
	<i>Cyathostoma</i> (<i>Cyathostoma</i>) <i>microspiculum</i> (Skrjabin 1915)	Трахея	6	14
	<i>Syncuaria squamata</i> (Linstow 1883) Wong, Anderson & Bartlett 1986	Кишечник	—	2
	<i>Eustrongylides mergorum</i> (Rudolphi 1809)	Пищевод	1	—
Всего видов			6	7

Прочерк – не обнаружено.

Oßmann, 2008; Švažas et al., 2011; Biedunkiewicz et al., 2012; Kanarek, Zalesny, 2014 и др.), используют морских промежуточных хозяев в своем цикле развития.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен рецензентам за замечания по тексту рукописи а также приносит благодарность А.Н. Паршукову за помощь в доставке материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0005, № г.р. 122032100130-3).

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU. Птицы были найдены мертвыми в рыболовных сетях и садках.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемов А.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Сазонов С.В., Хохлова Т.Ю., 2009. Новый список Красной книги Республики Карелия // Труды КарНЦ РАН. № 1. С. 75–80.

Артемов А.В., Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В., Матанцева М.В., Симонов С.А., 2021. Новый список птиц Красной книги Республики Карелия // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Экспресс-вып. 2126. С. 4875–4881.

Гагинская А.Р., Бианки В.В., Рычкова А.Л., Носков Г.А., Коузов С.А., Кравчук А.В., Контиокорни Я., 2016. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобынские. Отв. ред. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р. Спб.: Професионал. С. 55–61.

Дубинина М.Н., 1971. Паразитологическое исследование птиц. Л.: Наука. Ленинградское отделение. 140 с.

Корнюшин В.В., 2008. Большой баклан (*Phalacrocorax carbo* L.) как потенциальный источник распро-

- странения гельминтозов рыб, охотничье-промысловых и домашних птиц // Сборник трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Вып. 11. С. 202–203.
- Курочкин Ю.В., 1958. К изучению нематод рода *Skrjabinocara* Kuraschwili, 1941 // Труды Астраханского гос. заповедника. Вып. 4. С. 325–336.
- Лапшин Н.В., 2015. О большом баклане *Phalacrocorax carbo* в южной Карелии // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Экспресс-вып. 1149. С. 1919–1925.
- Лапшин Н.В., Михалева Е.В., 2021. К статусу большого баклана *Phalacrocorax carbo* в Карелии // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Экспресс-вып. 2074. С. 2487–2496.
- Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики (брахилаймиды, клиностомиды, циклоцелиды, фасциолиды, нотокотилиды, плагиорхиды, шистосоматиды), 1985. М.: Наука. 256 с.
- Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики (описторхиды, рениколиды, стригеиды), 1986. М.: Наука. 216 с.
- Рёв Н., Панёва Т.Д., 2003. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* // Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. Норвежский полярный институт. С. 30–34.
- Сонин М.Д., Баруш В., 1996. Нематоды диких куриных птиц Палеарктики. М.: ИНПА РАН. 177 с.
- Степанян Л.С., 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ “Академкнига”. 808 с.
- Яковлева Г.А., Артемьев А.В., Лебедева Д.И., 2019. Экспансия большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L. 1758) на Северо-Западе России как возможность распространения паразитов // Российский журнал биологических инвазий. № 4. С. 118–123. <https://doi.org/10.1134/S2075111720010129>
- Baruš V., Sergeeva T.P., Sonin M.D., Ryzhikov K.M., 1978. Helminths of Fish-Eating Birds of the Palearctic Region. I. Nematoda. Moscow–Prague: Academia Praha. 319 p.
- Biedunkiewicz A., Dziekońska-Rynko J., Rokicki J., 2012. Black cormorant *Phalacrocorax carbo* (L. 1758) as a vector of fungi and parasites occurring in the gastrointestinal tract // Biologia. V. 67. № 2. P. 417–424. <https://doi.org/10.2478/s11756-012-0012-2>
- Kanarek G., 2009. The occurrence of *Cyathostoma* (*Cyathostoma*) *microspiculum* (Skrjabin, 1915) (Nematoda: Syngamidae) in the great cormorant (*Phalacrocorax carbo* (L. 1758)) in north-eastern Poland // Journal of Helminthology. V. 83. № 4. P. 391–398. <https://doi.org/10.1017/S0022149X09990307>
- Kanarek G., Zaleśny G., 2014. Extrinsic- and intrinsic-dependent variation in component communities and patterns of aggregations in helminth parasites of great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) from N.E. Poland // Parasitology Research. № 113. P. 837–850. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3714-7>
- Kanarek G., Rokicki J., 2005. The status of studies on the helminth fauna of the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in northern Poland // Wiadomości Parazytologiczne. V. 51. № 2. P. 165.
- Martyniak A., Terlecki J., Boroń S., Hliwa P., Szamańska U., Gabryś B., Romaniewicz A., 1997. Diet composition of cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* from pellets collected at Katy Rybackie colony, northern Poland // Ricerche di Biologia della Selvaggina. Suppl. 26. P. 505–510.
- Mellin M., Krupa R., 1997. Diet of cormorant, based on the analysis of pellets from breeding colonies in NE Poland // Ricerche di Biologia della Selvaggina. Suppl. 26. P. 511–515.
- Moravec F., Scholz T. 1994. Observations on the development of *Syncuaria squamata* (Nematoda: Acuariidae), a parasite of cormorants, in the intermediate and paratenic hosts // Folia Parasitologica. № 41. P. 183–192.
- Moravec F., Scholz T., 2016. Helminth parasites of the lesser great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* from two nesting regions in the Czech Republic // Folia Parasitologica. № 63: 022. <https://doi.org/10.14411/fp.2016.022>
- Obmann S., 2008. Untersuchungen zum Helminthenbefall beim Kormoran (*Phalacrocorax carbo*) und Graureiher (*Ardea cinerea*) aus sächsischen Teichwirtschaften – ein Beitrag zu Parasitenbefall, Epidemiologie und Schadwirkung. 217 p. Inaugural – Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doctor medicinae veterinariae (Dr. med. vet) durch die Veterinärmedizinische Fakultät der Universität Leipzig.
- Prejs A., 1978. Lakes eutrofisation and the ichthiofauna // Wiadomości Ekologiczne. V. 24. P. 201–208.
- Ryzhikov K.M., Rysavy B., Khokhlova I.G., Tolkatcheva L.M., Korniyushin V.V., 1985. Helminths of Fish-Eating Birds of the Palearctic Region. II. Cestoda and Acanthocephales. Moscow–Prague: Academia Praha. 412 p.
- Sitko J., Faltýnková A., Scholz T., 2006. Checklist of the Trematodes (Digenea) of birds of the Czech and Slovak Republics. Moravian Ornithological Station, Comenius Museum, Horní náměstí 1, 751 52 Přerov, Czech Republic. 111 p.
- Švažas S., Chukalova N., Grishanov G., Pūtyš Ž., Sruoga A., Butkauskas D., Raudonikis L., Prakas P., 2011. The role of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) for fish stock and dispersal of helminthes parasites in the Curonian Lagoon area // Veterinarija ir zootechnika. V. 55. № 77. P. 79–85.
- Wong P.L., Anderson R.C., 1987. Development of *Syncuaria squamata* (Linstow, 1883) (Nematoda: Acuarioidae) in ostracods (Ostracoda) and double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus auritus*) // Canadian Journal of Zoology. № 65. P. 2524–2531.

WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species, 2023. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2023-04-17. <https://doi.org/10.14284/170>

Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., 2019. Nematodes of the red-breasted merganser (*Mergus serrator* L.) in Karelia // Russian Journal of Nematology. V. 27. № 25. P. 159–160.

ON THE HELMINTH FAUNA OF THE GREAT CORMORANT, *PHALACROCORAX CARBO*, IN LAKE LADOGA, NORTHWESTERN RUSSIA

G. A. Yakovleva*

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences,
Pushkinskaya St., 11, Petrozavodsk, 185910 Russia*

**e-mail: galina_il87@mail.ru*

New data on the species composition of parasites of the Great Cormorant, *Phalacrocorax carbo*, from the coasts of Lake Ladoga are presented. The parasitic fauna of the Great Cormorant consists of 9 species. Four species are found in the Northwest of Russia for the first time: the trematode, *Metorchis xanthosomus*, and the nematodes, *Cyathostoma microspiculum*, *Syncuaria squamata*, and *Eustrongylides mergorum*. *P. phalacrocoracis*, *Syncuaria squamata* and *Cyathostoma microspiculum* are parasites specific of cormorants. Other identified parasites (*Contracaecum rudolphii*, *Petasiger radiatus*, *P. phalacrocoracis*, *Paradilepis scolecina*, *Ligula intestinalis*) are typical and widespread helminthes of fish-eating birds that are ubiquitous in the Palaearctic. Some species (*M. xanthosomus*, *E. mergorum*, *C. rudolphii* and *L. intestinalis*) are of epizootic importance.

Keywords: Phalacrocorax carbo sinensis, Phalacrocorax carbo carbo, parasites, Karelia