

Том 103, Номер 5

ISSN 0044-5134

Май 2024

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 5, 2024

Пресноводные губки (Porifera, Spongillidae) в Субарктике Западной Сибири <i>А. А. Герасимова, Т. А. Шарапова, А. Г. Герасимов</i>	3
О нахождении личинок <i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg 1793) (Bivalvia, Ostreidae) в Черном море <i>Е. В. Лисицкая, С. В. Щуров</i>	11
Новые и интересные виды выемчатокрылых молей рода <i>Photodotis</i> Meyrick 1911 (Lepidoptera, Gelechiidae) с острова Суматра <i>М. М. Омелько, Н. В. Омелько</i>	16
Изменчивость количества лимфы в подкожных синусах у травяной лягушки (<i>Rana temporaria</i>) <i>Н. А. Булахова, К. И. Шишикина</i>	21
Морфологические, экологические и генетические особенности песчаной широколобки (<i>Leocottus kesslerii</i> , Cottidae) из озер Байкал, Арахлей и Гусиное (Забайкалье) <i>О. Т. Русинек, И. Е. Михеев, Н. В. Анненкова, А. А. Суханов, В. Г. Сиделева</i>	30
Пространственная организация населения птиц Средней Сибири <i>Л. Г. Вартапетов, А. А. Романов, Е. В. Шемякин</i>	43
История расселения и современный гнездовой ареал лебедя-шипуна (<i>Cygnus olor</i> , Anatidae, Aves) на Северо-Западе России <i>С. А. Коузов, В. М. Храбрый, А. В. Кравчук, Ю. Ю. Смирнов, С. В. Лукьянов, Е. В. Абакумов, Н. И. Коузова, Е. А. Новикова</i>	55
Пространственная структура гнездовых поселений белой совы (<i>Bubo scandiacus</i> , Strigiformes, Strigidae) в тундрах северо-западного Таймыра <i>С. П. Харитонов</i>	73
Кожно-волосистой покров тибетского хомячка (<i>Urocrinetus kamensis</i> , Cricetidae, Rodentia): сравнительно-морфологический анализ <i>О. Ф. Чернова, Н. Ю. Феоктистова, И. Б. Солдатова, А. В. Суров</i>	85
Ключи для определения представителей семейства Muridae (Rodentia) Уральского региона по одонтологическим признакам <i>С. В. Зыков</i>	100
Методика зоологических исследований	
Сравнение двух методов анализа разнообразия формы переднего отдела m1 серых полевок (Rodentia, Arvicolini) на модельной выборке: частотный анализ морфотипов и геометрическая морфометрия <i>И. Я. Павлинов</i>	112

Contents

Volume 103, № 5, 2024

Spongilidae (Porifera, Spongillidae) in the Subarctic of Western Siberia <i>A. A. Gerasimova, T. A. Sharapova, A. G. Gerasimov</i>	3
The first record of larval <i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg 1793) (Bivalvia, Ostreidae) from the Black Sea <i>E. V. Lisitskaya, S. V. Shchurov</i>	11
New or interesting species of gelechiid moths of the genus <i>Photodotis</i> Meyrick 1911 (Lepidoptera, Gelechiidae) from the island of Sumatra, Indonesia <i>M. M. Omelko, N. V. Omelko</i>	16
Variation in the quantity of lymph in the subcutaneous sinuses in the Common frog (<i>Rana temporaria</i>) <i>N. A. Bulakhova, K. I. Shishikina</i>	21
Morphological, ecological and genetic characteristics of the sand shrew (<i>Leocottus kesslerii</i> , Cottidae) from the lakes Baikal, Arakhlei and Gusinoe, Transbaikalia <i>O. T. Rusinek, I. E. Mikheev, N. V. Annenkova, A. A. Sukhanov, V. G. Sideleva</i>	30
Spatial organization of the bird communities of Central Siberia <i>L. G. Vartapetov, A. A. Romanov, E. V. Shemyakin</i>	43
Dispersal history and current breeding range of the Mute Swan (<i>Cygnus olor</i> , Anatidae, Aves) in northwestern Russia <i>C. A. Kouzov, V. M. Khrabry, A. V. Kravchuk, Y. Y. Smirnov, C. V. Lukyanov, E. V. Abakumov, N. I. Kouzova, E. A. Novikova</i>	55
Spatial structure of breeding settlements of the Snowy Owl (<i>Bubo scandiacus</i> , Strigiformes, Strigidae) in the tundra of the Taimyr Peninsula <i>S. P. Kharitonov</i>	73
Skin and hair of the Tibetan Hamster (<i>Urocrinetus kamensis</i> , Crocetidae, Rodentia): A comparative morphological analysis <i>O. F. Chernova, N. Yu. Feoktistova, I. B. Soldatova, A. V. Surov</i>	85
Identification keys to the species of Muridae (Rodentia) from the Ural region, based on dental characters <i>S. V. Zykov</i>	100

Methods of Zoological Investigations

Comparing two methods of disparity analysis of the anterior portion of m1 in the gray voles (Rodentia, Arvicolini) in a model sample: frequency analysis of morphotypes and geometric morphometrics <i>I. Ya. Pavlinov</i>	112
---	-----

УДК 593.4 (571.1)

ПРЕСНОВОДНЫЕ ГУБКИ (PORIFERA, SPONGILLIDAE) В СУБАРКТИКЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. А. А. Герасимова^{a,*}, Т. А. Шарапова^a, А. Г. Герасимов^b

^aФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр
Тюменский научный центр СО РАН, Тюмень, 625026 Россия

^bТюменский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии”, Тюмень, 625026 Россия

*e-mail: nstya_vid@mail.ru

Поступила в редакцию 24.01.2024 г.

После доработки 21.03.2024 г.

Принята к публикации 12.04.2024 г.

При изучении зооперифитона водоемов и водотоков Субарктики Западной Сибири были выявлены пресноводные губки. Исследования проводили на участках южной тундры и лесотундры, которые, в свою очередь, условно были поделены на три зоны: западную, центральную и восточную. Всего исследованиями было охвачено 40 водоемов и водотоков. Найдено три вида губок — *Spongilla lacustris*, *Ephydatia muelleri* и *Ephydatia fluviatilis*. Наиболее часто встречается *S. lacustris*, реже — *E. muelleri* и единично — *E. fluviatilis*. Максимальные значения количества видов и их встречаемости отмечены в водоемах лесотундры. Проведены линейные промеры и размерный анализ геммул и элементов скелетной системы губок. Выявлена тенденция уменьшения размеров скелетных структур исследуемого биологического материала в сравнении с литературными данными.

Ключевые слова: губки, зооперифитон, Россия, водоемы, встречаемость

DOI: 10.31857/S0044513424050011, **EDN:** USPHUD

Для равнины Западной Сибири характерна развитая гидрологическая сеть, по этой равнине протекают 7 крупных рек, с развитой поймой, богатой придаточными водоемами, озерами и сорами. Также типичным элементом ландшафта являются озера, здесь их около 1 млн общей площадью 100 тыс. км² (Западная Сибирь, 1963; Антонов, 1966; Малик, 1990; Савченко, 1992). Исследование различных групп гидробионтов по-прежнему является одним из актуальных вопросов на территории Западной Сибири.

Несмотря на более чем 100-летнее изучение и накопление информации о пресноводных губках (Annandale, 1915; Резвой, 1936), данные о распространении и развитии губок на территории Западной Сибири минимальны (Резвой, 1936; Безматерных, 2008; Шарапова, 2007; Шарапова и др., 2014; Шарапова, Герасимова, 2016). В современный период наиболее изучена эта группа в озере Байкал, это касается как эндемиков, так и широко распространенных видов (Букшук и др., 2015; Топчий и др., 2023; Maikova et al., 2020), сведения о спонгиофауне других регионов крайне отрывочны (Скальская и др., 2006; Соколова, Палатов, 2014). При невысоком видовом разнообразии — около 200 видов (Manconi, Pronzato, 2008) — пресноводные губки широко распространены

по территории земного шара. В большинстве случаев данная особенность объясняется возможностью продуцировать геммулы. Благодаря геммулам губки могут переживать неблагоприятные условия окружающей среды (экстремально низкие и высокие температуры, пересыхание водоемов) и переноситься на большие расстояния (Трылис, 1992; Manconi, Pronzato, 2002; Анакина, 2010). Поэтому Spongilida можно встретить в водоемах со стоячей водой, в реках, ручьях и протоках с различной скоростью течения (Manconi, Pronzato, 2002, 2008). За последние 30 лет исследований получены новые данные о видовом составе и распространении пресноводных губок в водоемах и водотоках Западной Сибири от северной лесостепи до южных тундр (Шарапова и др., 2014).

Цель данной работы — выявление видового состава, распространения и встречаемости, изучение линейных характеристик элементов скелетной системы пресноводных губок на северных границах обитания — в Субарктике Западной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Губки развиваются на твердых субстратах различного происхождения и являются типичными



Рис. 1. Карта района исследования: 1–3 – зоны исследования в южной тундре (1 – западная, 2 – центральная, 3 – восточная); 4–6 – зоны исследования в лесотундре (4 – западная, 5 – центральная, 6 – восточная).

перифитонными организмами (Резвой, 1936; Протасов, 1994). Изучение зооперифитона Субарктики проводили в зоне южной тундры (2001–2002 гг.) и лесотундры (2013–2016 гг.) в конце июля–первой половине августа на территории Ямало-Ненецкого автономного округа. В обеих зонах пробы условно разделили на три участка – западный, центральный и восточный (рис. 1).

На западном участке в зоне южной тундры исследования проводили на полуострове Ямал – обследовали р. Нурмаяха, ее притоки и озера ($68^{\circ}28'–68^{\circ}32'$ с.ш., $72^{\circ}29'–72^{\circ}34'$ в.д.), в лесотундре – в Приуральском районе на р. Полуй и озерах ($66^{\circ}01'–66^{\circ}20'$ с.ш., $67^{\circ}31'–68^{\circ}40'$ в.д.). На центральном участке в зоне южной тундры пробы отбирали на полуострове Тазовский, на реке Монгоюрбэй, ее притоках и озерах ($67^{\circ}48'$ с.ш., $76^{\circ}50'$ в.д.), в лесотундре – в Пуровском районе, на протоке р. Пур и озерах ($66^{\circ}59'$ с.ш., $78^{\circ}16'$ в.д.). На восточном участке в зоне южной тундры изучение зооперифитона вели на Гыданском полуострове, на протоках и озерах бассейна р. Мессояха ($67^{\circ}59'$ с.ш., $77^{\circ}57'$ в.д.), в зоне лесотундры – в Тазовском районе, на озерах бассейна р. Таз ($66^{\circ}41'–67^{\circ}30'$ с.ш., $78^{\circ}32'–79^{\circ}33'$ в.д.). Всего в Субарктике было обследовано 7 рек, 3 протоки и 30 озер. В период исследования температура воды в водоемах и водотоках южной тундры колебалась от $+12$ до $+18^{\circ}\text{C}$, в лесотундре – от $+13$ до $+25^{\circ}\text{C}$.

Пробы зооперифитона отбирали с субстратов, учитывая их площадь (Жадин, 1960; Протасов, 1985, 1987, 1994; Шарапова, 2007), с глубины 0.3–0.5 м. Все пробы фиксировали 4% раствором формалина. Основным субстратом для сбора зооперифитона были затопленная древесина ив, берез и ольховника, реже – макрофиты (осоки, рдесты). При определении губок использовали отечественные (Резвой, 1936) и иностранные определители (Penney, Racek, 1968; Pronzato, Manconi, 2001). При расчете встречаемости губок в водоемах и водотоках учитывали наличие в пробах губок или геммул. Определение веса губки производили по стандартным гидробиологическим методикам (Методика ..., 1975; Руководство ..., 1983), с субстрата счищали всю особь, которую в дальнейшем подсушивали на фильтровальной бумаге до момента исчезновения влажных пятен. Далее производили взвешивание всей губки на весах. Для выяснения размеров губки отбирали и измеряли 10 экземпляров геммул, геммосклер и паренхимальных спикул. У простых амфиоксов измеряли длину и ширину, у амфидисков – диаметр диска, длину и ширину стержня. Полноценные промеры приведены для четырех экземпляров озерной бадяги (*Spongilla lacustris* (Linnaeus 1758)), двух – бадяги Мюллера (*Ephydatia muelleri* (Lieberkühn 1856)) и одной речной бадяги (*Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus 1759)) (табл. 2, 3, 4).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В водоемах и водотоках Субарктики Западной Сибири найдено 3 вида пресноводных губок, относящихся к семейству Spongillidae — *Spongilla lacustris*, *Ephydatia muelleri* и *Ephydatia fluviatilis*. Распространены губки крайне неравномерно — в зоне южной тундры отмечены всего в 8% исследованных водоемов. В зоне лесотундр отмечены все три вида губок, при этом встречаемость была значительно выше (52% от общего числа исследуемых водоемов). Встречаемость губок или геммул в гидроэкосистемах западной части лесотундры составила 67%, центральной части — 87%, восточной части — 17%.

S. lacustris — небольшая по размерам губка найдена в зоне южной тундры на Тазовском полуострове в старице р. Понуты (рис. 2а).

В лесотундре этот вид обнаружен на всех трех участках, в западной части — в 44% исследуемых водоемов, в центральной — 63%, в восточной части — в 8% водоемов. Губки и ее геммулы были найдены в небольших реках, протоках и озерах. Вес губок колебался в большинстве находок от 1.0 до 8.0 мг, и только в одном озере Тазовского района найдены особи *S. lacustris* от 1557 до 2986 мг. Размеры геммул и спикул приведены в табл. 1. При достаточно высокой изменчивости геммул и скелетных элементов большинство укладывается в параметры,

приведенные в литературе (Резвой, 1936; Penney, Racek, 1968; Pronzato, Manconi, 2001; Robert et al., 2022). В дальнейшем сравнение линейных параметров скелетных структур исследуемого материала будет производиться с соответствующими параметрами в вышеуказанных работах.

Параметры геммул и спикул северных экземпляров *S. lacustris* приближены к нижним границам параметров европейских находок, приведенных в литературных источниках (табл. 1). Средние показатели диаметра геммул колеблются от 328.0 до 560.0 мкм, наиболее крупные геммулы найдены у губок в протоке р. Пур (450.0–700.0 мкм), более мелкие — в озере Тазовского района (300.0–350.0 мкм) (см. табл. 1, № 4). Длина и ширина паренхимальных гладких макросклер не отличаются от литературных данных.

У найденных экземпляров *S. lacustris* ширина паренхимальных шиповатых макросклер находится в пределах от 2.6 до 4.9 мкм, длина геммульных шиповатых макросклеры от 15.0–75.0 мкм, ширина — 1.5–7.0 мкм. Тогда как по литературным данным эти значения равны 2.0–8.0 мкм, 21.0–130.0 мкм, и 1.0–10.0 мкм соответственно (рис. 2b–2d; табл. 1).

Геммулы и особи *Ephydatia muelleri* (рис. 3а) были обнаружены только в озерах лесотундры, на западном участке — в 22% исследуемых водоемов, на центральном участке — 13% и на восточном

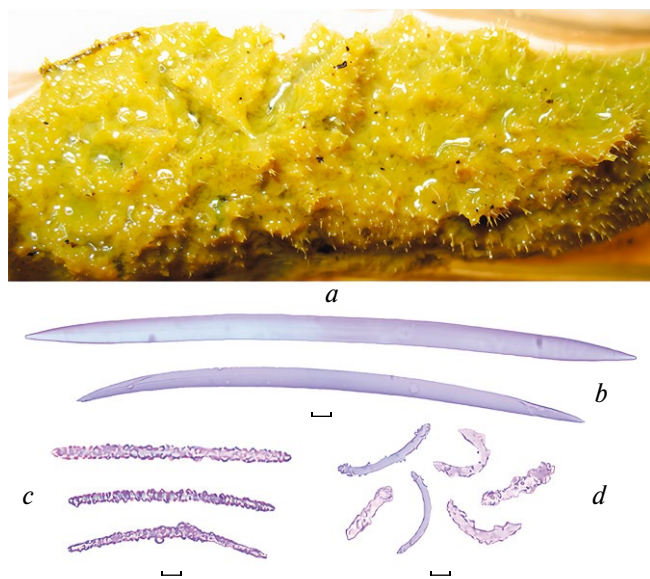


Рис. 2. Экземпляры *Spongilla lacustris*, озеро, Тазовский полуостров: а — внешний вид губки, б — паренхимальные макросклеры гладкие, с — паренхимальные макросклеры шероховатые, d — геммульные шиповатые микросклеры. Масштаб 10 мкм.

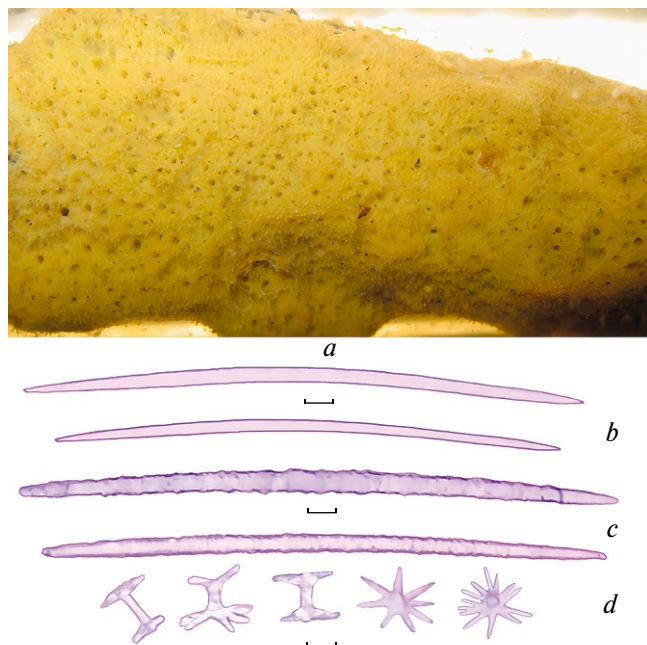


Рис. 3. *Ephydatia muelleri*, озеро, Тазовский район: а — внешний вид губки, б — паренхимальные макросклеры гладкие, с — паренхимальные макросклеры шероховатые, d — геммульные амфидиски. Масштаб 10 мкм.

Таблица 1. Параметры геммул и спикул губки *Spongilla lacustris*

№ пробы	Диаметр геммул, мкм	Паренхимальные гладкие макросклеры, мкм		Паренхимальные шиповатые макросклеры, мкм		Геммульные шиповатые макросклеры, мкм		Литературный источник	Местонахождение, дата сбора
		Длина	Ширина	Длина	Ширина	Длина	Ширина		
1	400.0–450.0 (418.0)	280.0–340.0 (300.0)	10.0–15.0 (11.7)	50.0–100.0 (73.0)	3.0–10.0 (4.9)	35.0–75.0 (51.2)	2.0–5.0 (3.8)	Неопубликованные данные авторов	Тазовский полуостров, старица р.Понуты, сбор 25.08.2002
2	450.0–700.0 (560.0)	120.0–210.0 (173.0)	8.0–14.0 (9.0)	30.0–130.0 (58.0)	1.0–5.0 (2.6)	25.0–50.0 (35.0)	2.0–5.0 (3.2)	Неопубликованные данные авторов	Пуровский район, протока р.Пур, сбор 6.08.2014.
3	400.0–700.0 (550.0)	200.0–330.0 (290.0)	8.0–20.0 (12.0)	50.0–120.0 (84.0)	2.0–6.0 (4.6)	50.0–75.0 (61.0)	2.5–7.0 (4.8)	Неопубликованные данные авторов	Пуровский район, протока р. Пур, сбор 7.08.2014
4	300.0–350.0 (328.0)	200.0–250.0 (212.0)	5.0–10.0 (6.5)	40.0–60.0 (51.5)	2.0–5.0 (3.0)	15.0–35.0 (27.0)	1.5–2.5 (2.2)	Неопубликованные данные авторов	Тазовский район, озеро без названия, сбор 28.07.2016
5	330.0–800.0	225.0–300.0	7.0–17.0	70.0–80.0	3.0–7.0	50.0–80.0	4.0–8.0	Резвой, 1936	СССР
6	500.0–800.0	200.0–350.0	5.0–18.0	70.0–130.0	2.0–8.0	80.0–130.0	2.0–8.0	Penney, Racek, 1968	Европа
7	98.0–789.0	90.0–350.0	2.0–18.0	25.0–178.0	2.0–8.0	21.0–130.0	1.0–10.0	Pronzato, Manconi, 2001	Европа
8	–	190.0–375.0 (265.0)	2.5–20.0 (11.0)	50.0–117.5 (76.0)	2.5–7.5 (4.8)	–	–	Robert et al., 2022	Швеция

Примечания. Прочерк – нет данных. В скобках приведены средние значения.

Таблица 2. Параметры геммул и спикул губки *Eryhdatia muelleri*

№ пробы	Диаметр геммул, мкм	Геммульные амфидиски, мкм			Паренхимальные макросклеры гладкие, мкм		Паренхимальные макросклеры шиповатые, мкм		Литературный источник	Местонахождение, дата сбора
		Диаметр	Длина стержня	Ширина стержня	Длина	Ширина	Длина	Ширина		
Лесотундра										
1	250.0–300.0 (260.0)	10.0–14.0 (11.6)	7.5–10.0 (8.8)	2.0–2.5 (2.2)	150.0–200.0 (169.0)	5.0–7.5 (5.4)	180.0–225.0 (201.0)	5.0–10.0 (7.9)	Неопубликованные данные авторов	Тазовский район, озеро без названия, сбор 29.07.2016

Таблица 2. Окончание

№ пробы	Диаметр геммул, мкм	Геммульные амфидиски, мкм			Паренхимальные макросклеры гладкие, мкм		Паренхимальные макросклеры шиповатые, мкм		Литературный источник	Местонахождение, дата сбора
		Диаметр	Длина стержня	Ширина стержня	Длина	Ширина	Длина	Ширина		
2	300.0–320.0 (310.0)	10.0–15.0 (11.5)	5.0–8.0 (6.5)	2.0–2.5 (2.2)	140.0–175.0 (152.0)	10.0–15.0 (11.0)	152.0–172.0 (159.0)	5.0–10.0 (8.0)	Неопубликованные данные авторов	Пуровский район, озеро без названия, сбор 7.08.2014
Литературные данные										
3	300.0–670.0	6.0–40.0	6.0–30.0	–	132.0–411.0	6.0–20.0	132.0–411.0	6.0–20.0	Резвой, 1936	СССР
4	350.0–450.0	20.0–25.0	12.0–20.0	4.0–6.0	200.0–350.0	9.0–20.0	200.0–350.0	9.0–20.0	Penney, Racek, 1968	Европа
5	350.0–450.0	12.0–20.0	5.0–10.0	–	200.0–350.0	9.0–20.0	200.0–350.0	9.0–20.0	Pronzato, Manconi, 2001	Европа
6	–	15.0–20.0 (16.0)	12.5–20.0 (16.0)	–	190.0–295.0 (255.0)	5.0–22.5 (11.5)	–	–	Robert et al., 2022	Швеция

Примечания. Прочерк – нет данных. В скобках приведены средние значения

Таблица 3. Параметры геммул и спикул губки *Ephydatia fluviatilis*

№ пробы	Диаметр геммул, мкм	Геммульные амфидиски, мкм		Паренхимальные макросклеры гладкие, мкм		Литературный источник		Местонахождение, дата сбора
		Диаметр	Длина стержня	Ширина стержня	Длина	Ширина	Литературный источник	
1	200.0–280.0 (226.0)	10.0–14.0 (12.0)	12.0–16.0 (14.0)	2.0–5.0 (3.1)	150.0–250.0 (213.0)	2.5–5.5 (4.3)	Неопубликованные данные авторов	Пуровский район, озеро без названия, сбор 07.08.2014
Лесотундра								
2	260.0–700.0	10.0–22.0	19.0–35.0	–	175.0–550.0	9.0–25.0	Резвой, 1936	СССР
3	350.0–450.0	18.0–21.0	26.0–30.0	–	210.0–400.0	5.0–19.0	Penney, Racek, 1968	Европа
4	350.0–450.0	18.0–21.0	26.0–30.0	–	210.0–400.0	6.0–19.0	Pronzato, Manconi, 2001	Европа
5	–	–	–	–	60.0–360.0 (250.0)	2.0–15.0 (7.5)	Robert et al., 2022	Швеция

Примечания. Прочерк – нет данных. В скобках приведены средние значения.

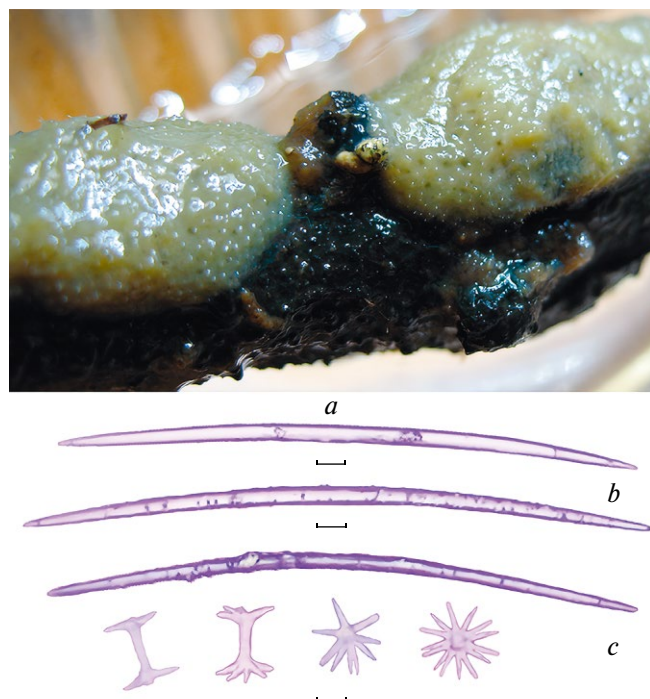


Рис. 4. *Ephydatia fluviatilis*, озеро, Пуровский район: *a* — внешний вид губки, *b* — паренхимальные макросклеры гладкие, *c* — геммульные амфидиски. Масштаб 10 мкм.

участке — 8%. Губки крупные, их вес колебался от 3175 до 10 823 мг.

Размеры геммул и спикул приведены в табл. 2. Диаметр геммул небольшой и выходит в одном случае (табл. 2, № 1) (средний диаметр 250–300 мкм) за нижние пределы, приведенные в литературе — 300–670 мкм. У геммульных амфидисков (рис. 3*d*) меньшие размеры отмечены для ширины стержня, а также для ширины шиповатых паренхимальных макросклер (рис. 3*c*) — от 5.0 до 10.0 мкм, по литературным данным — от 6.0 до 20.0 мкм. Приближаются к минимальным размерам, приведенным в литературных источниках, диаметр геммульных амфидисков, длина стержня амфидиска, длина и ширина паренхимальных гладких макросклер (рис. 3*b*).

Единственная находка губки *Ephydatia fluviatilis* (рис. 4*a–c*) отмечена в озере центрального участка лесотундры, вес губки составлял 356.0 мг. Размеры геммул и спикул приведены в табл. 3. Для губки характерны мелкие размеры геммул (200.0–280.0 мкм), выходящие за минимальные показатели, описанные в литературе (260.0–700.0 мкм), это же относится к небольшой длине стержня геммульных амфидисков. Близки к минимальным размерам диаметр амфидисков, длина и ширина паренхимальных гладких макросклер (табл. 3).

Роль губок в зооперифитоне зависит от их размеров. В более ранних публикациях (Шарапова и др., 2021) было показано влияние губок на качественный и количественный состав зооперифитона. На центральном и восточном участках лесотундры по сравнению с участками южных тундр биомасса губок возрастает. Так, у *S. lacustris* биомасса изменяется от 93.1 до 298.6 г/м², что составляет от 85 до 97% общей биомассы зооперифитона. На этих же участках биомасса представителей вида *E. muelleri* изменяется от 190.5 до 757.6 г/м², доля от общей биомассы достигала 90–98%. Биомасса единственной особи *E. fluviatilis* составляет 21.36 г/м²—88% общей биомассы зооперифитона в исследуемых водоемах. При этом на поверхности губок были найдены как виды беспозвоночных, обитающие только на их поверхности (некоторые виды личинок хирономид, ручейников, сетчатокрылых и водных клещей), так и обычные таксоны, в массе обитающие как на поверхности, так и внутри губок (гидры, наидиды, моллюски, личинки насекомых и др.).

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В современный период на территории Западной Сибири было найдено четыре вида пресноводных губок: *Spongilla lacustris*, *Eunapius fragilis* (Leidy 1851), *Ephydatia fluviatilis*, *E. muelleri*, наиболее часто встречались виды *S. lacustris* и *E. muelleri* (Шарапова и др., 2014). В гидрозкосистемах зоны южной тундры единичный представитель вида *S. lacustris* обнаружен на центральном участке. В лесотундре выявлено три вида — *S. lacustris*, *E. fluviatilis* и *E. muelleri*. Максимальное количество видов и максимальная встречаемость отмечены на центральном участке. В исследуемых водоемах северной части Субарктики отмечается значительное сокращение встречаемости, биомассы и видового разнообразия губок. Тогда как при продвижении к центральным и более южным участкам Субарктики регистрируется увеличение количества видов и встречаемости; губки по биомассе становятся составной частью доминирующего комплекса гидробионтов.

Наиболее соответствуют параметрам, приведенным в литературе (Резвой, 1936; Penney, Racek, 1968; Pronzato, Manconi, 2001; Robert et al., 2022), размеры геммул и спикул *S. lacustris*, при этом необходимо отметить, что эти показатели в водоемах лесотундры и южной тундры приближены к минимальным значениям. Уже представители видов *E. muelleri* и *E. fluviatilis* по ряду параметров мельче представителей этих видов, указанных в литературных источниках, а размеры остальных приближаются к нижним границам. Подобная особенность с уменьшением ширины макросклер была отмечена при описании *Spongilla arctica* (Annandale 1915) из водоемов Полярного Урала (Annandale, 1915; Резвой, 1936). Согласно

литературным данным, наиболее мелкие геммулы и спиккулы отмечены у губок в водоемах Швеции в северной Европе (Robert et al., 2022).

Исследование фауны Субарктики позволяет оценить распространение и особенности элементов скелета губок в северных широтах Западной Сибири. На основании полученных результатов можно утверждать, что губки в данном районе находятся в угнетенном состоянии, о чем свидетельствуют уменьшение размеров, биомассы и встречаемости губок при продвижении с юга на север. Если в южной части Субарктики выявлено 75% всех видов губок Западной Сибири, то в северной части найдено только 25%.

Параметры элементов скелета (геммул и спиккул) северных экземпляров *S. lacustris* приближены к нижним границам европейских находок. У двух других видов губок — *E. fluviatilis* и *E. muelleri* — размеры скелетных структур выходят за нижние пределы минимальных значений, описанных в литературных источниках. Отмечается уменьшение размеров геммул, различных характеристик геммульных амфидисков, длины и ширины паренхимальных гладких и шиповатых макросклер.

На основании изложенных результатов можно сделать предположение, что при потеплении климата распространение, размеры губок и их роль в гидроэкосистемах субарктики значительно возрастут.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят глубокую благодарность С.А. Николаенко и В.А. Глазунову за помощь в отборе проб зооперифитона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр Тюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (№ FWRZ-2021-0006). 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

- Анакина Р.П., 2010. Губки — биологические индикаторы и оздоравливающие составляющие пресноводных экологических систем // Междисциплинарный научный и прикладной журнал “Биосфера” Т. 2. № 3. С. 398–408.
- Антонов В.С., 1966. Гидробиологический режим Нижней Оби при зарегулированном стоке Салехардской ГЭС // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. Тюмень. С. 13–30.
- Безматерных Д.М., 2008. Зообентос равнинных притоков Верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алт.ун-та. 186 с.
- Букишук Н.А., Ефремова С.М., Тимошкин О.А., 2015. Особенности жизненного цикла спонгиллид (Porifera, Spongillidae) в открытом Байкале // Зоологический журнал. Т. 94. № 2. С. 127–132.
- Жадин В.И., 1960. Методы гидробиологических исследований М.: Высшая школа. С. 27–56.
- Западная Сибирь, 1963. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М. Т. 94. № 2. С. 127–132.
- Малик Л.К., 1990. Географические прогнозы последствий гидроэнергетического строительства в Сибири и на Дальнем Востоке. М.: ИГ АН СССР. С. 44–229.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов, 1975. М.: Наука. 235 с.
- Протасов А.А., 1985. К методике отбора проб перифитона с неживых субстратов // Гидробиологический журнал. 20. № 5. С. 3–16.
- Протасов А.А., 1987. Методы исследования перифитона. Рук. деп. в ВИНТИ. № 2164. В87. 35 с.
- Протасов А.А., 1994. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка. 305 с.
- Резвой П.Д., 1936. Губки // Фауна СССР. Т. 2. Вып. 2. М. — Л. 124 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений, 1983. Л.: Гидрометеиздат. 236 с.
- Савченко Н.В., 1992. Природа озер Западно-Сибирской Субарктики // География и природные ресурсы. № 1. С. 85–92.
- Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А., 2006. Таксономическая структура зооперифитона и зообентоса верхневолжских водохранилищ // Биология внутренних вод. № 2. С. 75–82.
- Соколова А.М., Палатов Д.М., 2014. Комплексы макробеспозвоночных, ассоциированные с пресноводными губками (Demospongiae: Spongillidae) некоторых водоемов Палеарктики // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 618–628.
- Топчий И.А., Стом Д.И., Толстой М.Ю., Пономарева О.Н., Стом А.Д., Саксонов М.Н., Купчинский А.Б., 2023. Некоторые подходы к восстановлению популяций байкальских губок: обзор // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 1–10.

- Трылис В.В., 1992. Значение пресноводных губок в экосистемах малых рек бассейна р. Десны. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев. 24 с.
- Шарапова Т.А., 2007. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 167 с.
- Шарапова Т.А., Трылис В.В., Иванов С.Н., Илюшина В.В., 2014. Состав и распределение губок (Porifera) в континентальных водоемах Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 719–727.
- Шарапова Т.А., Герасимова А.А., 2016. К изучению колониальных беспозвоночных континентальных водоемов субарктики Западной Сибири // Экологический мониторинг и биоразнообразие. № 2(12). С. 58–60.
- Шарапова Т.А., Герасимова А.А., Гонтарь В.И., Бабушкин Е.С., Глазунов В.А., Николаенко С.А., Герасимов А.Г., 2021. Таксономический и ценотический состав зооперифитона озер лесотундры (Западная Сибирь) // Биология внутренних вод. № 6. С. 586–596.
- Annandale N., 1915. Description of a freshwater sponge from the N.W. of Siberia. Memoires de l'Academie Imperiale des Sciences de St. Petersburg. P. 1–3.
- Maikova O.O., Kravtsova L.S., Khanaev I.V., 2020. Baikal endemic sponges in the system of ecological monitoring // Limnology and Freshwater Biology. V. 1. P. 364–367.
- Manconi R., Pronzato R., 2002. Suborder Spongillina subord. nov.: freshwater sponges. In: Hooper J.N.A., Van Soest R.W.M., Eds. Systema Porifera. A guide to the classification of sponges. V. 1. Dordrecht, New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 921–1020.
- Manconi R., Pronzato R., 2008. Global diversity of sponges (Porifera: Spongillina) in freshwater // Hydrobiologia. V. 595. P. 27–33.
- Penney J.T., Racek A.A., 1968. Comprehensive revision of a worldwide collection of freshwater sponges (Porifera, Spongillidae) // US National Museum Bulletin. 272. 184 p.
- Pronzato R., Manconi R., 2001. Atlas of European freshwater sponges // Annali Museo Civico Storia Naturale. Ferrara. V. 4. P. 3–64.
- Robert Chloé, Pereira Raquel, Thollesson Mikael, 2022. Addition to Sweden's freshwater sponge fauna and a phylogeographic study of *Spongilla lacustris* (Spongillida, Porifera) in southern Sweden // European Journal of Taxonomy. 828 (1). P. 138–167.

SPONGILLIDAE (PORIFERA, SPONGILLIDAE) IN THE SUBARCTIC OF WESTERN SIBERIA

A. A. Gerasimova^{1,*}, T. A. Sharapova¹, A. G. Gerasimov²

¹Tyumen Scientific Centre, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Tyumen, 625026 Russia

² Tyumen Branch, Federal State Budget Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography" ("Gosrybcenter"), Tyumen, 625000 Russia

*e-mail: nstya_vid@mail.ru

When studying the zooperiphyton of reservoirs and watercourses in the Subarctic of Western Siberia, freshwater sponges were identified. The research was carried out in areas of the southern tundra and forested tundra belts, which in turn were conditionally divided into three zones: western, central and eastern. In total, the research covered 40 reservoirs and watercourses. Three species of sponges have been found: *Spongilla lacustris*, *Ephydatia muelleri* and *Ephydatia fluviatilis*. The most common species is *S. lacustris*, *E. muelleri* being less common, vs *E. fluviatilis* which occurs only occasionally. The maximum numbers of species and their occurrence were noted in forested tundra water bodies. Linear measurements and a dimensional analysis both of gemmules and elements of the skeleton of the sponges were carried out. A tendency was revealed to a decrease in size of the skeletal structures of the studied biological material in comparison with literature data.

Keywords: sponges, zooperiphyton, Russia, reservoirs, occurrence

УДК 594.121-15(262.5)

О НАХОЖДЕНИИ ЛИЧИНОК *CRASSOSTREA GIGAS* (THUNBERG 1793) (BIVALVIA, OSTREIDAE) В ЧЕРНОМ МОРЕ

© 2024 г. Е. В. Лисицкая^{а,*}, С. В. Щуров^{а,**}

^аФГБУН ФИЦ “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН”
пр. Нахимова, д. 2, Севастополь, 299011 Россия

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

**e-mail: skrimea@mail.ru

Поступила в редакцию 05.02.2024 г.

После доработки 09.02.2024 г.

Принята к публикации 16.02.2024 г.

В планктоне Черного моря зарегистрированы личинки гигантской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793). Исследования проводили в период 2014–2023 гг. на Севастопольском взморье. Пробы отбирали ежемесячно планктонной сетью Джеди (диаметр входного отверстия 36 см, сторона ячеей мельничного газа 135 мкм). Облавливали слой воды 10–0 м. Обработку проб проводили на живом материале путем тотального подсчета личинок в камере Богорова, использовали световые микроскопы МБС-9 и Микмед-5. Личинки устриц впервые были обнаружены в августе 2020 г. В последующие годы они встречались в планктоне с конца августа до начала октября. В августе 2023 г. личинки *C. gigas* были обнаружены и в акватории поселка Мисхор (Южный берег Крыма). В период исследований их плотность составляла 1–3 экз./м³. Минимальная температура воды, при которой встречались личинки, составляла 19.7°C (сентябрь 2021 г.), максимальная – 26.6° (август 2022 г.). В августе личинки *C. gigas* находились на стадии великонхи, их размеры составляли 275–340 мкм. В сентябре и октябре их размеры достигали 380 мкм, они находились на поздних стадиях развития. В прибрежных водах северной части Черного моря оседание личинок гигантской устрицы *C. gigas* можно ожидать с конца августа до середины октября.

Ключевые слова: фаунистические находки, моллюски, устрицы, пелагические личинки, Крым

DOI: 10.31857/S0044513424050028, **EDN:** USJXAY

Двустворчатые моллюски устрицы (*Bivalvia*, *Ostreidae*) являются важным объектом мировой марикультуры (Орленко, 2012; Холодов и др., 2017; Щербакова, 2017; Пиркова, Ладыгина, 2023). Ранее на Черном море промысловой была плоская устрица *Ostrea edulis* Linnaeus 1758, однако к середине 20-го века произошло резкое снижение ее запасов, а сам моллюск был занесен в Красную книгу как исчезающий вид (Золотниций и др., 2008; Переладов, 2016). Акклиматизация гигантской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793) в Черное море из Японского была начата в 1980 г., когда в район мыса Большой Утриш (Северный Кавказ), а затем и в другие районы Черного моря (побережье Крыма, Джарылгачский залив) было завезено 7 партий устриц (от 2 до 10 тыс. экз.). В начале 90-х годов 20-го века было интродуцировано еще около 30 тыс. экз. молоди устрицы (Орленко, 1994, 2012). Однако сообщений об обнаружении личинок гигантской устрицы в планктоне и осевшего спата не было. В этот же период начали проводить активные работы

по искусственному разведению *C. gigas*. Спат гигантской устрицы получали в питомниках в результате полноциклического разведения (Золотниций и др., 2008; Холодов и др., 2017; Пиркова и др., 2020). При этом часть личинок выпускали в море. По литературным данным, в Черное море было выпущено более 1 млрд личинок, которые вполне могли оседать на твердые субстраты в прибрежных акваториях и образовывать поселения (Орленко, 2012). Впоследствии устричные хозяйства перешли на более рентабельное полуциклическое выращивание моллюсков, при котором спат закупали за рубежом и дорастивали на морских фермах (Холодов и др., 2017).

В начале 21-го века появились первые сообщения о находках естественно осевших устриц на оз. Донузлав (Орленко, 2012). В 2018 г. молодь *C. gigas* была обнаружена на глубине 0.5–1 м на пластиковых наплавах мидийно-устричной фермы, функционирующей в акватории Донузлава и в бухтах Севастополя (Попов, Щуров, 2019).

В Черном море осевших гигантских устриц начали находить на различных твердых субстратах и раковинах моллюсков у берегов Крыма и Кавказа (Переладов, 2020; Пиркова и др., 2020; Пиркова, Ладыгина, 2023). Несмотря на находки осевших устриц *C. gigas*, их пелагические личинки в северной части Черного моря в период с 1994 по 2019 г. по-прежнему не были зарегистрированы (Загородняя, Мурина, 2003; Казанкова, 2002; Селифонова, Самышев, 2022). Информация о встречаемости личинок гигантской устрицы в других регионах Черного моря отсутствует. Цель нашей работы — представить данные о нахождении личинок устрицы *C. gigas* в прибрежных водах Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили сборы меропланктона, выполненные на внешнем рейде Севастопольской бухты (рис. 1). Станция отбора проб расположена в акватории функционирующей мидийно-устричной фермы, что способствует максимальной концентрации взрослых моллюсков в обрастании, а их личинок в планктоне. Пробы отбирали в среднем 1–2 раза в месяц в период с 2014 по 2023 г. В 2022–2023 гг. пробы 1 раз в квартал отбирали в акватории пос. Мисхор (Южный берег Крыма). Сбор материала проводили в слое 10–0 м сетью Джели с диаметром входного отверстия 36 см и размером стороны ячеей мельничного газа 135 мкм. Материал обрабатывали в живом виде, для подсчета и идентификации личинок использовали камеру Богорова и световые микроскопы МБС-9 и Микмед-5. Фотографии личинок выполнены фотокамерой “Sony cyber-shot 16.2”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мониторинг меропланктона на Севастопольском взморье проводили с 2014 г. Впервые личинки устриц были обнаружены нами в 2020 г. (рис. 2). Личинки имели неравностороннюю, неравностворчатую раковину. Правая и левая створки сильно различались. Левая створка у личинок более выпуклая, и макушка выступает больше. Правая створка более плоская с низкой макушкой. Живая личинка прозрачная, внутренние органы хорошо просматривались, по краю мантии черная пигментация. Личинки, находящиеся на стадии великонхи “с глазком”, имели по центру раковины темные пигментные пятна — “глазки” (рис. 2А). На стадии педивелигера размеры личинок достигали 380 мкм, у них формировалась хорошо развитая червеобразная нога (рис. 2Б).

Для обитающей в Черном море плоской устрицы *O. edulis* указаны размеры личинок из планктона 270–322 мкм (Захваткина, 1959). Размеры выловленных нами личинок достигали 275–380 мкм.



Рис. 1. Карта-схема районов отбора проб.

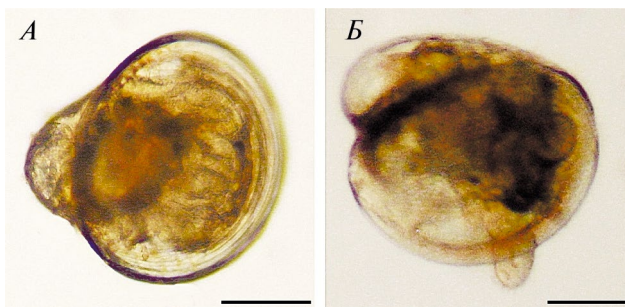


Рис. 2. Личинки устрицы *Crassostrea gigas* из планктона: А — великонха, Б — педивелигер. Масштаб 100 мкм.

Они имели округло-овальные раковины, с заметно выступающими макушками. Форма раковины великонх *O. edulis* неправильно округлая, отношение длины к высоте раковины в левой створке 1:1, в правой створке длина немного больше высоты, макушки менее выпуклые (Захваткина, 1959; Hu et al., 1993). У обнаруженных нами великонх замковый край ровный, количество зубов спереди и сзади было одинаковое (по 2 или по 3 зуба), зубы крупные, прямоугольные, близко расположенные друг к другу. Тогда как замковый край у великонх *O. edulis* волнистый, имеет 2 небольших зуба впереди и 3 сзади, передние и задние зубы удалены друг от друга и разделены гладким пространством (Захваткина, 1959; Hu et al., 1993). Перечисленные признаки позволили предположить, что выловленные из планктона личинки не относятся к виду *O. edulis*. Форма раковины и строение замкового края обнаруженных нами личинок соответствовали морфологическим описаниям, приведенным для личинок *C. gigas* (Christo et al., 2010; Холодов и др., 2017). Личинки устриц из планктона были аналогичны личинкам *C. gigas*, полученным в лабораторных условиях (Пиркова и др., 2020).

Таблица 1. Сроки нахождения в планктоне личинок *Crassostrea gigas*

Год	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
2020										+		
2021									+			
2022								+				
2023								+				

В период исследований пелагические личинки плоской устрицы *O. edulis* обнаружены не были.

К настоящему времени вид *Crassostrea gigas* переименован в *Magallana gigas*. Это номенклатурное изменение было внесено в WoRMS. Однако известные малакологи B.L. Waune с 25 соавторами (Waune et al., 2017) выступили против и рекомендуют не отказываться от использования *C. gigas* для атлантических и тихоокеанских устриц. Поэтому в тексте мы бы хотели оставить общепринятое видовое название *C. gigas*.

При уточнении таксономической принадлежности личинок дополнительными данными являются сроки их появления в планктоне. На взморье Севастополя пелагические личинки *C. gigas* встречались с конца августа до начала октября (табл. 1). В период исследований их плотность составляла 1–3 экз./м³. В конце августа 2023 г. личинки устрицы на стадии педивелигера были обнаружены нами и в акватории пос. Мисхор (Южный берег Крыма), плотность личинок составляла 3 экз./м³.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки размножения устриц зависят от температуры воды и наличия корма. В Черном море нерест гигантской устрицы происходит в июне – августе в температурном диапазоне воды 18–23°C (Холодов и др., 2017). В Японском море (Залив Петра Великого) гигантская устрица размножается с июня по сентябрь при аналогичных температурах воды. Сроки размножения *C. gigas* из разных мест обитания в целом близки, однако отмечено, что в Черном море процессы развития гонад укорачиваются на 1–1.5 месяца. Это объясняется более ранним прогревом вод Черного моря по сравнению с водами естественного местообитания (Золотницкий, Орленко, 2020).

В отличие от плоской устрицы *O. edulis*, пелагические личинки которой в середине 20-го века были массовой формой в июне и июле при прогреве воды выше 18°C и встречались до сентября (Захваткина, 1959), личинки *C. gigas* появлялись в планктоне только в конце августа и встречались

до начала октября (табл. 1). Минимальная температура воды, при которой обнаружены личинки, была 19.7°C (сентябрь 2021 г.), максимальная – 26.6°C (август 2022 г.). По литературным данным, в Амурском и Уссурийском заливах личинки *C. gigas* встречались с мая по сентябрь при температуре воды от 13 до 23°C, а их максимальная плотность отмечена в июле (Куликова и др., 2015). Таким образом, наличие личинок *C. gigas* в планктоне связано с прогреванием воды в море.

Личинки *C. gigas*, выловленные из планктона в августе, находились на стадии великонхи, некоторые уже имели “глазок”, их размеры составляли от 275 до 340 мкм (рис. 2А). Можно предположить, что возраст этих личинок около 2–3 недель, так как, по литературным данным, на 14–15-е сут после оплодотворения у великонх, размером более 335 мкм, появляется “глазок” (Холодов и др., 2017; Пиркова и др., 2020). Размеры личинок устриц в сентябре и октябре достигали 350–380 мкм, в основном они находились на поздней стадии развития – стадии педивелигера (рис. 2Б) и их возраст составлял более 3 недель. В лабораторных условиях личинки устриц оседали на субстрат при размере 370–385 мкм примерно через 3 недели после оплодотворения (Холодов и др., 2017; Пиркова и др., 2020). Следовательно, в северной части Черного моря при наличии подходящих субстратов оседание личинок *C. gigas* можно ожидать с конца августа до середины октября. Тогда как в Приморье, в заливе Петра Великого, личинки *C. gigas* встречались с начала июля до начала сентября, при этом их максимальная плотность зарегистрирована в первой половине июля, а появление личинок на стадии оседания отмечено уже во II декаде июля (Щербакова, 2017). На растянутый период встречаемости личинок устриц в планктоне у берегов Крыма влияет гидрологический режим (Золотницкий, Орленко, 2020).

Данные о распределении и обилии личинок устриц в планктоне хорошо согласуются с данными по количественному распространению взрослых моллюсков (Куликова и др., 2015). В Черном море в последние десятилетия зарегистрирована деградация популяций плоской устрицы *O. edulis* (Переладов, 2016). Что, вероятно, и объясняет отсутствие личинок *O. edulis* в планктоне. Последние данные об их массовой встречаемости в июне в акватории Севастополя относятся к 60-м годам 20-го века (Захваткина, 1963). В то же время, расширение естественных поселений *C. gigas* (Переладов, 2020; Пиркова и др., 2020; Пиркова, Ладыгина, 2023) приводит к увеличению численности половозрелых особей и, соответственно, концентрации гамет в море в период нереста. Появляется больше возможностей для оплодотворения, что, вероятно, впоследствии и может привести к увеличению плотности личинок гигантской устрицы в планктоне.

Таким образом, данные об обнаружении личинок в планктоне позволяют подтвердить, что интродуцированные в Черное море в 80-90-х годах 20-го века устрицы *C. gigas* размножаются, а их личинки, оседая на различные субстраты, образуют естественные популяции. Можно считать, что акклиматизация гигантской устрицы в Черном море успешно завершена.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за консультации при проведении исследований сотруднику Института биологии южных морей А.В. Пирковой. Мы признательны глубокоуважаемым рецензентам за внимание, уделенное нашей работе, критические замечания и конкретные рекомендации, которые улучшили финальный вариант рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра “Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН” по теме: “Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов” (Регистрационный номер: 124022400152-1).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Загородняя Ю.А., Мурина В.В., 2003. Приложение. Список видов зоопланктона акваторий Крымского полуострова (1980–2000) // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 117–120.
- Захваткина К.А., 1959. Личинки двустворчатых моллюсков Севастопольского района Черного моря // Труды севастопольской биологической станции. Т. XI. С. 108–152.
- Захваткина К.А., 1963. Фенология личинок двустворчатых моллюсков Севастопольской бухты // Труды севастопольской биологической станции. Т. XVI. С. 173–175.
- Золотницкий А.П., Орленко А.Н., Крючков В.Г., Сытник Н.А., 2008. К вопросу организации крупномасштабного культивирования устриц в озере Донузлав // Труды ЮГНИРО. Т. 46. С. 48–54.
- Золотницкий А.П., Орленко А.Н., 2020. Морфологические особенности оогенеза тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg), интродуцированной в Черное море // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 3. № 4. С. 63–76.
doi: 10.47921/2619-1024_2020_3_4_63
- Казанкова И.И., 2002. Сезонная динамика личинок двустворок и их вертикальное распределение в прибрежном планктоне внешнего рейда Севастопольской бухты // Экология моря. Вып. 61. С. 59–63.
- Куликова В.А., Колотухина Н.К., Омеляненко В.А., 2015. Динамика численности и распределение личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) в Амурском и Уссурийском заливах Японского моря // Биология моря. Т. 41. № 5. С. 312–318.
- Орленко А.Н., 1994. Гигантская устрица *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Mytiliformes, Grassostreidae) как объект акклиматизации и основные этапы ее трансплантации в Черное море // Зоологический журнал. Т. 73. Вып. 1. С. 51–54.
- Орленко А.Н., 2012. Гигантская устрица (*Crassostrea gigas* Thunberg) как аллохтонный вид фауны Черного моря // Труды ЮГНИРО. Т. 50. С. 129–133.
- Переладов М.В., 2016. Структура биотопа и современное состояние поселений устриц (*Ostrea edulis*) в озере Донузлав п-ов Крым, Чёрное море // Труды ВНИРО. Т. 163. С. 36–47.
- Переладов М.В., 2020. Тихоокеанская устрица (*Crassostrea gigas*) в Черном море. Современные природные поселения и перспективы дальнейшей экспансии // Труды VIII Международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование (MARESEDU-2019)”. Т. II (III). Тверь: ООО “ПолиПРЕСС”. С. 343–347.
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Холодов В.И., 2020. Биологические и биотехнические аспекты организации и функционирования устричного питомника на Чёрном море. Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. 120 с.
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., 2023. Ультроструктура раковин диплоидных и триплоидных устриц *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793) (Bivalvia, Ostreidae), выращенных в Чёрном море // Зоологический журнал. Т. 102. № 10. С. 1083–1094.
https://doi.org/10.31857/S004451342309009X
- Попов М.А., Шуров С.В., 2019. Находки молоди двустворчатого моллюска *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) в озере Донузлав и в Артиллерийской бухте (Крым, Чёрное море) // Морской биологический журнал. Т. 4. № 4. С. 97–99.
https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.4.10

- Селифонова Ж.П., Самышев Э.З., 2022. Таксономический состав и сезонная динамика меропланктона в районе морского порта Кавказ, Керченский пролив // Морской биологический журнал. Т. 7. № 2. С. 88–97.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.07>
- Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., 2017. Выращивание мидий и устриц в Чёрном море. 2-е издание, дополненное. Воронеж: ООО “Издательство Принт”. 508 с.
- Щербакова Н.В., 2017. Период встречаемости, плотность и распределение личинок тихоокеанской устрицы в заливе Петра Великого. Материалы IV междунауч.-техн. конф. “Научно-практические вопросы регулирования рыболовства”. Владивосток: Дальрыбвтуз. С. 291–295.
- Bayne B.L., Ahrens M., Allen S.K., Anglès d'Auriac M., Backeljau T., et al., 2017. The proposed dropping of the genus *Crassostrea* for all Pacific cupped oysters and its replacement by a new genus *Magallana*: A dissenting view // Journal of Shellfish Research. V. 36. P. 545–547.
<https://doi.org/10.2983/035.036.0301>
- Christo S.W., Absher T.M., Boehs G., 2010. Morphology of the larval shell of three oyster species of the genus *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae) // Brazilian Journal of Biology. V. 70. № 3. P. 645–650.
- Hu Y.-P., Fuller S.C., Castagna M., Vrijenhoek R.C., Lutz R.A., 1993. Shell morphology and identification of early life history stages of congeneric species of *Crassostrea* and *Ostrea* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 73. P. 471–496.

THE FIRST RECORD OF LARVAL *CRASSOSTREA GIGAS* (THUNBERG 1793) (BIVALVIA, OSTREIDAE) FROM THE BLACK SEA

E. V. Lisitskaya^{1,*}, S. V. Shchurov^{1,**}

¹A.O. Kovalevsky Institute of the Biology of Southern Seas, Russian Academy of Sciences,
Sevastopol, 299011 Russia

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

**e-mail: skrimea@mail.ru

Larvae of the oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793) are being found in the plankton of the Black Sea for the first time. The studies were carried out in 2014–2023 along the Sevastopol coast. Samples were taken monthly with a Jeddly plankton net (inlet diameter 36 cm, mill gas mesh 135 µm). A water layer of 10–0 m was investigated. Live material was processed by total counting the larvae in the Bogorov chamber, using MBS-9 and Mikmed-5 light microscopes. Oyster larvae were recorded in August 2020 and observed in the plankton from the end of August to the beginning of October. They were also found in the waters at Miskhor, southern coast of Crimea in August 2023. The density of larvae amounted to 1–3 ind./m³. Larvae were found at the following water temperatures: minimum, 19.7 °C (September 2021), maximum, 26.6 °C (August 2022). In August, the larvae of *C. gigas* were at the stage of veliconch, their sizes ranging 275–340 µm. The sizes of oyster larvae in September and October were 380 µm, being already in the late stages of development. In the coastal waters of the northern part of the Black Sea, *C. gigas* larvae can settle on substrates from late August to mid-October.

Keywords: faunistic records, mollusks, oysters, pelagic larvae, Crimea

УДК 359.78-157.28

НОВЫЕ И ИНТЕРЕСНЫЕ ВИДЫ ВЫЕМЧАТОКРЫЛЫХ МОЛЕЙ РОДА *PHOTODOTIS* MEYRICK 1911 (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) С ОСТРОВА СУМАТРА

© 2024 г. М. М. Омелько^{а,*}, Н. В. Омелько^а

^аФедеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: mmomelko@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2023 г.

После доработки 10.02.2024 г.

Принята к публикации 26.02.2024 г.

С острова Суматра описаны два новых вида выемчатокрылых молей из рода *Photodotis* Meyrick — *Ph. ketambensis* sp. n. и *Ph. kedahensis* sp. n. Также на Суматре найдены *Ph. crockery* M. Omelko et N. Omelko и *Ph. imperfecta* M. Omelko et N. Omelko, описанные ранее из Малайзии с острова Борнео.

Ключевые слова: таксономия, новые находки, Малайзия

DOI: 10.31857/S0044513424050034, **EDN:** USIMIH

В работе продолжено описание новых видов выемчатокрылых молей из рода *Photodotis* Meyrick 1911 (Lepidoptera, Gelechiidae) Юго-Восточной Азии. Новые виды из Индонезии с о-ва Суматра по внешнему виду бабочек сходны с *Ph. crockeri* M. Omelko et N. Omelko, описанным из Малайзии (Омелько М., Омелько Н., 2020) и найденным на о-ве Суматра, и *Ph. daedalea* M. Omelko et N. Omelko из Лаоса (Омелько М., Омелько Н., 2018), но хорошо отличаются от них строением гениталий самцов, а именно формой кукуллусов и саккулусов вальв. На о-ве Суматра собран также вид *Ph. imperfecta* M. Omelko et N. Omelko, описанный с Борнео (Омелько М., Омелько Н., 2020).

Материал собран в 2023 г. в провинции Северная Суматра в окрестностях деревень Кетамбе (Ketambe), Кедах (Kedah) и Букит Лаванг (Bukit Lawang) на участках горного леса на высоте 400–1400 м над ур. м., прилегающих к национальному парку Гунунг Леузер (Taman Nasional Gunung Leuser). Бабочки привлекались на свет светодиодной LepiLED 1.5s и ртутно-кварцевой (250 Вт) ламп. Изображения бабочек сняты камерой Nikon D300 с 50 мм макрообъективом. Гениталии нарисованы с помощью рисовального аппарата РА-7У.

Типовые экземпляры новых видов хранятся в научной коллекции Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова — филиала Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток.

***Photodotis ketambensis* M. Omelko et N. Omelko sp. n.**
(рис. 1а–1д; 2а, 2б)

Материал. Индонезия, Суматра, провинция Северная Суматра. Голотип, ♂: окрестности деревни Кетамбе (Ketambe, 03°41'N, 97°39'E), 30.01.2023 (Омелько М.). Паратипы: 4♂♂, 5♀♀, там же, 30.01–07.02.2023; 1♂, окр. деревни Кедах (Kedah, 03°59'N, 97°15'E), 14.02.2023; 2♂♂, окр. деревни Букит Лаванг (Bukit Lawang, 3°33'N, 98°07'E), 17–20.02.2023 (Омелько М.).

Описание. Бабочка (рис. 1а–1д). Длина переднего крыла 5.0–6.5 мм. Голова беловатая, над глазами чешуйки дымчатые с вкраплением чешуек с буроватой или бурой дистальной частью, либо эти чешуйки серые в проксимальной части и беловатые в дистальной. Базальный членик усиков беловатый с черноватыми основанием и перевязью в средней части. В проксимальной части жгутика усиков бурые или черные членики чередуются с дымчатыми или бежевыми, дистальная часть жгутика в основном черноватая, в апикальной его части по 3 черноватых членика чередуются с одним дымчатым или бежевым члеником. Базальный членик нижнегубных щупиков очень короткий, бурый; средний членик широкий, бурый с бежевыми мазками в основании и средней части, снизу с пучком из длинностебельчатых темно-серых чешуек, сверху со щеткой удлинённых приподнятых темно-серых с белой вершиной чешуек; вершинный членик бежевый, сверху, кроме дистальной части, со щеткой длинностебельчатых серых или темно-серых с

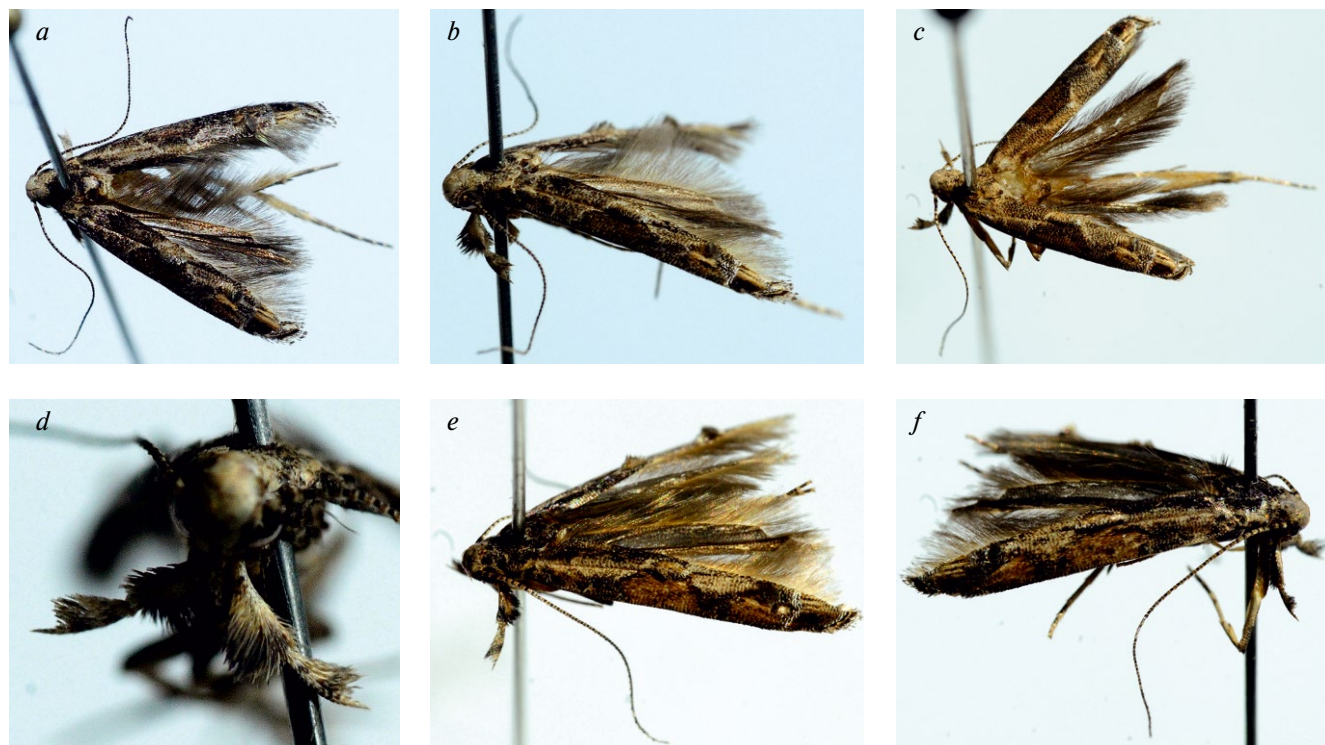


Рис. 1. *Photodotis*, внешний вид бабочек: *a* — *Ph. ketambensis* sp. n. (*a*, *b* — самец; *c* — самка; *d* — голова и нижнегубные щупики самца); *e*, *f* — *Ph. kedahensis* sp. n., самец, вид с правой и левой сторон.

белой вершиной чешуек. Грудь, патагии и тегулы бежевые либо с бурым или черным затемнением. Общий фон переднего крыла бежевый с буроватым, бурым или черноватым затемнением разной интенсивности. На прикорневой части крыла 2–4 небольших бурых или черноватых размытых пятна. В средней части крыла крупное костальное ромбовидное пятно бурого цвета с черноватым ободком. Костальный край крыла, дистальнее ромбовидного пятна, бурый или темно-бурый с черноватым затемнением. Внешняя перевязь узкая, блестящая серебристая. Вершинная часть крыла, дистальнее внешней перевязи, коричнево-бурая в передней части крыла и бежевая с двумя продольными бурыми штрихами в задней части. Внешний край крыла с серебристым ободком и бурой маргинальной линией. Кроющие чешуйки бахромки на внешнем крае бежевые в проксимальной части и коричнево-бурые в дистальной, подстилающие чешуйки светло-бежевые с черновато-бурой дистальной частью и беловатой вершиной. Бахромка на заднем крае крыла серая с буроватым оттенком. На крыле два пучка приподнятых чешуек: медиальный, под ромбовидным пятном, и пучок перед внешней перевязью. Заднее крыло и бахромка темно-серые, бахромка с буроватым оттенком. Ноги с внутренней стороны светло-бежевые, с внешней стороны с интенсивным черноватым затемнением; голени

передних ног с внешней стороны с белыми полосками перед серединой и в средней части и белым воротничком на вершине; голени средних ног на проксимальной части сверху со щеткой серых пестроватых чешуек, светло-бежевыми нечеткими полосками в базальной и средней части и воротничком светло-бежевых чешуек на вершине; голени задних ног сверху с густой щеткой волосовидных светло-бежевых чешуек; членики лапок всех ног с беловатой вершиной.

Гениталии с а м ц а (рис. 2*a*). Ункус округлый. Гнатос большой, крюковидный, занимает поперечное положение во фронтальной плоскости, в проекции гениталий снизу изогнут слева направо. Кукулус правой вальвы ланцетовидный, с длинными щетинками на внутренней поверхности. Саккулус правой вальвы с длинной клювовидной дистальной частью и широкой овальной проксимальной. Правая вальва также с двумя базальными отростками — прямым пальцевидным и дуговидно изогнутым саблевидным. Кукулус левой вальвы пластинчатый, линейный, суженный к вершине. Саккулус левой вальвы узкий, дуговидно изогнутый, к острой вершине косо обрезан. Эдеагус трубчатый, дуговидно изогнутый, в базальной части плавно воронковидно расширен, к вершине косо обрезан, на вершине с маленькой продолговатой лопастью. Винкулум с широко-конусовидной краниальной

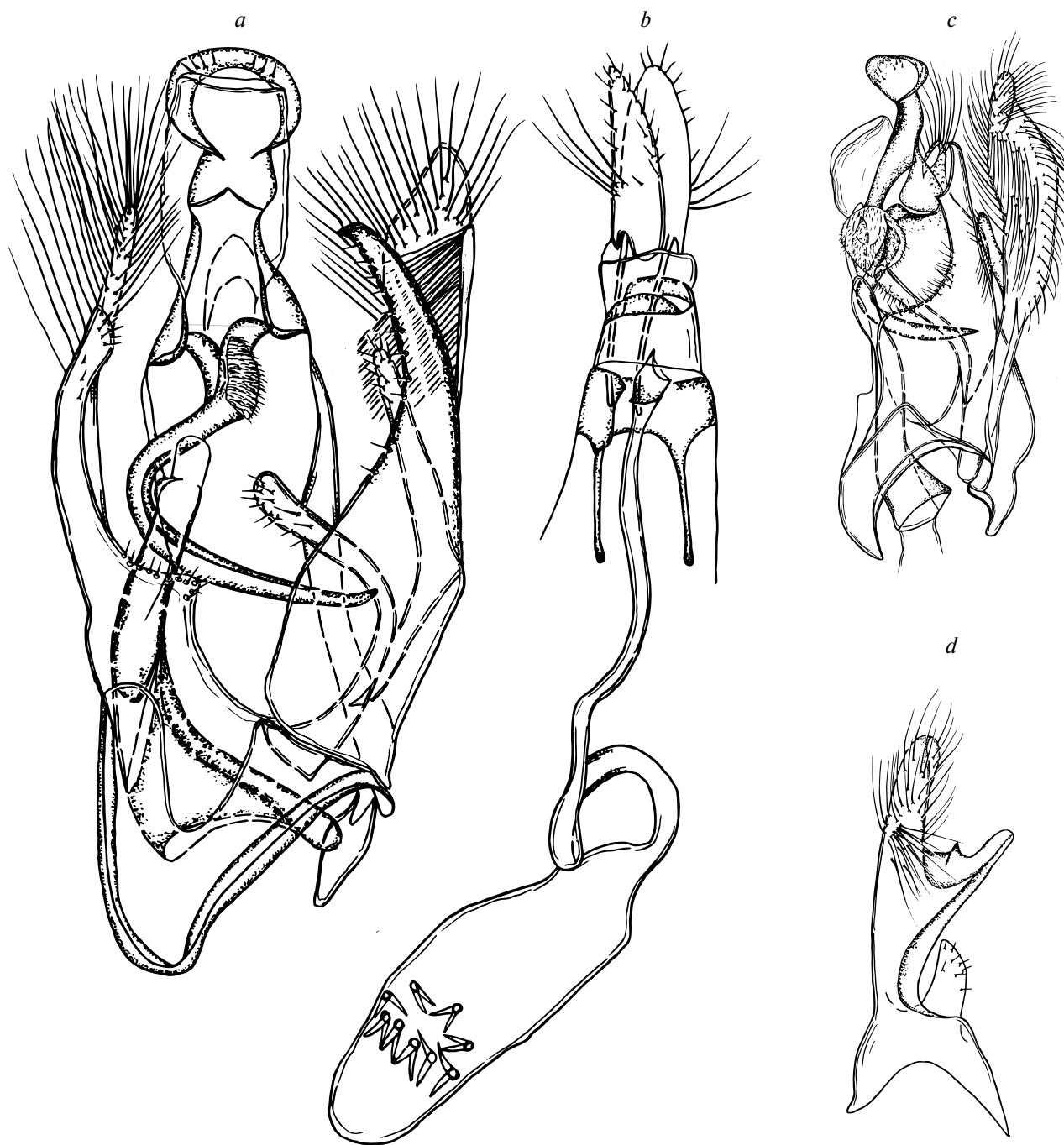


Рис. 2. *Photodotis*, гениталии: *a, b* — *Ph. ketambensis* sp. n. (*a* — самец, *b* — самка); *c, d* — *Ph. kedahensis* sp. n. (*c* — общий вид без левой вальвы, *d* — левая вальва).

частью и широкими ветвями, резко суженными в дистальной части.

Гениталии с а м к и (рис. 2*b*). Яйцеклад короткий. Анальные сосочки слабо склеротизированные, конусовидные. Апофизы короткие, задние апофизы едва достигают основания передних, их длина составляет $3/5$ от длины задних. Остиум в

небольшой воронке около заднего края 8-го сегмента, под межсегментной складкой, выступающей за его задний край. Дуктус копулятивной сумки длинный и узкий, сумка продолговатая. Сигнумы с двумя расходящимися под углом шипами, образуют поперечное кольцо ближе ко дну сумки.

Диагноз. По внешнему виду бабочек новый вид неотличим от *Ph. crockeri*, описанного с острова Борнео и найденного нами на о-ве Суматра, и мало отличим от *Ph. daedalea*, описанного из Лаоса. Хорошо отличается от этих видов строением гениталий. В гениталиях самца, в отличие от *Ph. crockeri* и *Ph. daedalea*, саккулус в базальной части правой вальвы плавно расширен, не грушевидный; около дуговидно изогнутого саблевидного склерита расположена узкая пальцевидная ветвь; вершина эдеагуса имеет вид продолговатой пластинки, не оттянута в остроконечие с крючком перед вершиной, как у двух ранее описанных видов.

Распространение — Индонезия: о-в Суматра.

Этимология. Название вида “*ketambensis*” образовано от названия деревни Ketambe, в окрестностях которой были собраны бабочки.

Photodotis kedahensis M. Omelko et N. Omelko sp. n.
(рис. 1e, 1f; 2c, 2d)

Материал. Индонезия, Суматра, провинция Северная Суматра. Голотип, ♂: окр. деревни Кедах (Kedah, 03°59'N, 97°15'E), 14.02.2023 (М. Омелько).

Описание. Бабочка (рис. 1d, 1e). Длина переднего крыла 8.0 мм. Голова дымчатая, вокруг глаз чешуйки дымчатые в проксимальной части и черноватые с дымчатой вершиной в дистальной. Базальный членик усиков черновато-бурый со светло-дымчатыми перевязями в средней части и вершиной. На жгутике усиков чередуются бурые и бежевые, с буроватым пятном сверху, членики. Базальный членик нижнегубных щупиков очень короткий, с внешней стороны бурый, с внутренней — бежевый; средний членик большой, широкий, черновато-бурый с косыми поперечными размытыми бежевыми перевязями в базальной части и дистальнее середины, снизу щупика пучок из длинностебельчатых чешуек — бежевых в базальной части и черных в дистальной; вершинный членик короче среднего, сверху, кроме вершинной части, со щеткой длинностебельчатых чешуек, дымчатый с интенсивным буроватым затемнением и широкой черноватой перевязью в средней части. Грудь, патагии и тегулы в основном черные с вкраплением черных чешуек с беловатой вершиной, внешний край тегул бежевый. Переднее крыло между радиальным и кубитальным стволами жилок бежевое с темно-песочным затемнением, от костального края до радиального ствола и от кубитального ствола до заднего края черноватое с вкраплением черноватых чешуек с белой вершиной. Вдоль костального края крыла два нечетких черных базальных пятна с размытым беловатым ободком и два больших ромбовидных бурых пятна в средней и дистальной частях крыла с размытым черным ободком. Серебристая внешняя перевязь

отделяет вершинную часть крыла, она черноватобурая от костального края до середины крыла и бежевая с тремя продольными бурыми штрихами от середины до заднего края крыла. Внешний край крыла с серебристым ободком и черновато-бурой маргинальной линией. Кроющие чешуйки бахромки на вершине крыла бежевые в проксимальной части и коричнево-бурые в дистальной, подстилающие чешуйки дымчатые в проксимальной части и черные с дымчатой вершиной в дистальной. Бахромка на заднем крае крыла темно-дымчатая с бежевым оттенком. Заднее крыло черноватое, бахромка темно-дымчатая с бежевым оттенком. Ноги дымчатые с интенсивным черным затемнением. На голених передних ног беловатые полоски в базальной и средней части и беловатая вершина, снизу пучок удлинённых чешуек. На голених средних ног воротнички из удлинённых чешуек дымчатого цвета в средней части и на вершине, сверху голени в проксимальной части щетка из удлинённых чешуек. Голени задних ног сверху со щеткой волосовидных дымчатых чешуек. Членики лапок всех ног с беловатой вершиной.

Гениталии самца (рис. 2c, 2d). Ункус широкояйцевидный. Гнатос большой, крюковидный, занимает поперечное положение во фронтальной плоскости, изогнут слева направо. Кукуллус правой вальвы ланцетовидный, на внутренней стороне с длинными прилегающими щетинками; ближе к основанию кукуллуса отходит узкий пластинчатый отросток. Саккулус правой вальвы большой, склеротизированный, с коленообразным уступом перед длинной когтевидной с зубцевидным выступом дистальной частью. От основания правой вальвы отходит длинный дуговидно изогнутый саблевидный отросток. Левая вальва дистально клешневидно раздвоена на продолговатый кукуллус и пальцевидный с зубцевидным отростком саккулус. В основании левой вальвы зубцевидный пластинчатый отросток, изогнутый дистально. Эдеагус трубчатый слабо S-образно изогнутый, к основанию воронковидно расширенный, к вершине тупоконусовидный. Винкулум с широко-конусовидной краниальной частью и широкими ветвями, резко суженными в дистальной части.

Самка неизвестна.

Диагноз. По внешнему виду бабочек новый вид, как и вышеописанный, слабо отличим от *Ph. crockeri* и *Ph. daedalea*. По строению гениталий самца он ближе к *Ph. ketambensis* sp.n. за счет наличия пальцевидного отростка в основании кукуллуса правой вальвы (этот отросток отсутствует в гениталиях *Ph. crockeri* и *Ph. daedalea*). Хорошо отличается от *Ph. ketambensis* sp. n. формой саккулуса правой вальвы с зубцевидным выступом на его дистальной части и большим коленообразным уступом перед широкой проксимальной частью. Саккулус правой вальвы *Ph. ketamben-*

sis sp. n. без выступа в виде зубца и плавно расширяется базально.

Распространение — Индонезия: о-в Суматра.

Этимология. Название вида "*kedahensis*" образовано от названия деревни Kedah, в окрестностях которой была собрана бабочка.

***Photodotis crockery* M. Omelko et N. Omelko 2020**

Материал. Индонезия, Суматра, провинция Северная Суматра. 2♂♂, 3♀♀, окр. деревни Кетамбе (Ketambe, 03°41'N, 97°39'E), 30.01–08.02.2023; 3♂♂, 2♀♀, окр. деревни Кедах (Kedah, 03°59'N, 97°15'E), 09.02–14.02.2023; 1♂, 1♀, окр. деревни Букит Лаванг (Bukit Lawang, 3°33'N, 98°07'E), 18–20.02.2023 (Омелько М.).

Вид описан из Малайзии с о-ва Борнео, где в марте 2018 г. была собрана серия бабочек (Омелько М., Омелько Н., 2020). На о-ве Суматра бабочки прилетали на свет с конца января по конец второй декады февраля.

***Photodotis imperfecta* M. Omelko et N. Omelko 2020**

Материал. Индонезия, Суматра, провинция Северная Суматра. 1♂, окр. деревни Букит Лаванг (Bukit Lawang, 3°33'N, 98°07'E), 18.02.2023 (Омелько М.).

Вид описан из Малайзии с о-ва Борнео по единственному экземпляру самца (Омелько М., Омелько Н., 2020).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200183-8).

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

- Омелько М.М., Омелько Н.В., 2018. Новые для науки виды выемчатокрылых молей (Lepidoptera, Gelechiidae) из рода *Photodotis* Меур. в фауне Лаоса // Зоологический журнал. Т. 97. № 1. С. 17–22.
- Омелько М.М., Омелько Н.В., 2020. Четыре новых вида выемчатокрылых молей из рода *Photodotis* Meyrick 1911 (Lepidoptera, Gelechiidae) с острова Борнео // Зоологический журнал. Т. 99. № 4. С. 422–429.

NEW OR INTERESTING SPECIES OF GELECHIID MOTHS OF THE GENUS *PHOTODOTIS* MEYRICK 1911 (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) FROM THE ISLAND OF SUMATRA, INDONESIA

M. M. Omelko^{1,*}, N. V. Omelko¹

¹Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

*e-mail: mmomelko@mail.ru

Two new species of the gelechiid moth genus *Photodotis* Meyrick are described from Sumatra, Indonesia: *P. ketambensis* sp. n. and *P. kedahensis* sp. n. In addition, the species *P. crockery* M. Omelko et N. Omelko and *P. imperfecta* M. Omelko et N. Omelko, both described earlier from Borneo Island, Eastern Malaysia, are recorded from Sumatra for the first time.

Keywords: taxonomy, new records, Malaysia

УДК 591.44

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВА ЛИМФЫ В ПОДКОЖНЫХ СИНУСАХ У ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA*)

© 2024 г. Н. А. Булахова^{а,*}, К. И. Шишкина^а

^аИнститут биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: sigma44@mail.ru

Поступила в редакцию 19.02.2024 г.

После доработки 21.03.2024 г.

Принята к публикации 02.04.2024 г.

Показаны сезонные изменения количества жидкости в подкожных лимфатических синусах травяной лягушки (*Rana temporaria*) и различия динамики ее массы у взрослых самцов и самок от осени к весне. Проверена гипотеза о том, что непропорциональное увеличение лимфатических синусов (одного из элементов брачного наряда *R. temporaria*) может быть использовано мелкими лягушками для получения конкурентных преимуществ во время размножения при ассортативном по размерам особей подборе пар.

Ключевые слова: лимфатическая система, модели изменчивости, ассортативное по размерам спаривание

DOI: 10.31857/S0044513424050045, **EDN:** USHKF

Травяная лягушка (*Rana temporaria* L. 1758) — типичный представитель бесхвостых амфибий с так называемым взрывным типом размножения, при котором в нерестовых водоемах ранней весной на короткое время одновременно собирается большое количество самцов в ожидании постепенно подходящих для нереста самок. Время пребывания самок в водоемах ограничено обычно несколькими сутками, и сразу после откладки икры они выходят на сушу; самцы же остаются в воде более продолжительное время — до нескольких недель, поскольку каждый самец участвует, как правило, в оплодотворении не одной кладки. Считается, что для многих видов бесхвостых амфибий с “взрывным” типом размножения характерно неслучайное (ассортативное) спаривание, в основе которого лежит конкуренция самцов за самок, при этом выбор партнеров самками также не пассивный — они отдают предпочтение особям с определенными акустическими, фенотипическими или генотипическими признакам (Berven, 1981; Arak, 1988; Elmberg, 1991; Lee, 2001; Wells, 2007; Sherman et al., 2010 и др.).

Брачное поведение и размножение травяной лягушки разносторонне изучены, однако однозначного мнения о принципах формирования пар во время нереста не существует (Savage, 1961; Мина, 1974; Naaranen, 1982; Ryser, 1989; Elmberg, 1991; Ляпков и др., 2004, 2004а; Dittrich, 2020; Dittrich et al., 2022; Dittrich, Rödel, 2023). Формирование пары может происходить случайно (с первой встретившейся особью противоположного пола) как в нерестовом водоеме, так и еще на суше во время

миграции из зимовки, однако далеко не всегда пара сохраняется до момента откладки икры. Чаще же успешное размножение — это результат конкурентной борьбы самцов и отчасти выбора самками партнеров с предпочитаемыми признаками (Dittrich et al., 2022; Dittrich, Rödel, 2023). Для многих видов лягушек и жаб показан ассортативный по размерам особей (длине и массе тела) тип подбора партнеров. Кроме того, в качестве визуальных сигналов животные используют степень выраженности элементов “брачного наряда”. В сезон размножения в результате повышения уровня половых гормонов у самцов и самок становятся более выраженными диморфные признаки (увеличиваются размеры и изменяется цвет брачных мозолей и резонаторов, длина и диаметр конечностей и др.) или черты, возникающие лишь в этот период и редуцирующиеся после него (например, изменение окраски покровов) (Arak, 1988; Lee, 2001; Taylor et al., 2007; Vásquez, Pfennig, 2007; Wells, 2007; Greene, Funk, 2009; Hettyey et al., 2009; Sherman et al., 2010 и др.). Элементы брачного наряда призваны делать их носителя более привлекательным для противоположного пола и, вероятно, более конкурентоспособным по сравнению с особями своего же пола, однако функциональное значение многих из этих признаков у амфибий не совсем понятно (Wells, 2007).

У находящихся в нерестовых водоемах *R. temporaria* также формируется “брачный наряд” — кроме образования отчетливой зернистости кожи на боках и спине у самок, изменения окраски горла на голубоватую, развития “брачных” мозолей на

первом пальце передних конечностей и увеличения размеров плавательных перепонки между пальцами задних конечностей, гипертрофии мышц передних конечностей у самцов, у особей обоих полов возникает выраженная “отечность” всего тела (Crew, 1920; Терентьев, 1950; Банников, Денисова, 1956; Glandt, 2011, наши наблюдения). Эта “отечность” происходит в результате наполнения обширных подкожных лимфатических полостей (мешков, или синусов) жидкостью, что влияет на облик животных — делает их визуально крупнее при сохранении прежних линейных размеров. Подкожные лимфатические мешки у лягушек занимают почти все пространство между кожей и мышцами, прикрепляются соединительнотканными перегородками к мышцам и значительно превышают по объему остальные отделы лимфатической системы (Conklin, 1930; Терентьев, 1950; Feder, Burggren, 1992). Предполагается, что объем лимфатической жидкости во всем организме у бесхвостых амфибий может быть сопоставим с объемом крови, и у животных, находящихся во влажной среде или в водоемах, существенно увеличивается за счет воды, которая проникает через кожу в лимфатические мешки и потом постепенно выводится почками (Carter, 1979; Feder, Burggren, 1992; Toews, Wentzell, 1995). Наиболее существенно поступающая извне вода влияет на изменение морфооблика особей в нерестовых водоемах — наполненные лимфатические синусы принимают вид объемных “подушек” покрывающих у водных видов амфибий почти все тело, из-за чего животные выглядят более крупными (объемными).

Согласно широко распространенному мнению, более крупные особи в популяции могут иметь больший успех размножения: крупные самцы имеют преимущества в борьбе за самок или самки предпочитают их более мелким конкурентам; самки получают преимущества перед мелкими (а значит, менее плодовитыми) самками, поскольку самцы выбирают их при формировании пары (см. Wells, 2007; Dittrich, 2020). Надежная прижизненная оценка количества жидкости не только во всей лимфатической системе, но даже во внешних отделах (в подкожных мешках) у амфибий невозможна, поэтому подобные исследования малочисленны, а характер зависимости этого показателя от размеров животных, условий среды или фенологических сроков почти не изучен (Feder, Burggren, 1992; Toews, Wentzell, 1995; Wells, 2007). Вместе с тем, вызывая сильное изменение морфооблика амфибий в сезон размножения (увеличивая “отечность” тела, и тем самым, его размеры), увеличение количества лимфы может оказаться адаптивным признаком — использоваться мелкими лягушками для повышения их конкурентных преимуществ перед более крупными особями. Для выявления сезонной динамики массы лимфы в подкожных синусах травяной лягушки была определена ее изменчивость

от осени к весне у взрослых самцов и самок. Для оценки вероятности того, что во время размножения увеличение количества лимфы в подкожных мешках у мелких и крупных особей может быть непропорциональным, было изучено варьирование относительной массы лимфы во время размножения у лягушек разного размера.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выяснения того, существует ли сезонная динамика количества лимфы в подкожных лимфатических мешках у травяной лягушки и различается ли она у самцов и самок, мы оценили массу лимфы у 120 особей в три фенологических срока: поздней осенью во время миграции к зимовочным водоемам, во время зимовки в воде и в самом начале сезона размножения (в первые его дни, когда в водоемах встречались лишь одиночные кладки икры). Животные были отловлены в двух популяциях в ближайших окрестностях г. Москвы (осень и зима) и г. Перми (осень и весна). Осенняя выборка включала 12 самцов и 7 самок, зимняя — 15 самцов и 16 самок, весенняя — 40 самцов и 30 самок. Весной все животные были отловлены в брачных скоплениях в нерестовых водоемах, причем 60 из них находились в парах, но самки еще не отложили икру. Осенью и зимой половозрелость самцов определяли по внешнему виду и относительным размерам семенников, а также по состоянию жировых тел, половозрелость самок — по наличию крупных пигментированных ооцитов в яичниках. Это позволяет быть уверенными, что все исследованные особи были взрослыми.

Прижизненная оценка количества жидкости у амфибий невозможна, а использование анестезии для обездвиживания животных и последующего измерения площади/объема их лимфатических мешков сильно искажает результаты. Поэтому количество лимфы в подкожных мешках было оценено нами у умерщвленных животных, использованных впоследствии для других исследований. Процедуры были унифицированы для всех особей, что позволило сравнивать результаты в исследованных сезонных выборках. Лягушки сразу после отлова были умерщвлены шоковой заморозкой в герметичной упаковке для минимизирования потери жидкости, затем разморожены при 4 °C и дважды взвешены — после исчезновения льда в лимфатических мешках и поверхностных тканях (P_1 , г) и после удаления подкожной лимфы через надрезы синусов с последующим обсушиванием тушек на бумажных полотенцах (P_2 , г). По разнице P_1 и P_2 рассчитывали абсолютную массу подкожной лимфы (МЛ, г), а по отношению ее к массе тела — относительную массу (ОМЛ, %). После полного оттаивания животных измеряли длину их тела (L , мм) и вскрывали. Плодовитость каждой самки рассчитывали как число икринок в навесках из яичников

(осень и зима) или яйцеводов (весна), умноженное на массу яичников или комка икры в яйцеводах.

Статистическую обработку результатов исследования проводили в программе R (версия 4.3.1, R Core Team, 2023). Значения в тексте приведены как среднее $\pm$ стандартная ошибка. Попарное сравнение переменных при нормальном их распределении и однородности дисперсии проведено с использованием критерия Стьюдента, при отличном от нормального — критерия Манна — Уитни, множественные сравнения средних значений проведены с использованием однофакторного дисперсионного анализа или теста Крускала — Уоллеса и последующих попарных сравнений. Зависимость показателей определяли посредством коэффициентов корреляции (Пирсона или Спирмена в зависимости от типа распределения сравниваемых переменных). Для выяснения характера и силы связи массы и относительной массы лимфы с размерами особей в основных регрессионных моделях (линейных, полиномиальных нескольких степеней, логарифмических и сплайн) в качестве предикторов использовали L и P_2 . Адекватной считали модель с наименьшим критерием АИС, а лучшим предиктором — переменную, тренд которой имел максимальный коэффициент детерминации при $p \leq 0.05$. Для оценки потенциальной вероятности того, что во время размножения объемные подкожные лимфатические мешки могут быть причиной непропорционального увеличения размеров тела, применяли биномиальный логистический анализ. При анализе относительную массу лимфы больше медианного значения в весенней выборке принимали за 1, меньше медианного — за 0. Кроме того, сравнивали средние значения относительной массы лимфы в парах групп весенних особей, разделенных по размерным признакам: особи, L и P_2 которых превышали медианные значения в выборке, были отнесены к категории “крупных”, особи с размерами меньше медианных — к категории “мелких”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размеры животных

Ни для одного из размерных показателей (L , P_1 и P_2) не выявлены половые различия как в группах, объединяющей всех исследованных животных (67 самцов и 53 самки), так и в сезонных выборках (осень, зима, весна), а также при сравнении пермских и подмосковных особей в осенней выборке ($p > 0.05$ во всех случаях).

Сравнение размеров лягушек из разных сезонных выборок показало, что в весенней группе и самки, и самцы были крупнее (L , P_1 и P_2), чем в зимней группе ($p \leq 0.05$ во всех случаях); между особями других выборок различий не было. По плодовитости самки трех сравниваемых групп не различались ($p > 0.05$).

Масса лимфатической жидкости в подкожных мешках

У самок масса подкожной лимфатической жидкости составляла в среднем 0.7 ± 0.2 г осенью, 0.9 ± 0.1 г — зимой и 1.1 ± 0.1 г — весной; весенние самки значительно отличались ($p \leq 0.05$) по этому показателю от осенних (рис. 1А). Относительная масса лимфы у осенних самок ($2.1 \pm 0.3\%$) была значительно меньше, чем у зимних ($3.4 \pm 0.4\%$) и весенних ($3.2 \pm 0.2\%$) (рис. 1Б).

У самцов масса лимфатической жидкости изменялась от 1.0 ± 0.1 г осенью и 0.9 ± 0.1 г — зимой до 4.0 ± 0.4 г — весной, и весенние особи выделялись по этому показателю среди остальных (рис. 1В). Осенью относительная масса лимфы ($3.4 \pm 0.3\%$) не отличалась от таковой зимой ($3.7 \pm 0.3\%$), но весной ($10.5 \pm 0.7\%$) была значительно выше, чем в два других сезона (рис. 1Г).

Относительная масса лимфы не коррелировала ни в одной из выборок ни с одной из переменных, характеризующих размеры тела самок или самцов ($p > 0.05$ во всех случаях).

При сравнении массы лимфы у самцов и самок в каждой из сезонных выборок оказалось, что весной она была значительно больше у самцов, чем у самок ($t = 7.1$, $df = 44$, $p = 0.0000008$), в другие сезоны различий не наблюдалось (рис. 2). Относительная масса лимфы у самцов была выше, чем у самок, в два сезона — осенью ($W = 70.5$, $p = 0.02$) и весной ($t = 7.7$, $df = 53$, $p = 0.0000003$) (рис. 2).

Зависимость массы подкожной лимфы от размеров животных

Связь массы подкожной лимфы с размерами лягушек различалась как по сезонам, так и между самцами и самками. Лучше всего она прослеживалась в осенней выборке — высокие значения коэффициентов детерминации ($R^2 = 0.64$ и 0.93 при $p = 0.02$ и 0.05) свидетельствовали о хорошем соответствии моделей, описывающих изменчивость массы лимфы в связи с размерами особей (рис. 3). В другие сезоны эта связь была слабой (табл. 1) и у самок во все сезоны полиномиальной с массой тела (рис. 3А, табл. 1), а у самцов, в отличие от самок, — всегда линейной, и в осенней выборке масса лимфы была связана не с массой тела, а с его длиной (рис. 3Б, табл. 1). Относительная масса лимфы только у самок в осенней выборке была связана с массой тела (рис. 3В), в остальные сезоны ни у самок, ни у самцов зависимость этого показателя от размеров животных не была установлена.

При разделении весенней выборки самок на группы по размерам (больше и меньше медианного значения в выборке по длине тела и больше и меньше медианного значения в выборке по массе

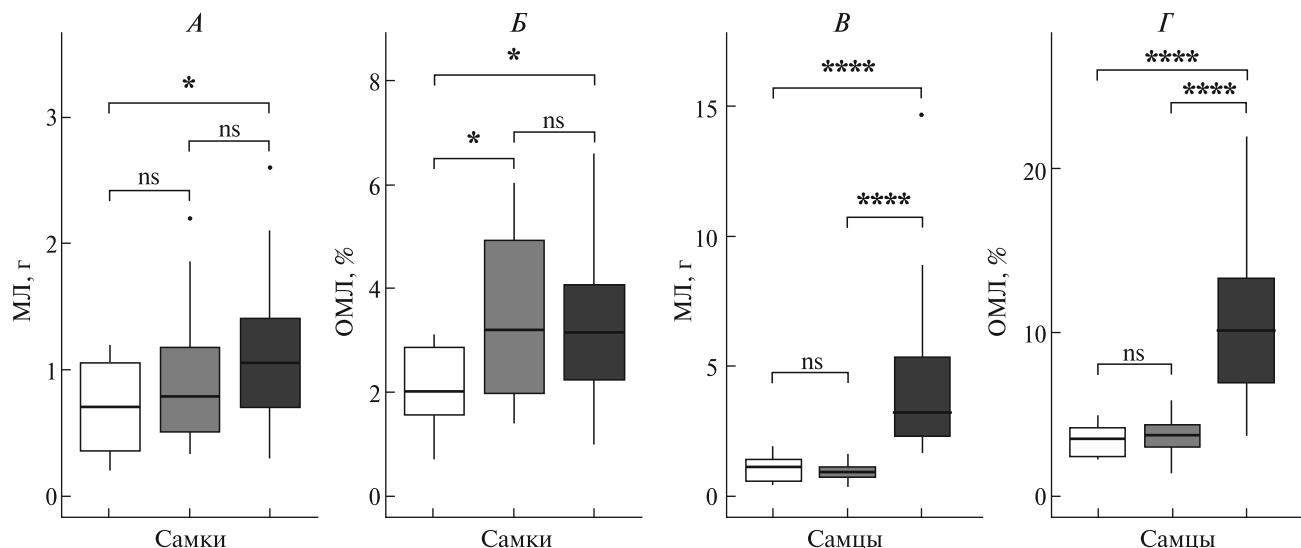


Рис. 1. Сезонная изменчивость массы лимфы в подкожных лимфатических синусах (МЛ, г) и относительной ее массы (ОМЛ, %) у самок и самцов травяной лягушки. Белые боксплоты – осень, светло-серые – зима, темно-серые – весна. Высота боксплотов – границы 25–75% значений в выборке, горизонтальные линии внутри боксплотов – медианные значения, концы вертикальных “усов” – минимальные и максимальные значения, точки – выбросы. Концы скобок указывают на сравниваемые выборки; над скобками приведена значимость различий: * $p \leq 0.05$, **** $p < 0.0001$, ns – нет различий.

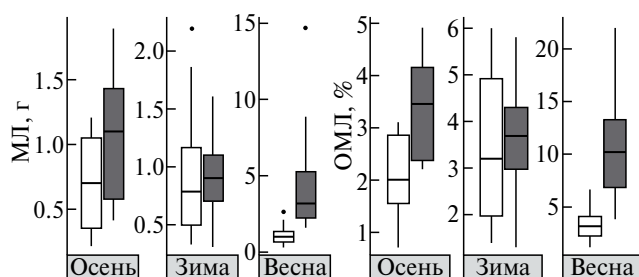


Рис. 2. Половые различия массы лимфы в подкожных синусах (МЛ, г) и относительной ее массы (ОМЛ, %) у самок и самцов травяной лягушки в различные сезоны. Белые боксплоты – самки, темно-серые – самцы. Остальные обозначения как на рис. 1.

тела) пары групп не различались по относительно-му количеству лимфы (рис. 4) ($p > 0.05$).

Такой же результат был получен при анализе “крупных” и “мелких” самцов в весенней выборке – различия групп по относительной массе лимфы не обнаружены ($p > 0.05$) (рис. 5).

Использование биномиального логистического анализа для оценки потенциальной вероятности того, что масса лимфы – адаптивный признак, используемый мелкими особями для увеличения размеров тела в нерестовых водоемах и, таким образом, получения конкурентных преимуществ, так же не дало значимых результатов (рис. 6). Несмотря на то, что подтверждающая наше предположение тенденция прослеживается со всеми

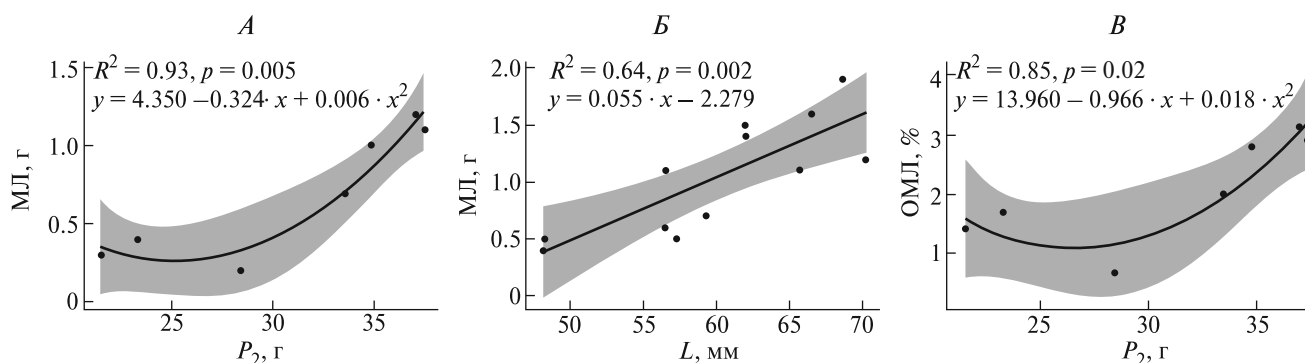


Рис. 3. Лучшие регрессионные модели связи массы лимфы (МЛ, г) и относительной ее массы (ОМЛ, %) с размерами самок (А и В) и самцов (Б) травяной лягушки в осенней выборке. Точки – индивидуальные значения, серая полоса – 95% доверительный интервал.

Таблица 1. Лучшие регрессионные модели, описывающие связь массы лимфы (МЛ, г) с размерами самок и самцов травяной лягушки зимой и весной

Сезон	Пол	Лучший предиктор	Регрессия	R^2	p
Зима	Самцы	P_2	Линейная: $y = 0.0437 \cdot x - 0.1168$	0.29	0.04
	Самки	P_2	Полиномиальная: $y = 6.1946 - 0.4719 \cdot x + 0.01 \cdot x^2$	0.39	0.04
Весна	Самцы	P_2	Линейная: $y = 0.4450 + 0.0237 \cdot x$	0.17	0.008
	Самки	P_2	Полиномиальная: $y = 0.1091 \cdot x - 0.9950 - 0.0013 \cdot x^2$	0.20	0.02

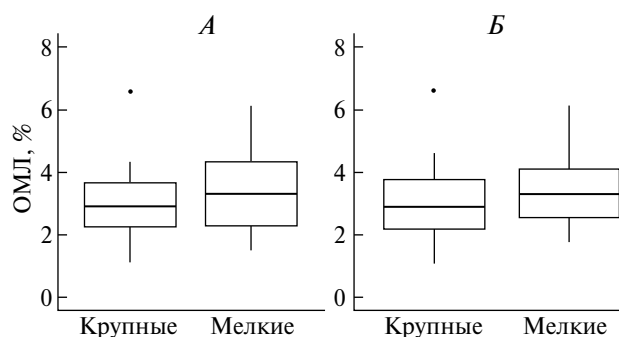


Рис. 4. Относительная масса лимфы (ОМЛ, %) в подкожных лимфатических синусах у самок травяной лягушки весенней выборки ($n = 30$), разделенной на две группы по размерам: *A* – по длине тела (“крупные” $L \geq 63.5$ мм, $n = 15$ и “мелкие” $L < 63.5$ мм, $n = 15$), *B* – по массе тела (“крупные” $P_2 \geq 33.0$ г, $n = 15$ и “мелкие” $P_2 < 33.0$ г, $n = 15$). Обозначения, как на рис. 1.

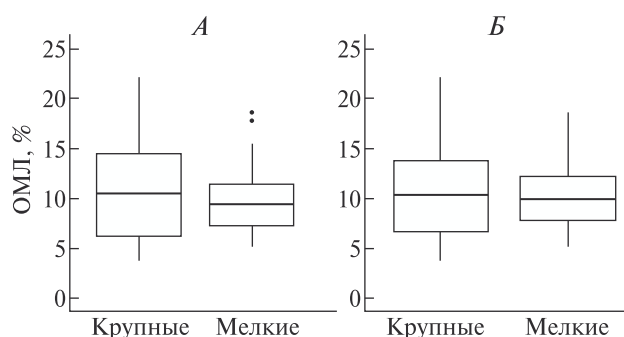


Рис. 5. Относительная масса лимфы (ОМЛ, %) в подкожных лимфатических синусах у самцов травяной лягушки весенней выборки ($n = 40$), разделенной на две группы по размерам: *A* – по длине тела (“крупные” $L \geq 61.5$ мм, $n = 19$ и “мелкие” $L < 61.5$ мм, $n = 21$), *B* – по массе тела (“крупные” $P_2 \geq 32.0$ г, $n = 20$ и “мелкие” $P_2 < 32.0$ г, $n = 20$). Обозначения как на рис. 1.

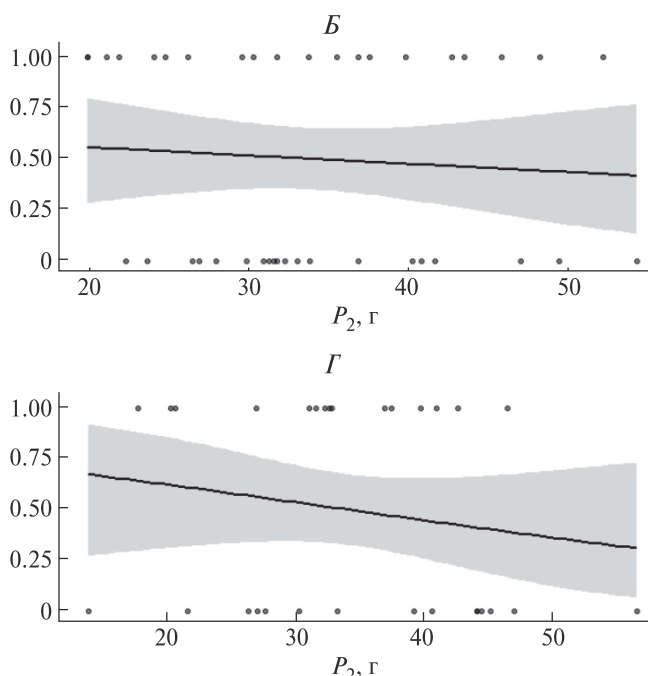
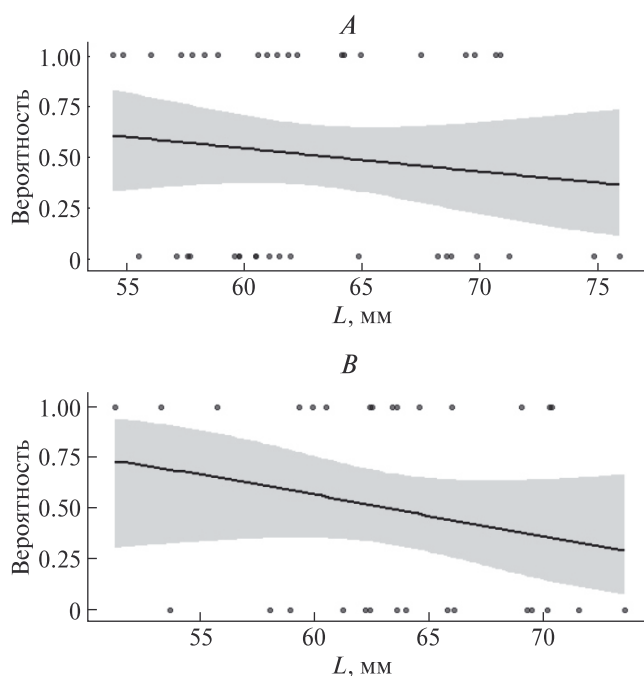


Рис. 6. Результаты биномиальной логистической регрессии, прогнозирующей вероятность того, что мелкие особи травяной лягушки имеют большую относительную массу жидкости в подкожных лимфатических мешках, чем крупные. В качестве предикторов использованы: *A* – длина тела самцов, *B* – масса тела самцов, *B* – длина тела самок, *Г* – масса тела самок. Черная линия – регрессия, серая полоса – 95% доверительный интервал.

четырьмя предикторами и у самок она более выражена, чем у самцов, коэффициенты регрессии относительной массы лимфы и размеров не достигали статистически значимых величин ($p > 0.05$ во всех случаях).

ОБСУЖДЕНИЕ

Лимфа амфибий возникает в тканях путем фильтрации плазмы за счет комбинации коллоидно-осмотического и гидростатического давления в кровеносных капиллярах (Conklin, 1930). Из тканей по мелким, слепо начинающимся лимфатическим сосудам она поступает в крупные сосуды, а из них — в обширные подкожные мешки и существенно меньшие по размеру расположенные в полости тела синусы (Conklin, 1930). Благодаря сокращению лимфатических сердец происходит медленное перемещение плазмы в системе сосудов и синусов (Carter, 1979; Feder, Burggren, 1992). Считается, что из-за относительно высокой проницаемости кровеносных капилляров лимфа амфибий, состоящая на 97% из воды, содержит все компоненты плазмы, за исключением эритроцитов (Conklin, 1930a). Вместе с тем недавнее исследование метаболомного состава лимфы остромордой лягушки показало значительное различие содержания малых молекул в лимфе и окружающих тканях (Shekhovtsov et al., 2022). Концентрация одних веществ в ней оказалась в несколько раз ниже или выше, чем в тканях, некоторые другие соединения, обычные, например, для мышц, не обнаружены в лимфе, в то время как менее распространенные в мышцах были найдены в лимфе.

Согласно результатам проведенного нами исследования, у самцов и самок травяной лягушки сезонные модели изменения количества лимфы в подкожных синусах (вероятно, и во всей системе) различаются. У самцов относительная масса лимфы уже осенью была значимо больше, чем у самок, несмотря на то, что вне сезона размножения и зимовки, как считается, все взрослые особи ведут почти исключительно наземный образ жизни, т.е. поступление воды в лимфатическую систему извне через кожу должно быть не велико. Эти различия трудно интерпретировать; возможно, в летне-осеннее время самцы выбирают более влажные местообитания (могут даже периодически посещать водоемы), либо у особей разного пола выделительная система функционирует с разной интенсивностью.

Поступление воды в лимфатическую систему существенно усиливается при переходе животных с суши в водоемы — у некоторых видов бесхвостых амфибий приток воды через кожу может достигать 2–30% от массы тела в час (Feder, Burggren, 1992). Наши исследования свидетельствуют о том, что динамика изменения количества лимфы может различаться у особей разного пола — доля лимфы в

массе тела самок зимой существенно возрастала, а у самцов — не изменялась по сравнению с осенью, что приводило к нивелированию межполовых различий, наблюдавшихся ранее на суше. Весной, при смене одного типа водоемов на другой (зимовочного на нерестовый), у самок дальнейшего изменения относительной массы лимфы не происходило — она не отличалась от таковой во время зимовки. Это наблюдение позволяет сделать вывод, что увеличенные лимфатические мешки у самок в сезон размножения нельзя отнести к элементам брачного наряда. Очевидно, что “отечность” тела вследствие поступления воды извне во время пребывания в водоемах происходит у самок задолго до наступления сезона размножения — еще во время зимовки. У самцов, напротив, в сезон размножения наблюдалось значительное увеличение количества подкожной лимфы. Относительная масса лимфы у них возрастала в среднем почти в 3 раза по сравнению с зимой, и у некоторых особей доля жидкости в подкожных лимфатических мешках достигала 20–22% от массы тела. Очевидно, что во время нереста у самцов и самок травяной лягушки интенсивность поступления воды извне в организм и/или функционирования лимфатической и выводящей систем различаются, в то время как у особей, находящихся на зимовке (также в водной среде), — близки. Таким образом, по степени выраженности лимфатических мешков (количеству содержащейся в них жидкости) в сезон размножения самцы травяной лягушки существенно отличаются от самок, и гипертрофированные лимфатические синусы можно определенно считать одним из элементов их брачного наряда и признаком полового диморфизма.

Только у животных, обитавших вне водоемов (осенняя группа), масса лимфы была достоверно связана с размерами тела. При этом наблюдались половые различия как по характеру связи, так и по зависимым переменным: у самцов связь массы лимфы была линейной с длиной тела, а у самок связь массы лимфы была полиномиальной с массой тела. У животных во время зимовки и в сезон размножения связь массы лимфы с размерами тела была уже не столь явной — коэффициенты детерминации были слишком малы для однозначного заключения о зависимости. Относительная масса лимфы среди всех исследованных сезонных групп только у самок в осенней выборке была связана с размерами (полиномиальная связь с массой тела, $R^2 = 0.85$, $p = 0.02$).

Вероятно, что у находящихся в воде особей количество лимфы определяется также и другими, нежели размеры тела, причинами, которые не анализировались в данном исследовании. Известно, что у амфибий во время размножения и на зимовке в водоемах содержание воды повышается не только в лимфатической системе, но также в мышцах

и печени. Исследователи связывают это со снижением активности почек, увеличением доли метаболической воды, образующейся при катаболизме энергетических субстратов, и условиями водоемов (низкой температурой и варьированием содержания кислорода в воде) (Zamachowski, 1966; Christiansen, Penney, 1973; Bradford, 1984; Pasanen, Koskela, 1974; наши неопубликованные данные). Значительное увеличение количества лимфатической жидкости у самцов в сезон размножения может быть обусловлено также особым гормональным статусом, поскольку во время зимовки в водоемах количество жидкости в лимфатических мешках у них было кратно меньше.

При разделении весенней выборки на группы по размерам (больше и меньше медианного значения в выборке по длине тела и больше и меньше медианного значения по массе тела), не обнаружено различий между парами групп по относительному количеству лимфы. То есть этот признак, очевидно, не может служить ни самкам, ни самцам для визуального увеличения размеров и получения конкурентного преимущества при размножении. В том случае, когда в анализе зависимой переменной была относительная масса лимфы (больше и меньше медианной в выборке), а предикторами — размеры животных, анализ так же не выявил достоверных закономерностей. Вероятность обнаружения в выборке мелких особей с большой относительной массой лимфы и, напротив, крупных особей с маленькой относительной массой лимфы не была статистически значимой, несмотря на очевидную тенденцию к этому, видимую на графиках.

Таким образом, сезонные модели изменения массы лимфы в подкожных синусах у самцов и самок травяной лягушки оказались различны. Однако гипотеза о том, что один из элементов брачного наряда (увеличенные лимфатические синусы) может быть использован мелкими травяными лягушками для получения конкурентных преимуществ при ассортативном по размерам особей подборе пар во время размножения не подтвердилась. Непропорционального увеличения размеров тела (и тем самым компенсации размерных различий с более крупными животными) в исследовании у них не выявлено.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность А.А. Соктину, В.Г. Старкову и А.С. Семухиной за предоставленные для исследования животных; Автономной некоммерческой организации “Общество сохранения диких животных” — за проведение семинаров по статистике, на основании которых были проанализированы представленные в статье данные.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Проведенное исследование — часть научной темы лаборатории биоценологии по выявлению популяционных особенностей и адаптивных стратегий широко распространенных видов амфибий вблизи границ их ареалов. Экспериментальные протоколы были одобрены Комиссией по биоэтике ФГБУН ИБПС ДВО РАН (Заключение № 001/021).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Г., Денисова М.Н., 1956. Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз. 168 с.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С., 2004. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 1. Демографические и морфометрические характеристики // Зоологический журнал. Т. 83. № 11. С. 1375–1386.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С., 2004а. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 2. Связь морфометрических особенностей самцов с их репродуктивным успехом // Зоологический журнал. Т. 83. № 12. С. 1448–1462.
- Мина М.В., 1974. Возрастная организация совокупности у размножающихся особей травяной лягушки (*Rana temporaria*) в одном из малых водоемов Московской области // Зоологический журнал. Т. 53. № 12. С. 1826.
- Терентьев П.В., 1950. Лягушка: Учебное пособие для студентов биологических факультетов университетов. М.: Советская Наука. 345 с.
- Arak A., 1988. Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 22. P. 317–327.
- Berven K., 1981. Mate choice in the wood frog, *Rana sylvatica* // Evolution (USA). V. 35. № 4. P. 707–722.
- Bradford D.F., 1984. Water and osmotic balance in overwintering tadpoles and frogs, *Rana muscosa* // Physiological Zoology. V. 57. № 4. P. 474–480.

- Dittrich C., 2020. Reproductive behaviour of the European common frog (*Rana temporaria*). Dissertation. Humboldt Universitat. Berlin. 106 p.
- Dittrich C., Tietje M., Rödel M.O., 2022. Larger is not better: no mate preference by European common frog (*Rana temporaria*) males // Behaviour. V. 159. № 12. P. 1133–1150.
- Dittrich C., Rödel M.O., 2023. Drop dead! Female mate avoidance in an explosively breeding frog // Royal Society Open Science. V. 10. № 10. 230742.
- Carter D.B., 1979. Structure and function of the subcutaneous lymph sacs in the Anura (Amphibia) // Journal of Herpetology. V. 13. P. 321–327.
- Christiansen J., Penney D., 1973. Anaerobic glycolysis and lactic acid accumulation in cold submerged *Rana pipiens* // Journal of Comparative Physiology. V. 87. № 3. P. 237–245.
- Conklin R.E., 1930. The formation and circulation of lymph in the frog. I. The rate of lymph production // American Journal of Physiology. V. 95. P. 75–90.
- Conklin R.E., 1930a. The formation and circulation of lymph in the frog. II. Volume and blood pressure // American Journal of Physiology. V. 95. P. 91–97.
- Crew F.A.E., 1920. Sexual dimorphism in *Rana temporaria*, as exhibited in rigor mortis // Journal of Anatomy. V. 54. № 2–3. P. 217–221.
- Elmberg J., 1991. Factors affecting male yearly mating success in the common frog, *Rana temporaria* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 28. P. 125–131.
- Feder M.E., Burggren W.W., 1992. Environmental physiology of the amphibians. Chicago: University of Chicago Press. 646 p.
- Greene A.E., Funk W.C., 2009. Sexual selection on morphology in an explosive breeding amphibian, the Columbia spotted frog (*Rana luteiventris*) // Journal of Herpetology. V. 43. № 2. P. 244–251.
- Glandt D., 2011. Grundkurs Amphibien-und Reptilienbestimmung. Beobachten, Erfassen und Bestimmen aller europäischen Arten. Wiebelsheim: Quelle and Meyer-Verlag. 411 p.
- Haapanen A., 1982. Breeding of the common frog (*Rana temporaria*) // Annales Zoologici Fennici. V. 19. P. 75–79.
- Hettyey A., Herczeg G., Laurila A., Crochet P.A., Merilä J., 2009. Body temperature, size, nuptial colouration and mating success in male moor frogs (*Rana arvalis*) // Amphibia-Reptilia. V. 30. № 1. P. 37–43.
- Lee J.C., 2001. Evolution of a secondary sexual dimorphism in the toad, *Bufo marinus* // Copeia. V. 2001. № 4. P. 928–935.
- Pasanen S., Koskela P., 1974. Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // Comparative Biochemistry and Physiology. A. V. 47. № 2. P. 635–654.
- R Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria. <https://www.R-project.org>.
- Ryser J., 1989. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria* // Oecologia. V. 78. P. 264–268.
- Savage R.M., 1961. The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria temporaria*). London. UK: Sir Isaac Pitman and Sons, Ltd. 221 p.
- Shekhovtsov S.V., Bulakhova N.A., Tsentalovich Y.P., Zelentsova E.A., Meshcheryakova E.N., Poluboyarova T.V., Berman D.I., 2022. Metabolomic analysis reveals that the moor frog *Rana arvalis* uses both glucose and glycerol as cryoprotectants // Animals. V. 12. 1286.
- Sherman C.D., Sagvik J., Olsson M., 2010. Female choice for males with greater fertilization success in the Swedish moor frog, *Rana arvalis* // PLoS One. 5:e13634.
- Taylor R.C., Buchanan B.W., Doherty J.L., 2007. Sexual selection in the squirrel treefrog *Hyla squirella*: the role of multimodal cue assessment in female choice // Animal Behaviour. V. 74. № 6. P. 1753–1763.
- Toews D.P., Wentzell L.A., 1995. The role of the lymphatic system for water balance and acid-base regulation in the Amphibia // Mechanisms of Systemic Regulation: Respiration and Circulation. P. 201–214.
- Vásquez T., Pfennig K.S., 2007. Looking on the bright side: females prefer coloration indicative of male size and condition in the sexually dichromatic spadefoot toad, *Scaphiopus couchii* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 62. P. 127–135.
- Wells K.D., 2007. The ecology and behavior of amphibians. Chicago: University of Chicago Press. 1400 p.
- Zamachowski W., 1966. Changes in the weight of the body of the common frog *Rana temporaria* L. during the period of hibernation // Acta Biologica Cracoviensia Series Zoologia. V. 11. P. 199–206.

VARIATION OF THE QUANTITY OF LYMPH IN THE SUBCUTANEOUS SINUSES IN THE COMMON FROG (*RANA TEMPORARIA*)

N. A. Bulakhova^{1,*}, K. I. Shishikina¹

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

**e-mail: sigma44@mail.ru*

Seasonal variation in the amount of fluid in the subcutaneous lymphatic sinuses of the common frog (*Rana temporaria*) and differences in the dynamics of its mass in adult males and females from autumn to spring are shown. The hypothesis that enlarged lymphatic sinuses (one of the elements of the “nuptial attire” of *R. temporaria*) can be used by small frogs to gain competitive advantages in assortative pair selection during reproduction is tested.

Keywords: size-assortative mating, lymphatic system, patterns of variability

УДК 599.322.2; 591.431.4; 591, 543,42

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕСЧАНОЙ ШИРОКОЛОБКИ (*LEOCOTTUS KESSLERII*, COTTIDAE) ИЗ ОЗЕР БАЙКАЛ, АРАХЛЕЙ И ГУСИНОЕ (ЗАБАЙКАЛЬЕ)

© 2024 г. О. Т. Русинек^а, И. Е. Михеев^б, Н. В. Анненкова^{с, д}, А. А. Суханов^б, В. Г. Сиделева^{с, *}

^а Байкальский музей СО РАН, пос. Листвянка, Иркутская область, 664520 Россия

^б Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, 672002 Россия

^с Зоологический институт РАН, Санкт Петербург, 199034 Россия

^д Институт цитологии РАН, Санкт Петербург, 194064 Россия

*e-mail: vsideleva@gmail.com

Поступила в редакцию 27.09.2023 г.

После доработки 11.03.2024 г.

Принята к публикации 02.04.2024 г.

Изучены локальные формы песчаной широколобки (*Leocottus kesslerii* (Dybowski 1874)), сформировавшиеся в озерах Байкал, Арахлей и Гусиное. Исследования показали существование различий между озерными формами по следующим признакам внешней морфологии. У байкальской формы ширина головы больше длины, у арахлейской и гусиноозерской форм ширина головы меньше ее длины. У байкальской и гусиноозерской форм имеется промежуток между спинными плавниками, у арахлейской формы он отсутствует, спинные плавники соприкасаются друг с другом. У арахлейской формы анальный плавник длинный — 37.4–43.0%, в среднем 39.3% SL, у байкальской формы длина основания А достигает 29.0–34.5%, в среднем 32.9% SL. У байкальской и арахлейской форм на теле присутствуют мелкие и редкие костные шипики, у гусиноозерской формы они крупные и густые. Выявленные различия показывают низкий уровень морфологической обособленности форм. Более значимые различия продемонстрировали экологические показатели: темп роста, спектры питания, особенности размножения и значения абсолютной плодовитости. Различия экологических показателей обусловлены адаптацией форм песчаной широколобки к конкретным условиям озер, в которых они обитают. Изучение генетической дифференциации проведено по контрольному региону мтДНК. Формы песчаной широколобки имели слабую генетическую обособленность. Средние *p*-дистанции между формами *L. kesslerii* варьировали от 0.33 ± 0.12 до $0.51 \pm 0.24\%$. Эти значения генетических дистанций находятся в пределах внутривидовой изменчивости. Полученные данные по морфологической, экологической и генетической дифференциации озерных форм песчаной широколобки показали, что рыбы из озер Байкал, Арахлей и Гусиное принадлежат к номинативному подвиду *Leocottus kesslerii kesslerii*.

Ключевые слова: коттиды, изменчивость, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513424050054, **EDN:** URUEDQ

Cottus kesslerii (песчаная широколобка) описан Б. Дыбовским в 1874 из оз. Байкал (Dybowski, 1874). Позднее, в результате таксономической ревизии этот вид стал относиться к подроду *Leocottus* рода *Paracottus* (Талиев, 1955). Наличие уникальных морфологических признаков (большое число позвонков, длинный анальный плавник) и генетической обособленности позволили повысить статус подрода до уровня рода *Leocottus* (Grachev et al., 1992; Sideleva, 2001). Песчаная широколобка широко распространена в прибрежной зоне оз. Байкал, на участках литорали с песчаными донными отложениями.

Из Байкала этот вид расселился в другие озера его бассейна и ангарские водохранилища (бассейн Енисея) (Тархова, 1962; Карасев, 1987).

В Забайкалье песчаная широколобка входит в состав ихтиофаун озер Арахлей (Забайкальский край) и Гусиное (Бурятия). На основании различий пластических признаков (относительные размеры головы, длины лучей в первом спинном и грудном плавниках, диаметр глаза) в каждом из озер были описаны подвиды *Paracottus kesslerii gussinensis* Tarkhova 1962 (Гусиное оз.) и *Paracottus kesslerii arachlensis* Tarkhova 1962 (оз. Арахлей).

В настоящее время, без дополнительного изучения, эти подвиды предложено рассматривать в качестве синонимов *Leocottus kesslerii* (Kottelat, 2006). Некоторые исследователи считают, что для установления степени дифференциации озерных форм рыб недостаточно использовать только морфологические методы. Это порождает таксономическую неопределенность, затрудняет оценку биоразнообразия и проведение охранных мер для редких популяций и видов. Эти проблемы наблюдались при внесении отдельных форм сиговых рыб в Красную книгу (Red List) Канады (Turgeon et al., 2016).

Исследования озерных форм других рыб (сиговых, хариусовых, центрахтовых и анчоусовых) позволили выявить быстрые адаптивные изменения морфологических признаков (включая остеологические). Как правило, изменения затрагивали признаки, связанные с переходом вселенцев на потребление новых пищевых объектов (Гордеева и др., 2008; Zinov'ev, 2005; Vila-Gispert et al., 2007; Xie, 2012; Turgeon et al., 2016).

Наиболее быстрые морфологические изменения происходили у пластичных видов лососевых рыб, вселённых в озера с другими условиями среды обитания. Показано, что у севанской форели-ишхана через 50 лет после плановой акклиматизации в оз. Иссык-Куль произошли значительные изменения в морфологии костей черепа (сошника, язычной, межчелюстной, нижнечелюстной костей и супраэктомоида). Автор статьи Дорофеева (2008) связывала эти изменения с ранним переходом рыб к хищничеству. При этом изменился темп роста рыб, а максимальные размеры (до 89 см) превышали таковые исходной формы – севанской форели. Изменения морфологических признаков выходили за пределы границ вида *Salmo ischchan*. Основываясь только на морфологических и экологических различиях, иссык-кульскую форму ишхана можно ошибочно принять за новый таксон.

Коттоидные рыбы, включая песчаную широколобку, не столь пластичные, как лососевые, но время заселения озер значительно более раннее, чем у акклиматизированных форм. Однако без комплексного исследования, включающего генетические методы, трудно определить степень их обособленности, что также приводит к таксономической неопределенности. В настоящем исследовании для установления степени дифференциации и обособленности форм *L. kesslerii* из озер Байкал, Арахлей и Гусиное применен интегральный подход, включающий морфологические, экологические и молекулярно-генетические методы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Забайкальские озера удалены от Байкала на следующие минимальные расстояния по прямой линии: Гусиное озеро – на 70 км, Арахлей – на 300 км (рис. 1). Материалом для настоящей работы послужили сборы песчаной широколобки О.Т. Русинек и А.А. Суханова: в Лиственичном заливе оз. Байкал, август 2022 г., 10 экз.; в оз. Арахлей, июнь 2022 г., 20 экз.; в Гусином оз., 10 июня 2022 г., 28 экз. Для отлова рыб использовали донные жаберные сети и сачки. пойманных широколобок для эвтаназии помещали в сосуд с водой и гвоздичным маслом. Затем рыб фиксировали в 96% этаноле.

Для сравнительно-морфологических исследований использованы типовые экземпляры из ихтиологической коллекции Зоологического института РАН (ZIN), Санкт-Петербург, а также фотографии и рентгенограммы синтипа из Британского музея естественной истории (BMNH), Лондон:

Cottus kesslerii, Dybowski, BMNH 1897.7.5.5, синтип.

Paracottus (Leocottus) kesslerii arachlensis, ZIN57011, синтипы, 5 экз., оз. Арахлей, западный берег, устье р. Сенная, 22 мая 1957 г. Типовые экземпляры были найдены при разборе старых образцов ЗИН РАН в 2023 г.

Leocottis kesslerii arachlensis, ZIN34220, 1 экз., оз. Арахлей, ст. 48, 14.10.1931, коллектор Т. Винокуров.

Paracottus (Leocottus) kesslerii gussinensis, ZIN52232, лектотип, озеро Гусиное, 16–19 июня 1958 г., коллектор Ю.Н. Тархова; ZIN52233, паралектотипы, 9 экз., данные как у лектотипа.

Осевой скелет изучен по цифровым рентгеновским снимкам, сделанным на рентгеновской установке Зоологического института РАН. Для получения трехмерного изображения костей черепа трех форм песчаной широколобки использован микротомограф Neoscan N80 (NEOSCAN BVBA, Бельгия). Использовались следующие настройки: напряжение источника 58 кВ, сила тока 68 мкА, экспозиция камеры 127 мс, фильтр Al 0.25 мм, шаг вращения 0.3°. 3D-реконструкцию по данным томографии проводили с помощью программы Avizo 2019.1 (Thermo Fisher Scientific). Все рентгенографические и томографические исследования выполнены с использованием оборудования ЦКП “Таксон” Зоологического института РАН.

Возраст песчаной широколобки определен по отолитам с использованием методики, разработанной Миной (1967). Индивидуальную абсолютную плодовитость рыб определили по формуле: число икринок в навеске $\times$ масса гонад (г) / масса навески (г) (Петлина, 1987). Отолиты для определения возраста и данные по плодовитости песчаной широколобки из оз. Байкал взяты из сборов В.Г. Сиделевой на этом озере в 1973–1975 гг.

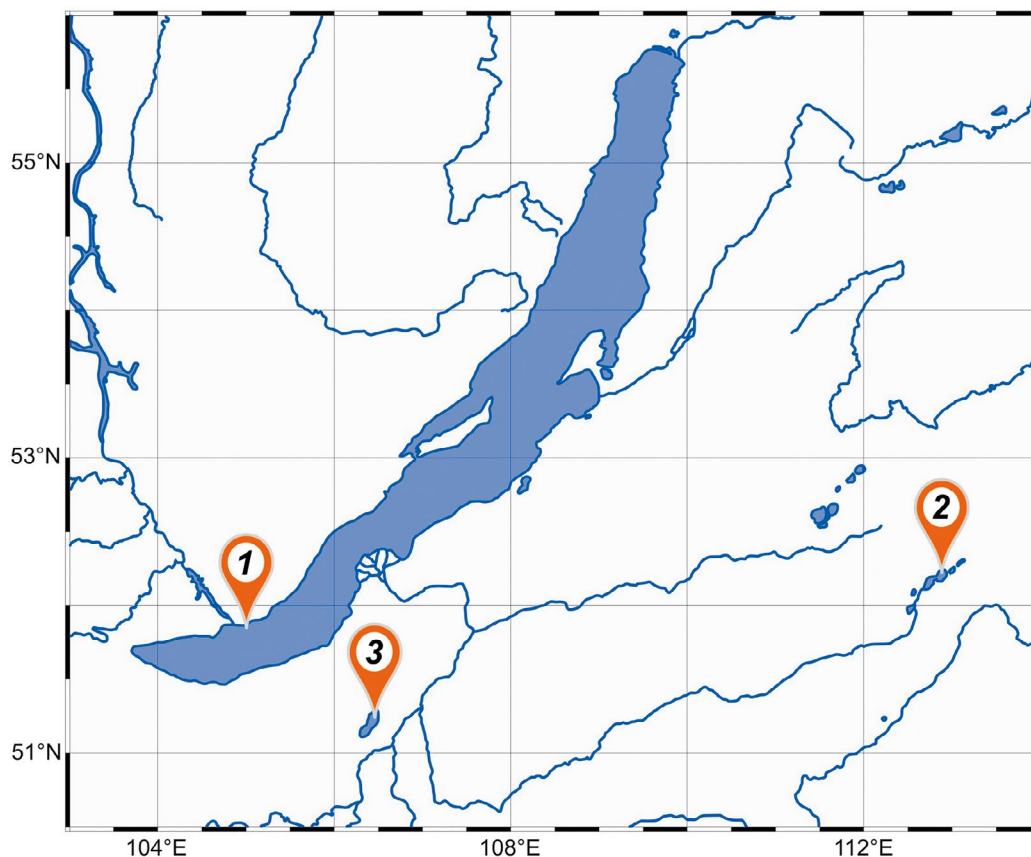


Рис. 1. Карта с обозначением мест поимки песчаной широколобки в озерах: 1 – Байкал, 2 – Арахлей, 3 – Гусиное.

Для изучения питания коттоидных рыб использован метод индивидуального сбора и обработки материала (Ильмаст и др., 2015). Проводили общепринятый биологический анализ каждой рыбы и исследовали содержимое желудков. Из полученных данных определяли частоту встречаемости отдельных пищевых объектов. Весовым методом, на основе определения массы отдельных компонентов пищи, вычисляли долю (%) каждого компонента от массы всего пищевого комка.

Для изучения генетической дифференциации в качестве генетического маркера выбран контрольный регион (CR) митохондриальной ДНК. Этот маркер успешно используется при молекулярно-генетических исследованиях коттоидных рыб (Yokoyama et al., 2008; Sideleva et al., 2022). Для молекулярно-генетического анализа мтДНК использованы образцы тканей особей *L. kesslerii* из трех локалитетов (озер Байкал, Гусиное и Арахлей), по 5 экз. в каждом. Кроме того, использованы доступные последовательности из GenBank NCBI.

Для выделения ДНК использовались фрагменты плавников (100–200 мг), фиксированных

в 96%-ном этаноле. Выделение проводилось с помощью набора QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen, Германия). Полная последовательность контрольного региона (CR) мтДНК была амплифицирована с использованием праймеров L16638 и H1122 (Kocher et al., 1989). В результате ПЦР были получены ампликоны размером ~1000 п.н., которые включали фрагменты фланкирующих генов тРНК. Амплификацию проводили с помощью BioRad C1000 Touch в реакционном объеме 15 мкл, содержащем: 1× буфер, 1.5 мкМ $MgCl_2$, 10 мкМ каждого праймера, 0.2 мкМ каждого dNTP, 1 мкл раствора матричной ДНК и 1 ЕД полимеразы HS Taq (Евроген, Москва). Использовалась следующая программа ПЦР: 3 мин начальной денатурации при 95 °С, затем 35 циклов денатурации при 95 °С в течение 20 с, отжиг праймеров при 59.2 °С в течение 1 мин, элонгация ДНК при 72 °С в течение 60 с, финальный этап элонгации при 72 °С в течение 10 мин. Секвенирование амплифицированных фрагментов проводилось с помощью MegaBACE1000 DNA Analysis System (Amersham Biosciences) на базе ООО «Бигль» (Санкт-Петербург). Выделение и амплификация ДНК выполнены на оборудовании лаборатории ихтиологии Зоологического института РАН.

Выравнивание нуклеотидных последовательностей CR выполнялось с помощью программы Geneious Prime 2021.1.1 (Kearse et al., 2012). Идентификация уникальных гаплотипов проводилась с использованием DnaSP v6.12.03 (Rozas et al., 2017). С помощью алгоритма, реализованного в DnaSP v6.12.03, рассчитаны следующие показатели: среднее число нуклеотидных замен, гаплотипическое разнообразие (Hd) и нуклеотидное разнообразие (π). Парные генетические p -дистанции между разными популяциями были рассчитаны с использованием программы MEGA X (Kumar et al., 2018). Для визуализации генетических взаимоотношений между *L. kesslerii* из трех озер (Байкал, Арахлей и Гусиное) построена сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК с использованием алгоритма TCS, реализованного в PopART 1.7 (Clement et al., 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Песчаная широколобка, озеро Байкал

Морфологические особенности. Среди признаков внешней морфологии песчаной широколобки следует отметить следующие: удлиненное туловище, которое значительно сужается в каудальной части; широкую голову (ширина больше длины); межжаберный промежуток с поперечной складкой; голую кожу на туловище, редкие

и мелкие шипики под грудными плавниками; небольшой (3.9–5.2%, в среднем 4.6% SL) промежуток между спинными плавниками; длинный анальный плавник, имеющий 20–22 лучей; длинный туловищный канал сейсмочувствительной системы, который доходит до лучей хвостового плавника или заходит на них и содержит 37–40 мелких пор.

В позвоночнике 38–39 позвонков (у синтипа 38), из них 11 туловищных и 27–28 хвостовых (у синтипа 27), 3 пары плевроальных ребер. Число лучей в плавниках: D1 8, D2 19, A 21–22, C 12–13, из них 8–9 ветвистых лучей. У синтипа: D1 8, D2 18, A 20, C 12, из них 8 ветвистых. Между D1 и D2 имеется 2 свободных интердорсальных птеригофора (рис. 2B).

Экологические особенности. Имеется стадия пелагической личинки. Вылупившиеся личинки мелкие, их длина 5.2–5.4 мм (Черняев, 1977). Они имеют верхний рот и активно двигаются в поверхностных слоях воды. Спустя 65 суток у мальков появляется нижний рот, их длина увеличивается до 23–25 мм. Рыбки оседают на дно и переходят к донному образу жизни.

Растет песчаная широколобка довольно медленно. В возрасте 1+ рыбы имеют длину (TL) 34–50 мм, в среднем 36.1 мм (табл. 1). Такой разброс данных вызван другим темпом роста особей разного пола, самцы растут быстрее самок. В возрасте 4+ различия в SL разных полов

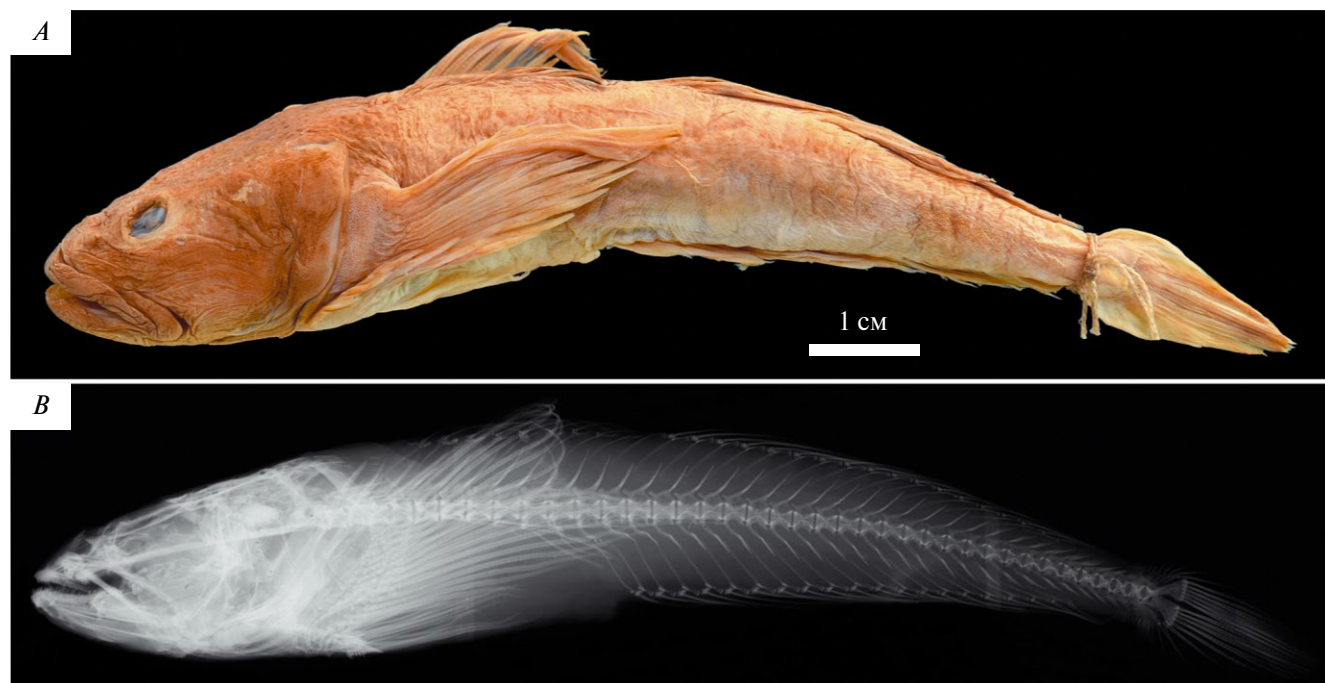


Рис. 2. *Cottus kesslerii* Dybowski (современное название *Leocottus kesslerii*) — синтип (BMNH 1897.7.5.5), оз. Байкал. А — общий вид, фотография; В — осевой скелет, рентгенограмма.

Таблица 1. Стандартная длина (мм) разновозрастных самок из озер Байкал и Арахлей

Озеро	1+	2+	3+	4+	5+
Байкал	<u>34–50</u> 40.2	<u>45–100</u> 58.3	<u>53–110</u> 83.6	<u>85–118</u> 96.9	<u>102–106</u> 104.3
Арахлей*	<u>58–75</u> 71.5	<u>88–107</u> 94.2	<u>95–113</u> 106.9	<u>100–122</u> 117.7	<u>114–138</u> 127.2

Примечания. В числителе – пределы варьирования, в знаменателе – среднее значение.

*Данные: Карасев, 1987.

Таблица 2. Количество икринок у самок песчаной широколобки из трех изученных озер

Озеро	Длина (SL), мм					
	45–55	56–65	66–75	76–85	86–95	96–105
Байкал	<u>1182–2290</u> 1810 <i>n</i> = 10	<u>1570–3870</u> 2480 <i>n</i> = 13	<u>3040–4550</u> 3550 <i>n</i> = 23	<u>3560–7160</u> 5380 <i>n</i> = 23	<u>3440–9450</u> 6000 <i>n</i> = 24	<u>7500–8200</u> 7780 <i>n</i> = 3
Арахлей			<u>1750–1995</u> 1875 <i>n</i> = 2	<u>2080–4170</u> 2670 <i>n</i> = 4	<u>2590–3480</u> 2960 <i>n</i> = 3	2580 <i>n</i> = 1
Гусиное					1220 <i>n</i> = 1	

Примечания. Над чертой – пределы варьирования, под чертой – среднее значение. *n* – число экземпляров.

более значительны: самцы имеют среднюю длину 111.1 мм, самки – 96.9 мм; максимальные размеры самцов достигают 129 мм, самок – 118 мм.

В диете взрослых особей из южной части озера Байкал (мыс Березовый) в 2000–2003 гг. доминировали амфиподы; они составляли более 79% массы пищевого комка (Толмачева, 2008). Таксономический состав амфипод, обнаруженных в пище, представлен 28 видами и подвидами. По массе в пищевом комке превалировали 2 вида (*Crypturopus rugosus* и *Micruropus litoralis*), а их вклад составил 22% общей массы всех видов рачков. Кроме амфипод, в пище встречались личинки хирономид и ручейников, а также моллюски. У крупных особей в желудках отмечена рыбная пища – молодь желтокрылки (*Cottocomephorus grewingkii*). Ее доля достигала 18% от общей массы пищевого комка (Толмачева, 2008).

Созревание самок байкальской песчаной широколобки начиналось в возрасте 2+, при стандартной длине 46–51 мм. Рыбы такого размера имели абсолютную плодовитость 1180–1510 икринок. В нерестовом стаде доминировали самки возрастом 3+ – 4+, длиной 66–95 мм (табл. 2). Абсолютная плодовитость самок байкальской песчаной широколобки этих размеров варьировала от 3000 до 9460 икринок.

Наибольшие значения плодовитости (9460 икринок) обнаружены нами у особи длиной (SL) 91 мм. По данным Черняева (1977),

максимальная плодовитость байкальской формы достигала 10531 икринки. Икринки мелкие; их диаметр всего 0.8–0.9 мм. Икру самки откладывали на нижнюю поверхность неподвижных валунов, на глубине 0.4–4.5 м. Придонные слои воды в период нереста прогревались до температуры 6.3–7.8°C (Черняев, 1977). Один самец нерестился с одной или несколькими самками. По нашим данным, в одном гнезде встречалось от одной до 13 кладок. Подавляющее число гнезд (55%) содержали 2–3 кладки. Эмбриональное развитие продолжалось около 20 сут при температуре воды 14°C (Черняев, 1977). Нерест у байкальской песчаной широколобки проходит в конкурентной борьбе за нерестовый субстрат с другими коттоидными рыбами. Этот субстрат представляет собой валуны размерами 30×40 см и более, под которыми последовательно могут проявляться все фазы нерестового поведения, выметывания и оплодотворения икры, а также охрана ее самцом. Для откладывания икры особи некоторых видов (каменная и песчаная широколобки, майская нерестовая генерация желтокрылки) в одно время мигрируют на каменистые участки литорали озера. Все указанные виды используют в качестве нерестового субстрата наиболее крупные валуны. За пригодные для создания гнезда камни, сражаются нерестящиеся самцы. Побеждают сильные особи, и таким образом проявляется действие полового отбора. Иногда на нижнюю поверхность одного валуна выметывают икру самки разных видов. Образуются смешанные гнезда,

в них присутствуют кладки двух, а иногда даже трех видов широколобок (Коряков, 1972; Munehara et al., 2002). Такие гнезда сторожит физически сильный самец одного из видов. Половой отбор в пользу самцов больших размеров позволяет им передать свой генный материал большому числу самок. После нереста и вылупления личинок прибрежные виды байкальских коттоидных рыб распределяются по разным глубинам и биотопам, а конкурентная борьба между ними минимизируется. Эти особенности размножения характерны только для песчаной широколобки в оз. Байкал. В фаунах озер Арахлей и Гусиное присутствуют только по одному виду коттоидных рыб, поэтому межвидовая конкуренция в период нереста исключена.

Песчаная широколобка, озеро Арахлей

Морфологические особенности. По внешним морфологическим признакам арахлейская песчаная широколобка сходна с байкальской. Отличия отмечены по следующим морфологическим признакам. У арахлейской формы ширина головы меньше ее длины. Спинные плавники соприкасаются друг с другом, промежуток между ними у арахлейской формы отсутствует (рис. 3А). Анальный плавник длинный. Его основание 37.4–43%, в среднем 39.3% SL, в то время как у байкальской формы длина основания

А достигает 29.0–34.5%, в среднем 32.9% SL. Проведенный нами сравнительный анализ этого признака у двух форм с использованием теста Манна–Уитни показал значимые различия ($p < 0.05$).

В позвоночнике арахлейской широколобки 38–39 позвонков, из них 10–11 туловищных и 27–28 хвостовых, 3 пары плевральных ребер. Между птеригофорами D1 и D2 имеются два интродорсальных птеригофора. Число лучей в плавниках: D1 8, D2 18–19, А 20–21, С 12–13, из них 8–9 ветвистых лучей. Эти значения сходны с таковыми у осевого скелета байкальской формы (рис. 2В).

Экологические особенности. Сравнительный анализ темпов роста песчаной широколобки из озер Байкал и Арахлей показал, что в младших возрастных группах самки арахлейской песчаной широколобки росли в 1.5–2 раза быстрее, чем самки байкальской (табл. 1). Так, в возрасте 1+ средняя длина арахлейской молоди составила 71.8 мм, в то время как длина байкальской достигала всего 36.1 мм. В старших возрастных группах, после полового созревания, рост у обеих форм замедлялся и заметно сокращалась разница в темпах роста. Так, различия в средней длине рыб возраста 3+ составили около 1.3 раза, а в возрасте 4+ – всего 1.1 раза. Максимальные размеры у арахлейской широколобки превышали таковые у байкальской. Наибольшая



Рис. 3. *Paracottus (Leocottus) kessleri arachlensis* Tarchova 1962 (современное название *Leocottus kesslerii*) – неотип (ZIN34220), озеро Арахлей, западный берег, устье реки Сенная. А – общий вид, фотография; В – осевой скелет, рентгенограмма.

стандартная длина самцов из оз. Арахлей достигала 140 мм, самок — 138 мм (Карасев, 1987).

Состав пищи у арахлейской широколобки в летний сезон кардинально отличался от такового у байкальской формы. В пищевом комке арахлейских рыб доминировали личинки следующих водных насекомых: стрекоз — 37.6% массы пищи, поденок — 18.9%, хирономид — 11.1%. В период нереста и охраны икры самцами в пище всегда встречалась икра своего вида (20.7% массы) (Кузьмич, 1963). В качестве второстепенных компонентов в состав пищевого комка входили: озерный гаммарус, макрофиты, воздушные насекомые, водные клещи и низшие ракообразные.

В бентосе оз. Арахлей и пище арахлейской песчаной широколобки преобладали личинки насекомых. Так, численность личинок поденок (*Caenis laetea*) на песчаных грунтах прибрежной зоны озера доходила до 2960 экз./м² (Матафонов, 2023). Поэтому они входили в число доминирующих пищевых объектов, составляя почти 19% массы. В периоды всплеск численности озерного гаммаруса (*Gammarus lacustris*) его доля достигала 100% массы пищевого комка (Карасев, 1987; Горлачева, 2013).

Нерест песчаной широколобки в оз. Арахлей происходит в конце мая — начале июня, на глубине 0.1–1.5 м, при температуре воды у дна 4.3–6.1°C. В литорали озера наблюдается дефицит валунов и другого твердого субстрата, поэтому для приклеивания икры используются пустые раковины крупных двухстворчатых моллюсков и куски древесины.

Две самые маленькие самки со зрелой икрой, которых нам удалось отловить, имели стандартную длину 72 мм и плодовитость 1750 и 1995 икринок диаметром 0.8–0.9 мм. Согласно нашим данным, максимальная плодовитость арахлейской песчаной широколобки достигала 4170 икринок при длине рыбы 84 мм. В основном плодовитость арахлейских широколобок длиной 76–85 мм варьировала в пределах 2080–4170 икринок (в среднем 2680) (табл. 2). У байкальской песчаной широколобки одноразмерные самки имели абсолютную плодовитость 3560–7160 икринок (в среднем 5380), что в 2 раза больше, чем у арахлейской формы. При этом диаметр икринок был одинаков и составлял 0.8–0.9 мм. Эмбриональное развитие у арахлейских особей при сходных температурах воды продолжалось 20–25 сут (Карасев, 1987), что сопоставимо со сроками развития байкальской формы.

Песчаная широколобка, Гусиное озеро

Морфологические особенности. Песчаная широколобка из этого озера имеет удлиненное туловище, на котором присутствуют многочисленные костные шипики, в то время как у двух других изученных форм шипики редкие и очень мелкие. В осевом скелете гусиноозерской формы общее число позвонков 38–40, из них туловищных 11–12, что равно числу позвонков у арахлейской и байкальской форм или на один-два позвонка больше, чем у них (11–12 против 10–11) (рис. 4В).

Экологические особенности. Гусиноозерская песчаная широколобка характеризуется



Рис. 4. *Paracottus (Leocottus) kessleri gussinensis* Tarchova 1962 (современное название *Leocottus kesslerii*) — лектотип (ZIN52232), Гусиное озеро. А — общий вид, фотография; В — осевой скелет, рентгенограмма.

низким темпом роста, особенно в старших возрастных группах (табл. 1). Рыбы отстают в росте от байкальской и арахлейской форм. Так, байкальская песчаная широколобка в возрасте 4+ имела среднюю SL 104.4 мм, в то время как широколобка такого же возраста из Гусиного оз. — всего 86.7 мм.

Пищевой спектр у изученных нами рыб из Гусиного оз., собранных в июне, состоял из 5 групп гидробионтов. Наиболее часто (60% встречаемости) в пищевом комке присутствовала оплодотворенная икра своего вида. Ее количество в одном желудке варьировало от 5 до 137 икринок. По массе в пищевом комке взрослых рыб доминировали гаммариды (56.8%); икра составляла 27.4%, нематоды — 7.5%, хирономиды — 4.3%, падавшие в воду воздушные насекомые — 4% массы.

Гусиное оз. испытывает мощное антропогенное воздействие. Его используют в качестве водоема-охладителя ГРЭС. Также на нем функционирует карповое садковое хозяйство. Эти два фактора способствуют образованию зарослевых биотопов, которые избегает песчаная широколобка (Базова, 2004). Кроме этого, в 80-х годах прошлого века рыбаки, использовавшие амфипод в качестве прикормки, вселили в Гусиное оз. два байкальских вида. Поэтому в настоящее время в озере насчитывается три вида амфипод: один аборигенный (*G. lacustris*) и два байкальских вселенца (*Gmelinoides fasciatus* и *Micrurus wohlii*). В прибрежной зоне озера доминируют *G. lacustris* и *G. fasciatus*, причем вид-вселенец постепенно вытесняет аборигена.

На песчаных грунтах, которые предпочитает песчаная широколобка, в бентосном сообществе доминирует *Micrurus wohlii*; его доля составляла 43% общей численности и 56% биомассы. Общая численность и биомасса бентосных беспозвоночных на песчаных биотопах составили 1360 экз./м² и 2.33 г/м². Это в 10 раз меньше, чем средняя биомасса бентоса, рассчитанная для всей акватории Гусиного оз. (23.6 г/м²) (Базова, 2004). Байкальские амфиподы-вселенцы доминировали в пище песчаной широколобки Гусиного оз.

Половая зрелость у самок гусиноозерской формы наступала в четырехлетнем возрасте. За несколько лет исследований О.Т. Русинек удалось отловить одну половозрелую самку со стандартной длиной 90 мм; ее плодовитость составила 1220 икринок со средним диаметром 0.88 мм. Такое количество икринок в 2.3 раза меньше, чем у одноразмерной песчаной широколобки из оз. Арахлей и в 5 раз меньше, чем у байкальской формы (табл. 2). Полученные различия в количестве икринок объяснить сложно; диаметр икры сопоставим с таковым у байкальской и арахлейской широколобок, но сами гонады были маленькими (к сожалению, в полевых условиях их взвесить не удалось).

Генетическое разнообразие песчаной широколобки

Участок контрольного региона (CR) мтДНК расшифрован для 15 представителей вида *L. kesslerii*, обитающих в озерах Байкал, Арахлей и Гусиное. Дополнительно в анализ включены две последовательности CR байкальской *L. kesslerii*, полученные ранее (Kontula et al., 2003; Yokoyama, Goto, 2005).

Длина данного участка у *L. kesslerii* составила 856 нуклеотидов. В структуре CR обнаружены все три стандартных консервативных домена, присутствующих у рыб: extended terminal associated sequences (ETAS), центральный домен и блок консервативных последовательностей (CSB).

На основе проанализированных последовательностей определены восемь гаплотипов (LK1–LK8), содержащих 8 полиморфных позиций, из которых 6 являются парсимонийно информативными и 2 — синглтонами (рис. 5). Наиболее высокий уровень генетического разнообразия наблюдался у байкальской песчаной широколобки: анализ семи особей выявил шесть разных гаплотипов. Скорее всего, более глубокий анализ байкальской широколобки может показать еще более высокое разнообразие. Особи *L. kesslerii* из оз. Арахлей были представлены гаплотипом LK3, присутствовавшим и в байкальской популяции, а также двумя уникальными гаплотипами (LK7 и LK8). Все пять изученных экземпляров *L. kesslerii* из Гусиного оз. относились к одному гаплотипу (LK6), выявленному и в оз. Байкал. В целом, нуклеотидное разнообразие в исследованном участке ДНК оказалось крайне низким ($\pi = 0.0036 \pm 0.0004$), при этом гаплотипическое разнообразие песчаной широколобки относительно высоко ($Hd = 0.860 \pm 0.066$).

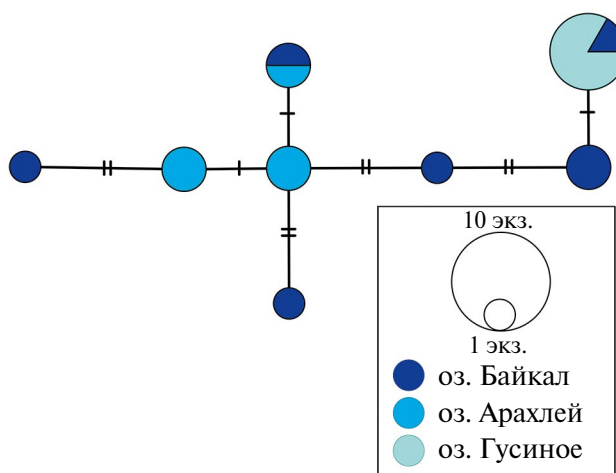


Рис. 5. Сеть гаплотипов контрольного региона (CR) мтДНК для *L. kesslerii* из озер Байкал, Арахлей и Гусиное.

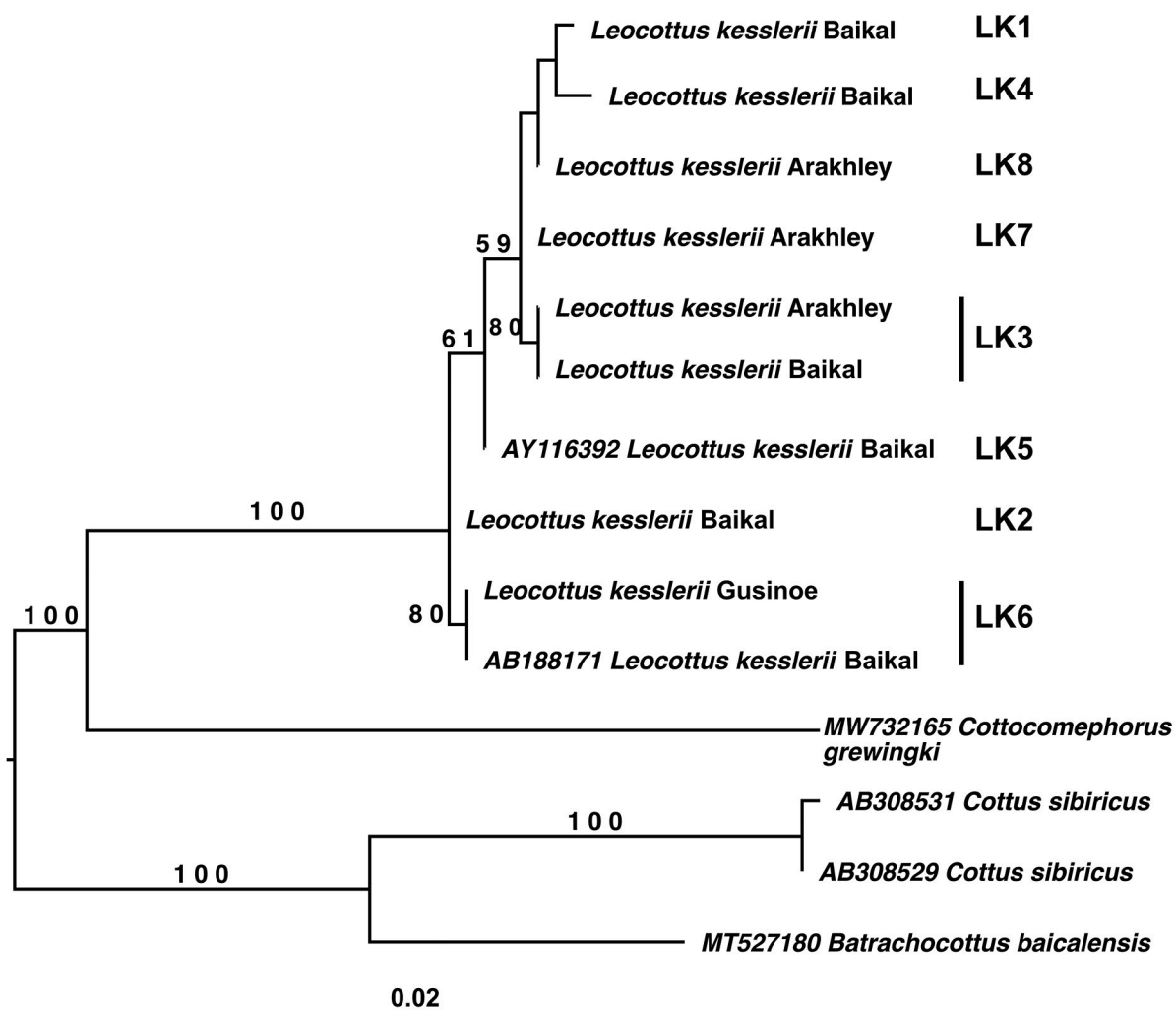


Рис. 6. Филогенетическое дерево последовательностей CR мтДНК, сконструированное методом максимального правдоподобия. Показаны бутстреп-поддержки более 50%. Последовательности ДНК для гаплотипов *L. kesslerii*, обнаруженных в разных озерах, включены в анализ.

Гаплотипическое разнообразие в пределах байкальской формы *L. kesslerii*, вероятно, возникло и формировалось под воздействием нескольких факторов среды. Их влияние было достаточно значительным, чтобы вызвать быстрое появление большого числа гаплотипов.

Согласно полученным нами данным, байкальская популяция *L. kesslerii* имеет наиболее сложную гаплотипическую структуру и обитает в Байкале дольше, чем в двух других исследованных озерах. По-видимому, в более позднее время отдельные байкальские гаплотипы попали в два других озера. Наличие всего одного гаплотипа на основе весьма вариабельного молекулярного маркера в Гусином оз. свидетельствует о его недавнем заселении данным видом. Это согласуется с очень молодым возрастом Гусино о.з.: современные очертания

водоем приобрел в 18 веке, после Цаганского землетрясения, когда появился сток р. Баян-Гол в р. Селенга (Ламакин, 1961).

На филогенетическом дереве (рис. 6) уникальные гаплотипы из оз. Арахлей перемешаны с байкальскими и не образуют отдельной клады. Только байкальский гаплотип LK6, населяющий также Гусиное оз., обособлен от других последовательностей ДНК с достаточной степенью надежности (рис. 6).

Дифференциация трех озерных форм *L. kesslerii*

Среди трех изученных форм песчаной широколобки исходной следует считать байкальскую *L. kesslerii*. Эта форма адаптирована к озерным условиям и весь ее жизненный цикл, включая размножение, проходит в оз. Байкал (Талиев, 1955).

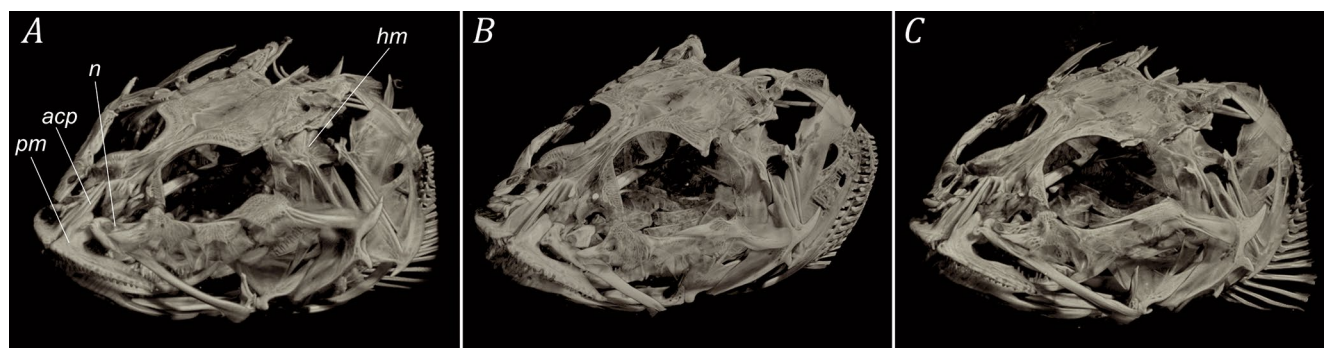


Рис. 7. Томограммы головы особей *L. kesslerii* из трех озер: *A* — Байкал, *B* — Арахлей, *C* — Гусиное. Обозначения костей (по: Yabe, 1985): *pt* — предчелюстная кость, *аср* — восходящий отросток предчелюстной кости, *n* — носовая кость, *hm* — гиомандибула.

Среди изученных озер Байкал является наиболее древним; его геологический возраст составляет десятки миллионов лет (25–30 млн). Оз. Арахлей значительно моложе; его геологический возраст оценивается в 1–1.5 тыс. лет. Возраст Гусино оз. определяется в несколько сотен лет (Ламакин, 1961; Логачев, Шерман, 1976; Птицын и др., 2014). Согласно результатам молекулярно-генетических исследований, байкальская популяция *L. kesslerii* имеет наибольшее гаплотипическое разнообразие и обитает в Байкале дольше, чем формы этого вида в двух других озерах. Это свидетельствует в пользу того, что отдельные гаплотипы попали в два других озера из оз. Байкал.

Отличия по внешним морфологическим признакам арахлейской и гусиноозерской форм от байкальской формы невелики. У арахлейской формы длина головы больше ее ширины; между спинными плавниками отсутствует промежуток, плавники соприкасаются друг с другом. К наиболее значимым морфологическим отличиям гусиноозерской формы относятся низкое туловище и наличие крупных многочисленных шипиков на нем.

Значимых различий в строении костей черепа между байкальской, арахлейской и гусиноозерской формами не обнаружено (рис. 7). Лишь небольшие различия в размерах и форме выявлены в строении носовой кости, восходящего отростка предчелюстной кости, гиомандибулы (рис. 7).

Различия по внешнеморфологическим и остеологическим признакам показали малую степень морфологической обособленности каждой из трех изученных форм. Выявленные изменения признаков не выходят за рамки изменчивости одного вида.

Экологические и репродуктивные особенности озерных форм выражены более существенно, чем морфологические. Изменения биологических характеристик отмечены для темпов роста, спектра питания, возраста созревания и показателей

абсолютной плодовитости. Как известно из литературных источников, темпы роста у расселившихся форм часто превышают таковые у исходной формы (Гордеева и др., 2008; Дорофеева, 2008; Zinov'ev, 2005; Vila-Gispert et al., 2007; Xie, 2012; Turgeon et al., 2016). Эту закономерность мы пытались проследить у песчаной широколобки. В условиях оз. Арахлей песчаная широколобка имела темп роста, превышающий таковой в двух других озерах. В возрасте 2+ среднее значение стандартной длины достигало 94.7 мм, в то время как в Гусином оз. — 61.6 мм, Байкале — 59.3 мм.

Все изученные формы песчаной широколобки занимают в озерах сходные экологические ниши. Спектр питания песчаной широколобки широк по составу потребляемых кормовых организмов и динамичен по их соотношению. Однако в пищевом комке преобладают обычно 2–3 группы гидробионтов, остальные встречаются редко. К одинаковым для всех форм песчаной широколобки пищевым объектам в летний сезон относятся амфиподы, хирономиды и оплодотворенная икра собственного вида (рис. 8). Расхождения в спектрах питания песчаной широколобки обусловлены особенностями зообентосных сообществ разных озер (Попков и др., 2008). Летом в зообентосе оз. Арахлей доминировали личинки водных насекомых, что прослеживалось в их превалировании в диете арахлейской широколобки. В зообентосе оз. Байкал супердоминантами являлись амфиподы и олигохеты. При этом амфиподы всегда преобладали в пище байкальской песчаной широколобки, а олигохеты в пищевом комке отсутствовали или встречались единично (Базикалова, Вилисова, 1959; Толмачева, 2013). Помимо донных беспозвоночных, в рацион взрослых особей байкальской песчаной широколобки входила молодь других видов коттоидных рыб (Толмачева, 2008). Поскольку в фауне озер Арахлей и Гусиное, помимо песчаной широколобки, других видов

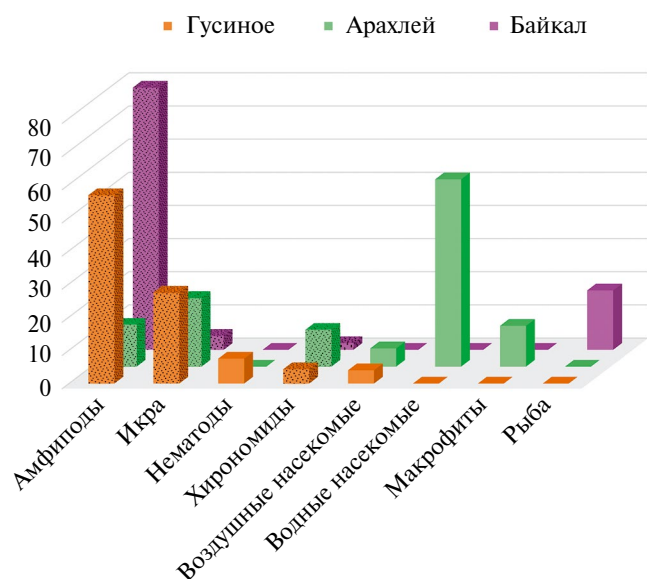


Рис. 8. Спектр пищевых объектов, потребляемых разными формами *L. kesslerii* из озер Байкал, Арахлей и Гусиное в летний период (в процентах от массы пищи). Точками выделены объекты, которые потребляются песчаной широколобкой во всех изученных озерах.

Cottoidei нет, в диетах арахлейской и гусиноозерской форм рыба отсутствовала.

Присутствие в рационе у взрослых особей песчаной широколобкой рыбной пищи отличает байкальскую широколобку от двух других озерных форм. Тем не менее темп роста у *L. kesslerii* из оз. Байкал наиболее медленный. Вероятно, у песчаной широколобки нет прямой зависимости темпа роста от спектра питания.

Процесс размножения байкальской формы песчаной широколобки отличается от двух других форм. Её размножение проходит в конкурентной борьбе с другими видами Cottoidei за обладание субстратом на нерестилищах для создания гнезд, икрометания и развития икры. В двух других озерах конкурентные отношения отсутствуют, но наблюдается дефицит каменистого материала в литоральной зоне. Для икрометания здесь используется любой твердый субстрат, поэтому вероятность гибели икры в период эмбриогенеза выше, чем у байкальской формы. У песчаной широколобки из оз. Байкал значительно (в 2–4 раза) выше максимальная и средняя плодовитость, чем у одноразмерных самок арахлейской и гусиноозерской форм.

На сиговых рыбах было показано, что на изменение условий обитания рыба часто реагирует изменением плодовитости (Тяптиргянов, 2002). При этом значения абсолютной плодовитости арахлейской

и гусиноозерской форм находятся в пределах диапазона “видовой плодовитости” — термин С.А. Северцова (1941) — байкальской формы.

Выявленные морфологические и биологические особенности дают основание утверждать, что в озерах сформировались новые формы, которые были ранее описаны как самостоятельные подвиды. Однако морфологическая и биологическая обособленность озерных форм песчаной широколобки не поддерживаются молекулярно-генетическими данными. Средние *p*-дистанции между формами *L. kesslerii* из трех озер имели низкие значения, варьирувавшие в пределах от 0.33 ± 0.12 до $0.51 \pm 0.24\%$. Сходный уровень генетических различий выявлен между шестью байкальскими гаплотипами (*p*-дистанции $0.45 \pm 0.16\%$). Такие значения генетических дистанций находятся в пределах внутривидовой изменчивости.

Таким образом, полученные данные по морфологической, биологической и генетической дифференциации озерных форм песчаной широколобки показали, что рыбы из озер Арахлей и Гусиное принадлежат к номинативному виду *Leocottus kesslerii kesslerii* (Dybowski 1874).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят З.В. Жидкова (ЗИН РАН) за помощь в выполнении молекулярно-генетических исследований. Мы признательны куратору ихтиологической коллекции Британского Музея Естественной истории Джеймсу Маклейну за фотографию и рентгенограмму синтипа *Cottus kesslerii*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках гранта РФ № 23-24-00406.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экспериментальные протоколы были одобрены Комиссией по биоэтике Зоологического института Российской Академии Наук (Заключение № 1-1/25-06-2024).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базикалова А.Я., Вилисова И.К., 1959. Питание бентосоядных рыб Малого моря // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. Т. 17. С. 106–138.
- Базова Н.В., 2004. Пространственно-временное распределение зообентоса р. Селенга и оз. Гусиное. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 21 с.

- Гордеева Н.В., Карманова О.Г., Шитова М.В., 2008. Генетическая и морфоэкологическая характеристика пеляди *Coregonus pelad*, акклиматизированной в озерах Тувы // Вопросы ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 601–610.
- Горлачева Е.П., 2013. Арахлейская песчаная широколобка (*Leocottus kesslerii arachlensis* Tarchova, 1962) // Иванов-Арахлейские озера на рубеже веков (состояние и динамика). Новосибирск: Наука. С. 238–241.
- Дорофеева Е.А., 2008. Морфологические особенности озерных форм лососевых рыб родов *Salmo* и *Oncorhynchus* (Pisces: Salmonidae) // Труды Зоологического института РАН. Т. 312. № 1/2. С. 114–126.
- Ильмаст Н.В., Савосин Д.С., Кучко Я.А., 2015. Питание рыб. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 17 с.
- Карасев Г.Л., 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Коряков Е.А., 1972. Пелагические бычковые Байкала. М.: Наука. 156 с.
- Кузьмич В.Н., 1963. Некоторые материалы по питанию песчаной широколобки в озере Арахлей в летний период // Ученые записки ЧГПИ. № 10. С. 98–99.
- Ламакин В.В., 1961. Старинная рукописная карта Селенги и Гусиного озера и история вопроса о его происхождении // История геолого-географических наук. Вып. 2. С. 277–289.
- Логачев Н.А., Шерман С.И., 1976. Основные проблемы рифтогенеза // Геотектоника. № 3. С. 124–126.
- Матафонов П.В., 2023. Таксономический состав и разнообразие бентосных беспозвоночных озера Арейского // Амурский зоологический журнал. Т. 16. № 3. С. 533–548.
- Мина М.В., 1967. Отолит как регистрирующая структура. М.: Изд-во МГУ. 13 с.
- Петлина А.П., 1987. Определение плодовитости и стадий зрелости рыб. Томск: Изд-во Томского государственного университета. 109 с.
- Попков В.К., Попков А.И., Рузанова Л.А., 2008. Особенности экологии леща *Aramis brama* (L.) и последствия его акклиматизации в бассейне Средней Оби // Вестник Томского государственного университета. № 306. С. 154–157.
- Птицын А.Б., Чу Г., Дарьин А.В., Замана Л.В., Калугин И.А., Решетова С.А., 2014. Скорость седиментогенеза в озере Арахлей по радиогеохимическим и палинологическим данным (Центральное Забайкалье) // Геология и геофизика. Т. 55. № 3. С. 473–480.
- Северцов А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.-Л.: Наука. 316 с.
- Талиев Д.Н., 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 602 с.
- Тархова Ю.Н., 1962. Материалы по внутренней изменчивости песчаной широколобки // Краткие сообщения Бурятского комплексного научно-исследовательского института. Серия биологическая. Улан-Удэ. Вып. 3. С. 101–115.
- Толмачева Ю.П., 2008. Сравнительная характеристика питания трех видов Cottoidei в литорали Южного Байкала (мыс Березовый) // Вопросы ихтиологии. Т. 48. № 4. С. 501–506.
- Тяптурганов М.М., 2002. Биологическое разнообразие и его роль в сохранении культуры северных регионов России. М.: Экономика и информатика. 167 с.
- Черняев Ж.А., 1977. Морфоэкологические особенности размножения и развития песчаной широколобки оз. Байкал *Paracottus (Leocottus) kessleri* (Dyb.) // Вопросы ихтиологии. Т. 17. № 6. С. 1055–1070.
- Clement M., Snell Q., Walker P., Posada D., Crandall K., 2002. TCS: Estimating gene genealogies // Parallel and Distributed Processing Symposium, International Proceedings. V. 2. P. 184.
<https://doi.org/10.1109/IPDPS.2002.1016585>
- Dybowski B., 1874. Die Fische des Baical-Wassersystemes // Verhandlungen der K.-K. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. V. 24. № 3–4. S. 383–394.
- Grachev M.A., Slobodyanyuk S. Ya., Kholodilov N.G., Fyodorov S.P., Belikov S.I., et al., 1992. Comparative study of two protein-coding regions of mitochondrial DNA from endemic sculpins (Cottidae) of Lake Baikal // Journal of Molecular Evolution. V. 34. № 1. P. 85–90.
- Kearse M., Moir R., Wilson A., Stones-Havas S., Cheung M., Sturrock S., et al., 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data // Bioinformatics. V. 28. № 12. P. 1647–1649.
- Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A., Edwards S.V., Pääbo S., et al., 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 86. № 16. P. 6196–6200.
- Kontula T., Kirilchik S.V., Väinölä R., 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottoid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 27. P. 143–155.
- Kottelat M., 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington, DC: The World Bank. 103 p.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K., 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Molecular Biology and Evolution. 35 (6): 1547–1549.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Munehara M., Sideleva V.G., Goto A., 2002. Intra- and interspecific competition between two Baikal sculpins for spawning resources // Journal of Fish Biology. V. 60. P. 981–988.
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sánchez-Gracia A., 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism

- analysis of large data sets // *Molecular Biology and Evolution*. V. 34. № 12. P. 3299–3302.
- Sideleva V.G., Kesminas V., Zhidkov Z.V., 2022. A new species of the genus *Cottus* (Scorpaeniformes, Cottidae) from the Baltic Sea Basin and its phylogenetic placement // *European Journal of Taxonomy*. V. 834. P. 38–57.
- Sideleva V.G., 2001. List of the fishes from Lake Baikal with descriptions new taxa of cottoid fishes. New contributions to freshwater fish research // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. V. 287. P. 45–79.
- Turgeon J., Reid S.M., Bourret A., Pratt T.C., Reist J.D., Muir A.M., Howland K.L., 2016. Morphological and genetic variation in cisco (*Coregonus artedii*) and shortjaw cisco (*C. zenithicus*): multiple origins of shortjaw cisco in inland lakes require a lake-specific conservation approach // *Conservation Genetics*. V. 17. P. 45–56.
- Vila-Gispert A., Fox M.G., Zamora L., Moreno-Amich R., 2007. Morphological variation in pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced into Iberian lakes and reservoirs; adaptations to habitat type and diet? // *Journal of Fish Biology*. V. 71. P. 163–181.
- Xie J.Y., 2012. Genetic and Morphological Variation of Three Freshwater Lake populations of *Coilia ectenes* (Engraulidae) // *Russian Journal of Genetics*. V. 48. № 10. P. 1029–1034.
- Yokoyama R., Goto A., 2005. Evolutionary history of freshwater sculpins, genus *Cottus* (Teleostei: Cottidae) and related taxa, as inferred from mitochondrial DNA phylogeny // *Molecular Phylogenetic and Evolution*. V. 36. P. 654–668.
- Yokoyama R., Sideleva V.G., Shedko S.V., Goto A., 2008. Broad-scale phylogeography of the Palearctic freshwater fish *Cottus poecilopus* complex (Pisces: Cottidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 48. № 3. P. 244–251.
- Zinov'ev E.A. 2005. Ecotypes in graylings (Thymallidae, Salmoniformes) // *Russian Journal of Ecology*. V. 36. № 5. P. 349–353.

MORPHOLOGICAL, ECOLOGICAL AND GENETIC CHARACTERISTICS OF THE SANDY SCULPIN (*LEOCOTTUS KESSLERII*, COTTIDAE) FROM THE LAKES BAIKAL, ARAKHEI AND GUSINOE, TRANSBAIKALIA

O. T. Rusinek¹, I. E. Mikheev², N. V. Annenkova^{3,4}, A. A. Sukhanov², V. G. Sideleva^{3,*}

¹ Baikal Museum, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Listvyanka, Irkutsk Region, 664520 Russia

² Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Chita, 672002 Russia

³ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

⁴ Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 194064 Russia

*e-mail: vsideleva@gmail.com

Studies on local forms of the Sandy sculpin, *Leocottus kesslerii*, in the lakes Baikal, Arakhlei and Gusinoe show that the differences between lake forms in terms of external morphology lie in the head length to width ratio. In the Baikal form, the head is wider than long, vs the opposite in both Arakhlei and Gusinoe forms. In the Baikal and Gusinoe forms, there is a gap between the dorsal fins, a gap being absent from the Arakhlei form and the dorsal fins are in touch with each other. In the Arakhlei form, the anal fin is long (37.4–43%, on average 39.3% SL). In the Baikal form, the length of the *A* base reaches 32.9% SL (29.0–34.5%). In the Baikal and Arakhlei forms, small and sparse bone prickles are present on the body, these being large and dense in the Gusinoe form. The differences identified show a low level of morphological isolation of the forms. More significant differences are established in ecological features: growth rate, food spectrum, reproductive characteristics, and fecundity values. The differences in ecological features are due to the adaptation of the Sandy sculpin forms to specific conditions of the lakes they inhabit. Studies on genetic differentiation were carried out using the control region (CR) of mtDNA. The study forms of the Sandy sculpin revealed weak genetic isolation. The *p*-distances between the *L. kesslerii* forms averaged from 0.33 ± 0.12 to 0.51 ± 0.24%. Such low values of genetic distances clearly lie within the limits of intraspecific variability. The data obtained on the morphological, ecological and genetic differentiation of lake forms of the Sandy sculpin show that fish from the lakes Baikal, Arakhlei and Gusinoe belong to the same nominative subspecies, *Leocottus kesslerii kesslerii*.

Keywords: sculpins, variation, Siberia

УДК 591.9:598.2

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

© 2024 г. Л. Г. Вартапетов^{а,*}, А. А. Романов^{б,**}, Е. В. Шемякин^{с,***}

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

^бМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^сИнститут биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677980 Россия

*e-mail: lvartapetov@yandex.ru

**e-mail: putorana05@mail.ru

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

Поступила в редакцию 23.12.2023 г.

После доработки 01.03.2024 г.

Принята к публикации 08.03.2024 г.

На основе обширных сведений по численности и распределению птиц, полученных в ходе маршрутных учетов за последние 60 лет, рассматривается классификация населения птиц Средней Сибири на уровне типов. Определена зональная и ландшафтно-биотопическая специфика выделенных типов орнитокомплексов. Основные направления территориальных изменений населения птиц определяются облесенностью и обводненностью в сочетании с широтной зональностью. Менее значимые различия орнитокомплексов связаны с высотной поясностью и застройкой. Установлены основные природные и антропогенные факторы и иерархия их значимости для пространственной дифференциации населения птиц. Определена региональная специфика пространственной организации населения птиц Средней Сибири по сравнению с Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинами.

Ключевые слова: классификация, пространственно-типологическая структура, пространственная организация населения птиц, природные и антропогенные факторы, Восточно-Европейская и Западно-Сибирская равнины

DOI: 10.31857/S0044513424050069, **EDN:** UROZGS

Представленные результаты позволяют изучить пространственную организацию населения птиц обширных территорий России, обычно в ранге природно-географических областей (физико-географических стран). Пространственная организация населения птиц рассматривается как совместный анализ классификации орнитокомплексов, их пространственно-типологической структуры и влияния факторов среды и их сочетаний на формирование сообществ птиц. Такой обобщенный анализ ранее был выполнен для населения Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин (Равкин, Равкин, 2005). Население и фауна птиц Средней Сибири, в связи с ее громадными размерами, удаленностью и труднодоступностью многих глубинных районов, до недавнего времени оставались недостаточно изученными. Результаты наших исследований населения птиц в отдельных наименее обследованных таежных районах Якутии на Лено-Алданском и Вилюйском плато, а также в долине средней Лены частично опубликованы

(Вартапетов, Гермогенов, 2013; Вартапетов, Ларионов, 2014; Вартапетов и др., 2016; Романов и др., 2022). Кроме того, появились новые публикации других авторов, в том числе монографии, с характеристиками населения птиц Таймыра (Литвинов, Чупин, 2018), гор Азиатской Субарктики (Романов, 2013), лесостепи Средней Сибири (Жуков, 2006), Эвенкии (Рогачева и др., 2008), техногенных ландшафтов Южного Прибайкалья (Саловаров, Кузнецова, 2005).

На основе объединения ранее и вновь собранных, в том числе опубликованных, данных по численности и ландшафтно-биотопическому распределению птиц была составлена современная классификация населения птиц Средней Сибири, получены наиболее общие представления о территориальной неоднородности их сообществ и установлены основные факторы среды, определяющие формирование орнитокомплексов (Вартапетов и др., 2018, 2019). Несмотря на значительное увеличение анализируемой выборки за счет вновь

собранных и частично опубликованных материалов, эти результаты оказались в основном сходными с ранее опубликованными (Вартапетов и др., 2006), но отличаются от них лишь несколько большей детализацией. Кроме того, результаты анализа пространственно-типологической структуры населения птиц и воздействия на него природных и антропогенных факторов ранее не были опубликованы. Это дало нам основания для наиболее полного выявления пространственной организации населения птиц Средней Сибири на современном этапе исследований, что стало основной целью этой работы. Для ее достижения решались следующие задачи.

1. Определить основные особенности дифференциации типов населения птиц на основе ранее полученной их классификации.

2. На основе оценок сходства типов населения птиц выявить его пространственно-типологическую структуру и установить основные тренды территориальных изменений орнитокомплексов. Охарактеризовать территориальные изменения основных параметров населения (плотность, видовое богатство и преобладающие виды) в пределах установленных трендов.

3. Оценить воздействие природных и антропогенных факторов и их сочетаний на формирование населения птиц.

4. Установить региональную специфику пространственной организации населения птиц Средней Сибири при сопоставлении с аналогичными результатами, полученными ранее для Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объединение полученных авторами ранее, вновь собранных и литературных данных позволило существенно увеличить объем и представительность выборки, использованной для анализа. Обследованы все природные зоны и их подзоны, а также высотные пояса Средней Сибири. Среди прочих местообитаний рассматриваются: (а) наземные естественно-природные местообитания (не затронутые существенной деятельностью человека), называемые в дальнейшем природными, и (б) обрабатываемые поля, включенные в действующий севооборот и называемые в дальнейшем полевыми. По сравнению с ранее проанализированными данными (Вартапетов и др., 2006), протяженность учетных маршрутов возросла с 7 до 11 тыс. км, а число обследованных биотопов — с 420 до 663. Таким образом, приращение объема анализированных материалов превысило 50%. Птиц учитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах, без ограничения дальности обнаружения, с отдельным интервальным пересчетом на площадь по группам заметно-

сти и средним значениям дальности обнаружения (Равкин, Ливанов, 2008). Учетные работы выполняли в 1958–2017 гг. в первой половине “летнего сезона” с 16 мая по 15 июля — во время завершения миграций птиц и их гнездования. В связи с фенологическими различиями в северной тайге, лесотундре и тундре учеты начинались не ранее 1 июня. Птиц учитывали чаще всего с полумесячной или месячной повторностью на маршрутах протяженностью не менее 15 км в каждом биотопе, а результаты усредняли за указанные периоды наблюдений. Если учеты в одних и тех же биотопах проводили в течение нескольких лет (2–4 года), их результаты также усредняли. Наборы рассчитанных таким образом видовых показателей обилия для каждого местообитания рассматривали как варианты населения.

Для составления классификационной схемы орнитокомплексов использован метод автоматической классификации, который подразделяет множество рассматриваемых объектов (вариантов населения) на незаданное число групп (типов) по их максимальному сходству друг с другом (Трофимов, 1978). Сходство оценивалось с применением коэффициента Жаккара в модификации Наумова (1964) для количественных признаков. Пространственно-типологическая структура населения птиц продемонстрирована в виде графа наибольшего сходства выделенных типов орнитокомплексов и ориентации этого графа в факторном пространстве (Равкин, Ливанов, 2008). Оценка силы связи факторов среды с пространственной неоднородностью населения птиц проведена с помощью линейной качественной аппроксимации по выделенным грациям факторов (Равкин и др., 1978). Границы природных областей, природных зон и подзон, а также средние температуры воздуха заимствованы в “Атласе СССР” (1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Классификационная схема населения птиц

Схема приводится только на уровне типов населения, которые использованы для решения поставленных задач. В наиболее полном виде классификационная схема опубликована ранее (Вартапетов и др., 2018). Для каждого типа населения указаны 5 наиболее многочисленных видов и их доля в суммарном обилии птиц, а также плотность населения (особей/км²) / число встреченных видов (видовое богатство).

1. Арктический тундровый тип населения арктических тундр и полярных пустынь, с проникновением в подзону типичных тундр по каменистым тундрам и щебнистым россыпям; лидируют по обилию (%): пуночка (*Plectrophenax nivalis* (L.)) и лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* (L.)) — по 14,

краснозобик (*Calidris ferruginea* (Pontoppidan)) – 11, кулик-воробей (*Calidris minuta* (Leisler)) – 9, рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (L.)) – 7; плотность населения 58 особей/км² / число (58) встречаемых видов. Далее характеристики типов населения птиц приводятся в том же порядке, но без наименований показателей.

2. Субарктический равнинно-тундровый тип населения равнинных тундр, за исключением каменистых, болот и ивняков от подзоны типичных тундр до лесотундровой зоны: лапландский подорожник – 28, белая куропатка (*Lagopus lagopus* (L.)) – 8, турухтан (*Philomachus pugnax* (L.)) – 5, кулик-воробей и бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva* (J.F. Gmelin)) – по 4; 281/74.

3. Горно-тундровый тип населения горных тундр, включая участки лиственничных редколесий и каменистых россыпей в гольцовом и частично – в подгольцовом поясе в пределах северной тайги: гольцовый конек (*Anthus rubescens* (Tunstall)) – 34, хрустан (*Eudromias morinellus* (L.)) – 15, обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea* (L.)) – 11, каменка (*Oenanthe oenanthe* (L.)) – 10, краснозобый конек (*Anthus cervinus* (Pallas)) – 9; 52/38.

4. Редколесный тип населения редины, редколесий и редкостойных лесов от лесотундры до средней тайги, в том числе в лесном и подгольцовом поясах, включая северотаежные и среднетаежные мари и болота: овсянка-крошка (*Ocyris pusillus* (Pallas)) – 20, обыкновенная чечетка – 12, пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* (J.H. Blasius)) и пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus* (Blyth)) – по 9, юрок (*Fringilla montifringilla* L.) – 6; 307/170.

5. Северный лесной тип населения лесных ландшафтов средней тайги: пеночка-зарничка – 10, овсянка-ремез (*Ocyris rusticus* (Pallas)) – 6, пятнистый конек (*Anthus hodgsoni* (Richmond)), юрок и овсянка-крошка – по 5; 241/146.

6. Южный лесной тип населения лесных ландшафтов, включая лесоболотные комплексы и облесённые болота от южной тайги до лесостепи: пухляк (*Poecile montanus* (Conrad)) – 11, лесной конек (*Anthus trivialis* (L.)) – 9, московка (*Periparus ater* (Linnaeus)) и большой пестрый дятел (*Dendrocopos major* (L.)) – по 7, поползень (*Sitta europaea* L.) – 3; 404/150.

7. Лугово-полевой тип населения лугов и полей от средней тайги до лесостепи: полевой жаворонок (*Alauda arvensis* L.) – 12, дубровник (*Ocyris aureolus* (Pallas)) – 10, лесной конек – 7, степной конек (*Anthus richardi* (Vieillot)) – 6, скворец (*Sturnus vulgaris* L.) – 4; 351/207.

8. Промышленно-техногенный тип населения промышленных, техногенных и прилегающих к ним местообитаний от средней тайги до лесостепи: полевой воробей (*Passer montanus* (L.)) – 25,

монгольская чайка (*Larus mongolicus* Sushkin) – 18, лесной конек – 5, дубровник – 4, восточная черная ворона (*Corvus orientalis* Eversmann) – 3; 660/128.

9. Северный селитебный тип населения селитебных и промышленных ландшафтов в лесотундровой зоне: халей (*Larus heuglini* (Bree)) – 34, пучок – 23, каменка – 15, белая трясогузка (*Motacilla alba* L.) – 12, краснозобый конек – 5; 32/14.

10. Южный селитебный тип населения селитебных ландшафтов от средней тайги до лесостепи: домовый воробей (*Passer domesticus* (L.)) – 56, полевой воробей – 10, сизый голубь (*Columba livia* (J.F. Gmelin)) и белопоясый стриженец (*Apus pacificus* (Latham)) – по 7, скворец – 6; 953/91.

11. Озерно-речной тип населения в тундре и лесотундре рек, озер и их береговых полос: галстучник (*Charadrius hiaticula* L.) – 9, халей – 8, белая трясогузка и белолобый гусь (*Anser albifrons* (Scopoli)) – по 7, краснозобая казарка (*Branta rufifrons* (Pallas)) – 5; 59/51.

12. Озерно-речной тип населения в северной тайге рек, озер и их береговых полос: полярная крачка (*Sterna paradisaea* (Pontoppidan)) – 8, белая трясогузка – 7, малая чайка (*Larus minutus* (Pallas)) – 5, халей – 4, береговушка (*Riparia riparia* (L.)) – 3; 134/113.

13. Озерно-речной тип населения в средней и южной тайге рек, озер и их береговых полос: береговушка – 13, перевозчик (*Actitis hypoleucos* (L.)) – 12, озерная чайка (*Larus ridibundus* L.) – 8, свиязь (*Anas penelope* L.) и речная крачка (*Sterna hirundo* L.) – 4; 124/91.

14. Озерно-речной тип населения в подтаежных лесах и лесостепи рек, озер, водохранилищ и их береговых полос: речная крачка – 17, перевозчик – 7, красноголовый нырок (*Aythya ferina* (L.)), свиязь и белая трясогузка – по 5; 315/62.

Широтно-зональное распространение выделенных типов населения птиц наземных местообитаний перекрывается. Границы таких типов в большей степени ландшафтно-биотопические, чем широтно-зональные. Вместе с тем эти типы орнитокомплексов имеют и широтные границы, которые не совпадают с зональными, а многие из них занимают, хотя бы частично, две соседние природные зоны. Только лугово-полевой тип, наиболее широко распространенный в лесостепи, проникает далеко к северу, до зоны средней тайги, поэтому его можно считать аazonальным. Промышленно-техногенный и южный селитебный типы также имеют аazonальное распространение. Водно-околоводные типы населения распространены зонально, но несколько иначе по сравнению с типами природных наземных орнитокомплексов, что определяется гидрологическими и антропогенными особенностями озер и рек (высокая заозеренность тундровой и лесотундровой зон, а также

северной тайги, особенно ее путоранской части, и большое число прудов и водохранилищ в подтаежных лесах и лесостепи).

Пространственно-типологическая структура населения птиц

Пространственно-типологическая структура орнитокомплексов выявлена на основе максимальных значений сходства между выделенными типами населения птиц при пороге значимости связей в 4% сходства и отражена на структурном графе (рис. 1). Вертикальный ряд изменений орнитокомплексов (типы 1, 2, и 4–6) определяется воздействием зональности и облесенности. В этом ряду 1-й тип (арктический тундровый) наиболее широко распро-

странен в арктических тундрах, включая полярные пустыни. Южнее он проникает в подзону типичных тундр по каменистым тундрам и щебнистым россыпям, наиболее распространенным в горах Бырранга. Плотность населения птиц и его видовое богатство здесь наименьшие в рассматриваемом ряду (58 особей/км² и 58 видов). Преобладают тундровые широко распространенные (лапландский подорожник), петрофильные (пуночка, рогатый жаворонок) и околотовные виды (кулик-воробей, краснозобик). Следующий, 2-й тип (субарктический равнинно-тундровый) имеет значимое сходство с предыдущим и занимает в основном равнинные тундровые и болотные биотопы, включая ивняки, в подзонах типичных и южных тундр в пределах тундровой зоны, а также в лесотундровой зоне.

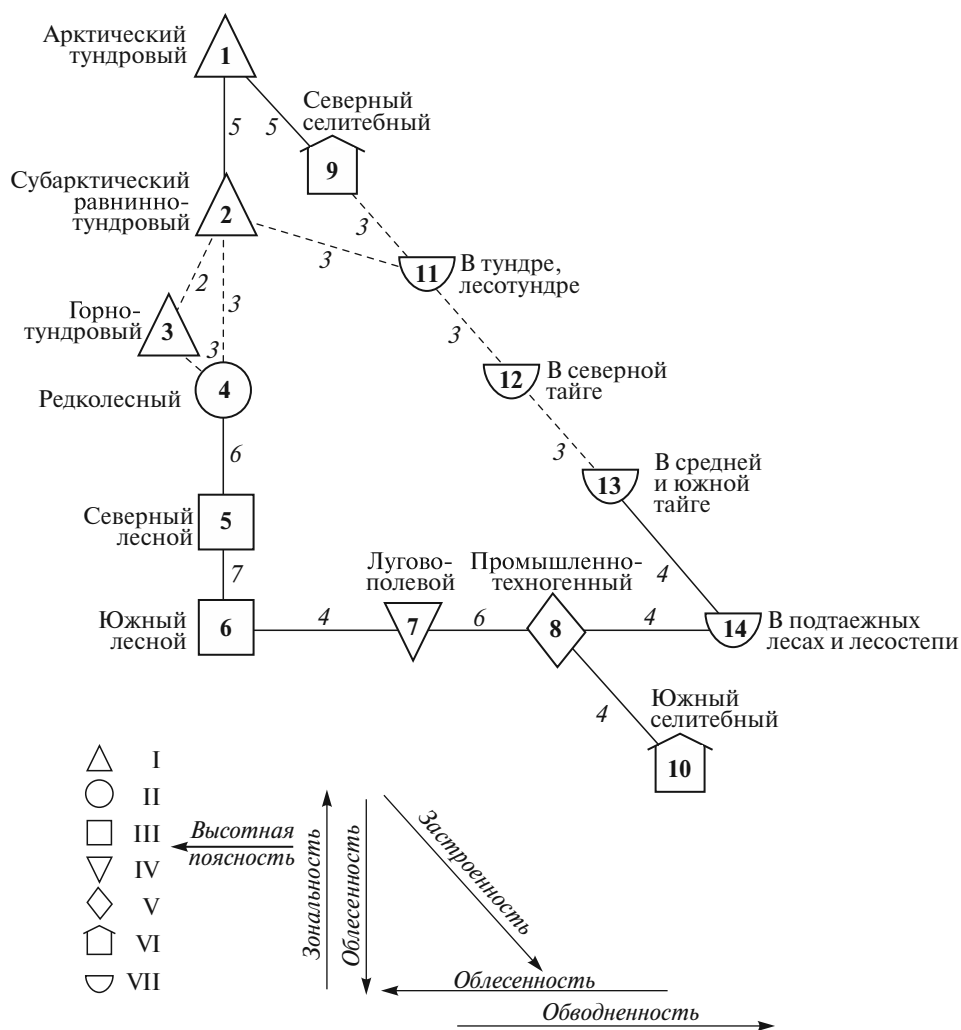


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения птиц Средней Сибири. Орнитокомплексы: I – тундр, II – редколесий, III – лесов, IV – лугов и полей, V – промышленно-техногенных ландшафтов, VI – городов и поселков, VII – озер и рек. 1–14 – номера типов населения птиц, которые соответствуют таковым в тексте статьи. 2–7 – сходство между типами: сплошные линии – значимое сходство, прерывистые линии – максимальное сходство при отсутствии значимого сходства. Стрелками показаны основные направления пространственной изменчивости сообществ птиц и определяющие их факторы среды.

По сравнению с аналогичными показателями арктического тундрового типа видовое богатство и особенно плотность населения птиц здесь заметно возрастают (соответственно в 1.3 и 4.8 раза). Преобладают широко распространенные виды тундровых ландшафтов: лапландский подорожник, белая куропатка, бурокрылая ржанка и околотовные виды (турухтан, кулик-воробей).

Следующий в рассматриваемом ряду — 4-й тип населения (редколесный), незначимо связанный с предыдущим, 2-м типом. При этом видовое богатство резко возрастает (в 2.3 раза), а плотность населения увеличивается незначительно (в 1.1 раза). Неожиданно высокое видовое богатство редколесного типа населения, превышающее таковое даже в южнее расположенных лесных типах, определяется наиболее широким спектром занимаемых местообитаний. В зональном отношении они распространены от лесотундры до средней тайги, в высотно-поясном занимают низогорные и среднегорные территории (лесной и подгольцовый высотные пояса), а в ландшафтном — лесные, редколесные и болотные местообитания. Наиболее многочисленны гипоарктические и бореально-гипоарктические виды, связанные с кустарниково-кустарничковой и древесной растительностью (овсянка-крошка, обыкновенная чечетка, пеночка-таловка и пеночка-зарничка, юрок).

Далее последовательно расположены 5-й и 6-й типы, — соответственно северный и южный лесные. При этом суммарное обилие птиц вначале уменьшается в 5-м типе (в 1.3 раза), а затем возрастает в 6-м (в 1.7 раза). Видовое богатство в рассматриваемых типах незначительно уменьшается по сравнению с 4-м типом. В северном лесном типе, как и в редколесном, преобладают пеночка-зарничка, юрок и овсянка-крошка, к ним добавляются типично таежные виды — пятнистый конек и овсянка-ремез. В южном лесном типе, по сравнению с северным, увеличение плотности населения птиц определяется возрастанием численности бореальных видов, которые становятся преобладающими (пухляк, лесной конек, московка, большой пестрый дятел, поползень). Горно-тундровый, 3-й тип представляет собой единственное отклонение от рассмотренного ряда и имеет незначительное сходство с субарктическим равнинно-тундровым и редколесным типами населения. Для него характерны наименьшая численность и видовое богатство населения птиц в связи с экстремальными условиями гольцового высотного пояса. Здесь преобладают арктоальпийские виды: гольцовый конек, хрустан и каменка и в меньшей степени гипоаркты: обыкновенная чечетка и краснозобый конек.

В горизонтальном ряду (типы 6—8 и 14) изменения орнитокомплексов в основном связаны с уменьшением облесенности и увеличением обвод-

ненности. При переходе от 6-го (южного лесного) к 7-му (лугово-полевому) типу суммарное обилие птиц уменьшается в 1.2 раза. Снижение численности лесных видов в лугово-полевых ландшафтах не компенсируется ее возрастанием у видов открытых пространств, которые становятся преобладающими (полевой жаворонок, дубровник, лесной конек, степной конек, скворец). В лугово-полевом типе населения зарегистрировано наибольшее количество видов (207 из 306, отмеченных в учетах на территории Средней Сибири). Это определяется мозаичностью и биотопической разнородностью занимаемых этим типом местообитаний (преобладающие по площади луговые и полевые участки чередуются с лесными, кустарниковыми и водными).

Следующий, 8-й тип назван промышленно-техногенным. Наряду с промышленной застройкой, этот тип занимает карьеры и отвалы горных пород, дражные полигоны, пустоши в сочетании с участками лесополос, кустарников, полей и техногенных водоемов. Плотность населения птиц здесь возрастает в 1.9 раза по сравнению с лугово-полевым типом и превышает этот показатель во всех природных наземных местообитаниях. Преобладают частично синантропные виды (полевой воробей, восточная черная ворона), обитатели кустарников и лесных опушек (лесной конек, дубровник), а также искусственных водоемов (монгольская чайка). Видовое богатство в промышленно-техногенных местообитаниях, в связи с их значительной антропогенной нарушенностью, значительно меньше (128 видов), чем в лугово-полевых (207 видов). Горизонтальный ряд замыкается 14-м типом — рек, озер, водохранилищ и их береговых полос в подтаежных лесах и лесостепи. Суммарное обилие птиц и плотность их населения в этом типе уменьшаются по сравнению с предыдущими типами. Отклонение от рассмотренного горизонтального ряда определяется застроенностью и представлено 10-м, южным селитебным типом, он имеет значимое сходство с промышленно-техногенным типом. Он характеризуется наиболее высокой плотностью населения (953 особи/км²) и относительно небольшим видовым богатством (91 вид). Преобладают облигатные (домовый воробей, сизый голубь) и факультативные (полевой воробей, белопопый стриж, скворец) синантропные виды.

Диагональный ряд (типы 1, 9, 11—14) формируется в основном водно- и околотовными орнитокомплексами в соответствии с их зональным и подзональным распространением. Ряд начинается с охарактеризованного выше 1-го типа (арктического тундрового). Далее следует 9-й тип (северный селитебный) с преобладанием птиц прилежащих тундровых и водно-околотовных местообитаний (халей, пуночка, каменка, белая трясогузка, краснозобый конек). Этот тип представлен орнитокомплексами г. Норильска, где синантропные птицы

(домовый воробей, воронка (*Delichon urbicum* (L.)) пока еще малочисленны (Голубев, Романов, 2007). Плотность населения птиц и их видовое богатство минимальны (32 особи/км² и 14 видов). Далее в диагональном ряду расположены 11–14 типы населения (водно-околоводные). С продвижением к югу в этих типах суммарное обилие птиц возрастает, а видовое богатство увеличивается только от тундр до северной тайги, а далее уменьшается в южном направлении. Почти повсеместно на реках и озерах преобладает полизональный вид — белая трясогузка, только в лесной зоне и лесостепи — перевозчик, только в лесной зоне — береговушка, в тундре, лесотундре и северной тайге — халей. Галстучник, белолобый гусь и краснозобая казарка преобладают на тундровых и лесотундровых реках и озерах; полярная крачка и малая чайка — на северо-таежных; свиязь и речная крачка — от средне-таежных до лесостепных рек и озер; озерная чайка — на среднетаежных; красноголовый нырок — на подтаежных и лесостепных.

Таким образом, рассмотренная пространственно-типологическая структура демонстрирует два основных тренда территориальных изменений орнитокомплексов. Один из них определяется зональностью и облесенностью, а другой — также облесенностью и обводненностью. Еще два менее значимых тренда связаны в основном с проявлением высотной поясности (как отличия орнитокомплексов горных тундр и ниже расположенных высотных поясов) и застроенности.

Пространственная организация населения птиц

В формировании орнитокомплексов Средней Сибири из природных факторов наиболее и примерно одинаково значимыми оказались широтная зональность, состав лесообразующих пород и облесенность. Значительно меньше влияние продуктивности (в том числе кормности), обводненности, включая увлажнение, высотной поясности и мезорельефа (табл. 1). Незначительное влияние

Таблица 1. Оценка силы и общности связи неоднородности среды и населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин (в % учтенной дисперсии)

Факторы, режимы	Средняя Сибирь	Западно-Сибирская равнина	Восточно-Европейская равнина
Природные факторы	38	—	—
широтная зональность	19	22	23
состав лесообразующих пород	19	25	37
облесенность	18	27	24
продуктивность (кормность)	9	3	15
обводненность (увлажнение)	5	9	2
высотная поясность	5	—	—
мезорельеф	4	5	4
закустаренность	2	—	—
провинциальность	1	1	9
Антропогенные факторы	4	3	9
застроенность	2	1	8
сельскохозяйственная трансформация ландшафтов (распашка, сенокос, выпас)	1	3	1
техногенная трансформация ландшафтов	1	—	—
Все факторы	39	49	50
Классификационные и структурные режимы	49	45	48
Все факторы и режимы	53	59	59

Примечания. Данные по обеим равнинам приводятся по: Равкин, Равкин, 2005. Прочерк — воздействие соответствующих факторов или режимов не оценивалось или они незначимы.

оказывают закустаренность и провинциальность. Выделенные ранее при классификационных построениях наличие гарей и заболоченность (Вартапетов и др., 2018) признаны незначимыми факторами (0.2–0.4% учтенной дисперсии) и поэтому не включены в табл. 1. Малое значение заболоченности определяется относительно небольшой площадью болот. Кроме того, кустарниково-кустарничковый ярус развит как на болотах, так и в незаболоченных редколесьях. При этом в березовых и ивовых кустарниках и кустарничках в заболоченных и незаболоченных биотопах формируются сходные орнитокомплексы. Среди гарей преобладают частичные либо старые и заросшие, поэтому их население в основном сходно с таковым невыгоревших лесов. Для формирования неоднородности населения птиц Средней Сибири антропогенные факторы оценены как гораздо менее значимые, чем природные факторы. Из антропогенных факторов наиболее значимы застроенность, сельскохозяйственная и техногенная трансформации ландшафтов.

Выполненная оценка силы связи факторов среды с пространственной неоднородностью населения птиц Средней Сибири (см. табл. 1) сопоставлена с аналогичными результатами для Западно-Сибирской и Восточно-Сибирской равнин, опубликованными ранее (Равкин, Равкин, 2005). Иерархия влияния факторов, определяющих пространственную организацию населения птиц Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнин, в целом примерно такая же, что и в Средней Сибири. Во всех этих трех крупных регионах, в целом, наиболее значимы облесенность, состав лесообразующих пород и широтная зональность. В Западной Сибири наиболее велико влияние облесенности, а на Восточно-Европейской равнине — состава лесообразующих пород. В группе следующих четырех менее значимых факторов только в Средней Сибири проявляется высотная поясность, что определяется высотными амплитудами ее рельефа — особенно на крупных северных плато — Путоранском и Анабарском. Влияние мезорельефа примерно одинаково в трех сравниваемых природных областях. Влияние закустаренности заметно только в Средней Сибири, а в остальных регионах оно не оценивалось в связи с малой значимостью этого фактора. Воздействие провинциальности возрастает на Восточно-Европейской равнине, поскольку, в связи с обогревающим влиянием Северо-Атлантического течения ее климат и растительность изменяются не только в широтном, но и в меридиональном направлении.

Влияние антропогенных факторов, в том числе застроенности, заметно больше на Восточно-Европейской равнине по сравнению с Западной и Средней Сибирью, что соответствует ее более давнему и интенсивному освоению. Вместе с тем сельско-

хозяйственная трансформация ландшафтов наиболее сильно влияет на орнитокомплексы Западной Сибири в связи с почти сплошной распахкой ее южной части. Степень общего воздействия “простых” факторов в Средней Сибири несколько меньше, чем на Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинах, но сложные сочетания природных и антропогенных факторов (классификационные и структурные режимы) объясняют примерно сходный уровень неоднородности орнитокомплексов во всех трех сравниваемых физико-географических регионах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее была выявлена пространственная дифференциация (классификация и пространственно-типологическая структура) населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин (Равкин, Равкин, 2005). При сравнении этих результатов с полученными нами по Средней Сибири установлено следующее. Типы населения птиц Средней Сибири так же, как Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин, можно представить в виде трех группировок типов сообществ: наземных природных и полевых местообитаний, селитебных и промышленно-техногенных, водно-околоводных.

Наиболее показательны различия в наборах типов сообществ наземных природных и полевых местообитаний. В Средней Сибири выделено 5 таких типов, которые сменяют друг друга с севера на юг, и поэтому мы считаем их широтно-зональными: арктический тундровый, субарктический равнинно-тундровый, редколесный, северный лесной и южный лесной (табл. 2). Каждый из этих типов наиболее широко распространен всего в одной подзоне и, в зависимости от биотопических предпочтений составляющих его видов, проникает южнее, в соседнюю подзону и даже зону по экстразональным и интразональным ландшафтам. Еще 2 типа сообществ можно рассматривать как незональные. Из них горно-тундровый тип населения, хотя и находится в пределах северной тайги, но, по сути, распространен в гольцовом поясе и на прилежащих участках подгольцового пояса плато Путорана и Анабарского плато, что позволяет считать его интразональным. Лугово-полевой тип проникает далеко к северу (до средней тайги) от области своего сплошного распространения (лесостепь), что обусловлено рядом причин (интенсивная солнечная радиация, относительно высокие летние температуры, остепнение (ксерофитизация) луговой растительности, включая пойменную), поэтому его можно считать аazonальным.

В Средней Сибири, где нет степной зоны, а островная лесостепь представлена фрагментарно, в отличие от рассматриваемых равнин, не форми-

Таблица 2. Пространственная дифференциация типов населения птиц наземных природных и полевых местообитаний в системе природных зон (подзон)

Зона	Подзона	Средняя Сибирь								Западно-Сибирская равнина								Восточно-Европейская равнина							
		Типы населения																							
		Арктический тундровый	Субарктический равнинно-тундровый	Горно-тундровый	Редколесный	Северный лесной	Южный лесной	Лугово-полевой	Тундровый	Лесотундровый	Лесной	Верхово-болотный	Луговой	Лесостепной	Лесостепных паров	Степной	Тундровый	Бореальный	Верхово-болотный	Низинно-болотный	Лесостепных и степных пойменных ивняков, лугов	Степных лесов и вырубок	Степной		
Арктические пустыни	—																								
Тундровая	Арктические тундры																								
	Типичные тундры																								
	Южные тундры																								
Лесотундровая Таежная	—																								
	Северная тайга																								
	Средняя тайга																								
	Южная тайга																								
	Подтаежные леса																								
Смешанные и широколиственные леса	—	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x										
Лесостепная	—																								
Степная	—	x	x	x	x	x	x																		

Примечания. Темно-серая заливка – тип населения распространен в данной зоне или подзоне, светло-серая – тип населения не распространен в данной зоне или подзоне, x – зона или подзона отсутствует. Прочерк – в данной природной зоне подзоны не выделены.

руется степной тип населения птиц, и лесостепные орнитокомплексы, характерные для равнин, сменяются лугово-полевыми. Вместе с тем вместо единого лесного типа населения, характерного для Западной Сибири, в Средней Сибири лесные орнитокомплексы подразделяются на 2 типа: северный и южный. В северном лесном типе преобладают гипоарктические и бореально-гипоарктические виды (пеночка-зарничка, юрок и овсянка-крошка), как и в распространенном севернее редколесном типе населения. В число доминирующих входят и

типично таежные виды (овсянка-реме́з и пятнистый конек). В южном лесном типе населения (от южной тайги до лесостепи) гипоарктические и бореально-гипоарктические орнитокомплексы полностью сменяются бореальными с преобладанием пухляка, лесного конька, москочки и большого пестрого дятла.

На Западно-Сибирской равнине тоже выделено 5 типов наземных природных широтно-зональных орнитокомплексов: тундровый, лесотундровый,

лесной, лесостепной и степной. Еще 2 типа мы считаем интразональными — верхово-болотный и лесостепных паров, поскольку они распространены лишь в пределах отдельных природных зон. Азональный луговой тип распространен в пойменных лугах и на открытых низинных болотах от средней тайги до степи. На Восточно-Европейской равнине остается только 3 наземных природных широтно-зональных типа орнитокомплексов: тундровый, бореальный и степной. К ним добавляются 2 азональных типа населения: низинно-болотный (от средней тайги до степи) и пойменных лесостепных и степных ивняков и лугов. Кроме того, как и в Западной Сибири, выделен интразональный верхово-болотный тип орнитокомплексов. Тип населения внепойменных широколиственных лесов и вырубок в пределах степной зоны рассматривается как экстразональный.

Таким образом, на Западно-Сибирской равнине по сравнению со Средней Сибирью количество зональных типов населения не уменьшается (их 5), но незональных — возрастает до 3. На Восточно-Европейской равнине выделено лишь 3 зональных типа, но 4 незональных. На равнинах, особенно на Западно-Сибирской, широтно-зональные различия населения птиц сглаживаются заболоченностью и наличием долин крупных рек с относительно длительным половодьем. Кроме того, на равнинах, в связи с их более давним освоением, сильнее выражена антропогенная трансформация ландшафтов, особенно распашка и другие формы сельскохозяйственного использования, сведение коренных хвойных лесов и замена их вторичными хвойно-мелколиственными. Это наиболее четко выражено на Восточно-Европейской равнине, где бореальный тип населения имеет максимально широкое распространение — от предтундровых редколесий до лесостепи. Тем не менее мы считаем его широтно-зональным, поскольку он наиболее широко распространен лишь в таежной зоне, а севернее и южнее проникает только по фрагментарным массивам редколесий и лесов. По данным Чернова (2008), степень сходства европейских локальных авифаун выше, чем сибирских локальных авифаун, за счет повсеместного преобладания более теплолюбивых европейских видов на Восточно-Европейской равнине. Кроме того, авифауны Южной Финляндии и Западного Причерноморья, разделенные двумя природными зонами, более сходны между собой, чем авифауны отдельных регионов Сибири, которые столь же удалены друг от друга, но находятся в пределах таежной зоны. Очевидно, что аналогичная особенность, по нашим результатам, прослеживается и для населения птиц. Так, по вкладу в плотность населения птиц в тайге, лесостепи и степи Восточно-Европейской равнины наиболее значимы европейские виды (Равкин, Равкин, 2005). По нашим данным

(Вартапетов и др., 2019), в Средней Сибири сибирские виды явно преобладают только в северной и средней тайге. Севернее резко возрастает участие представителей арктического типа фауны, а южнее — европейского и китайского.

Для Средней Сибири, в связи с ее более северным положением и резко континентальным климатом, характерно наименьшее широтно-зональное разнообразие ландшафтов. По сравнению с рассматриваемыми равнинами, в этом регионе значительно шире представлены только арктические тундры, но весьма фрагментарно — лесостепи, а зоны смешанно-широколиственных лесов и степная отсутствуют. Тем не менее при значительной протяженности и возрастании теплообеспеченности Средней Сибири с севера на юг в ней сменяют друг друга 5 типов широтно-зональных орнитокомплексов. Из них 2 типа (арктический тундровый и субарктический равнинно-тундровый) распространены в тундровой зоне и 3 типа (редколесный, северный и южный лесные) — в таежной и частично в лесотундровой зоне.

Группировка селитебных и промышленно-техногенных орнитокомплексов Средней Сибири состоит из трех типов. Северный селитебный тип характеризуется крайне низкой плотностью населения птиц с преобладанием видов, также обитающих и в прилежащих природных местообитаниях (халей, пуночка, каменка, белая трясогузка), и незначительной численностью синантропных видов (домовый воробей, серая ворона (*Corvus cornix* (L.))). Это определяется малыми размерами, количеством и возрастом населенных пунктов в лесотундре. Кроме того, крайне неблагоприятные условия зимовки (полярная ночь, низкие температуры, ветра и снегопады) препятствуют формированию устойчивых популяций птиц-синантропов. Южный селитебный тип характеризуется высокой плотностью населения птиц с преобладанием синантропов (сизый голубь, домовый и полевой воробьи). Промышленно-техногенный тип занимает как сухопутные местообитания, включая промзоны, так и примыкающие к ним искусственные водоемы. Поэтому здесь преобладают частично синантропные виды (полевой воробей, восточная черная ворона), опушечные виды (лесной конек) и широко распространенная на юге Средней Сибири монгольская чайка.

На Западно-Сибирской равнине тоже выделено 2 типа селитебных орнитокомплексов. Из них лесотундровый тип аналогичен среднесибирскому северному. Он тоже характеризуется низкой плотностью населения с преобладанием птиц речных берегов (береговушка, белая трясогузка) при меньшей численности птиц-синантропов (домовый воробей, серая ворона). Западносибирский срединный тип аналогичен среднесибирскому южному, с еще более высоким суммарным обилием птиц и преобладанием тех же синантропных видов. На

Восточно-Европейской равнине формируется единый орнитокомплекс в ранге рудерально-селитебного типа населения с преобладанием вышеперечисленных синантропных видов, также характерных для поселков и городов срединных и южных частей Западной и Средней Сибири. По сравнению с более восточными регионами, в поселках и городах севера Восточно-Европейской равнины складываются более благоприятные погодные условия, в том числе в периоды гнездования и зимовки. Например, на северной оконечности Средней Сибири средняя температура воздуха в июле составляет $+2^{\circ}\text{C}$, на северной оконечности Западно-Сибирской равнины — $+4^{\circ}\text{C}$, на северной оконечности Восточно-Европейской равнины — $+8^{\circ}\text{C}$. В январе средние температуры составляют соответственно: -32 , -26 и -12°C . Кроме того, размеры, количество и возраст населенных пунктов на севере Восточной Европы больше, чем на севере Западной и Средней Сибири. Это определяет формирование устойчивых популяций синантропных видов птиц и единого облика населения на всей территории Восточно-Европейской равнины. Остальные различия в наборах селитебных и промышленно-техногенных типов населения птиц трех сравниваемых природных областей больше связаны с особенностями выборок, чем с эколого-географическими различиями. Так, в Средней Сибири не обследованы рудеральные ландшафты, на равнинах — промышленно-техногенные, поэтому данные о соответствующих им типах населения отсутствуют.

Водно-околоводные (озерно-речные) орнитокомплексы всех трех рассматриваемых регионов подразделяются на типы на основе их зональной или подзональной принадлежности. Только в Средней Сибири озерные и речные орнитокомплексы объединяются в единые типы населения. На равнинах, где заозеренность в целом больше, чем в условиях расчлененного рельефа Средней Сибири, выделяются речные и озерные типы. Только на Восточно-Европейской равнине выделен европейский лиманный тип населения в связи с наличием эстуариев при впадении рек в Азовское и Черное моря. Для Восточной Европы также специфичны типы населения озер, прудов и карьеров с отвалами и водоемами, а также полей фильтрации и отстойников, которые, по сути, являются техногенными.

В пространственно-типологической структуре населения птиц всех сравниваемых природно-географических областей прослеживаются основные тренды орнитокомплексов, связанные с зональностью, облесенностью и обводненностью. В Средней Сибири к ним добавляются изменения, связанные с высотной поясностью (как отличия сообществ горных тундр). На равнинах структурообразующим становится тренд продуктивности, потому что здесь больше контрастных по

биологической продуктивности биоценозов, например, низкопродуктивных верховых болот и высокопродуктивных пойменных лугов и хвойно-широколиственных лесов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате классификации населения птиц Средней Сибири выделены 14 его типов, которые объединяются в три группировки сообществ: наземных природных и полевых местообитаний; селитебных и промышленно-техногенных ландшафтов; водно-околоводных местообитаний. В группировке типов населения птиц наземных природных и полевых местообитаний условно выделяются 5 типов, широтно-зональных (арктический, субарктический, редколесный, северный лесной и южный лесной), которые последовательно сменяют друг друга в южном направлении. В том числе 2 типа (арктический тундровый и субарктический равнинно-тундровый) распространены в тундровой зоне (последний частично — и в лесотундре). Еще 3 типа (редколесный, северный и южный лесные) — в лесотундровой и таежной зонах. Лугово-полевой тип признан аazonальным, он имеет наиболее широкое распространение в лесостепи и по луговым ландшафтам проникает на север до средней тайги. Горно-тундровый тип считается интразональным, поскольку формально он распространен в пределах северотаежной подзоны, а фактически занимает гольцовый и частично — подгольцовый высотные пояса в пределах горных плато.

В группировке селитебных и промышленно-техногенных орнитокомплексов типы населения распространены аazonально. Все 4 водно-околоводных типа населения имеют широтно-зональное распространение, не совпадающее с таковым у наземных орнитокомплексов природных и полевых местообитаний. Так, население птиц озер и рек дифференцируется на тундрово-лесотундровое, северотаежное, средне-южнотаежное и подтаежное-лесостепное, что также определяется гидрологическими и антропогенными особенностями водоемов.

Выявленная пространственно-типологическая структура населения птиц Средней Сибири демонстрирует два основных тренда территориальных изменений орнитокомплексов. Один из них определяется зональностью и облесенностью, а другой — также облесенностью и обводненностью. Еще два менее значимых тренда связаны в основном с проявлением высотной поясности (как отличий горных тундр от ниже расположенных высотных поясов) и застроенности (как различий застроенных и незастроенных местообитаний).

Пространственная организация орнитокомплексов Средней Сибири в наибольшей степени формируется под влиянием природных факторов.

Из них приблизительно в равной степени наиболее значимы широтная зональность, состав лесобразующих пород и облесенность. Значительно меньше влияние продуктивности биоценозов (в том числе кормности), обводненности, высотной поясности и мезорельефа. Незначительное влияние оказывают закусаренность и провинциальность. Антропогенные факторы гораздо менее значимы для формирования неоднородности населения птиц, чем природные. Из них наиболее значимы застроенность, сельскохозяйственная и техногенная трансформации ландшафтов.

В классификационной схеме населения птиц Средней Сибири преобладают широтно-зональные типы населения. На Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнинах возрастает доля незональных типов, что определяется большей антропогенной нарушенностью их ландшафтов, заболоченностью, продолжительным половодьем в долинах крупных рек. Набор факторов, определяющих пространственную организацию населения птиц Средней Сибири, в целом примерно такой же, что и на Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнинах. Только в Средней Сибири проявляется высотная поясность, что определяется высотными амплитудами рельефа северных горных плато. Влияние антропогенных факторов в Средней и Западной Сибири невелико и сравнительно одинаково. На Восточно-Европейской равнине это влияние заметно возрастает в связи с ее более давним и интенсивным освоением. Таким образом, региональная специфика пространственной организации населения птиц Средней Сибири, по сравнению с Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинами, сводится к следующему. Только в Средней Сибири становится заметной высотная поясность населения птиц. По сравнению с равнинами, в Средней Сибири больше широтно-зональная дифференциация лесных орнитокомплексов и менее представлены незональные типы населения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды” и при частичной поддержке “Программы развития Московского университета” (№1220).

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

- Атлас СССР, 1983. / Ред. В.В. Точенов, В.Ф. Марков. М.: ГУГК. 259 с.
- Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И., 2013. Анализ фауны и классификация населения птиц долины Средней Лены // Зоологический журнал. Т. 92, № 1. С. 77–86.
- Вартапетов Л.Г., Кузнецова Д.В., Саловаров В.О., Чупин И.И., Волков А.Е., Гаврилов А.А., Равкин Ю.С., Равкин Е.С., Жуков В.С., Тертицкий Г.М. 2006. Классификация населения птиц Средней Сибири // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь. С. 172–189.
- Вартапетов Л.Г., Ларионов А.Г., 2014. Классификация и пространственно-типологическая структура населения птиц Центрально-Якутской равнины. Успехи современной биологии. Т. 134. № 5. С. 519–528.
- Вартапетов Л.Г., Ларионов А.Г., Егоров Н.Н., 2016. Пространственное разнообразие населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья // Сибирский экологический журнал. Т. 23. № 1. С. 13–23.
- Вартапетов Л.Г., Романов А.А., Ларионов А.Г., Егоров Н.Н., Шемякин Е.В., 2019. Ландшафтно-экологические тенденции пространственных изменений населения птиц Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. Т. 12. № 6. С. 629–639.
- Вартапетов Л.Г., Романов А.А., Шемякин Е.В., 2018. Современная классификация населения птиц Средней Сибири // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. Т. 25. С. 54–69.
- Голубев С.В., Романов А.А., 2007. Некоторые данные по птицам города Норильска и его окрестностей // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. М. С. 71–91.
- Жуков В.С., 2006. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука. 492 с.
- Литвинов Ю.Н., Чупин И.И., 2018. Фауно-экологические исследования на Таймыре: млекопитающие и птицы. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 389 с.
- Наумов Р.Л., 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМПитМ. 19 с.
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С., 2005. Птицы равнин Северной Евразии: Численность, распределение и

- пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука. 304 с.
- Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А., 1978. Пространственная организация населения птиц // Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. 1978. С. 253–269.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черников О.А., 2008. Птицы Эвенкии и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК. 754 с.
- Романов А.А., 2013. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М. 360 с.
- Романов А.А., Кожемякина Р.В., Шемякин Е.В., Егоров Н.Н., Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И., Ларионов А.Г. 2022. Фауна и население птиц северной тайги Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 639–656.
- Саловаров В.О., Кузнецова Д.В., 2005. Птицы техногенных ландшафтов Южного Прибайкалья. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та. 346 с.
- Трофимов В.А., 1978. Качественный факторный анализ матриц связей в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации. Новосибирск. С. 91–106.
- Чернов Ю.И., 2008. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 580 с.

SPATIAL ORGANIZATION OF THE BIRD COMMUNITIES OF CENTRAL SIBERIA

L. G. Vartapetov^{1,*}, A. A. Romanov^{2,**}, E. V. Shemyakin^{3,***}

¹*Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

³*Institute of Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia*

*e-mail: lvartapetov@yandex.ru

**e-mail: putorana05@mail.ru

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

Based on extensive information on the numbers and distribution of birds obtained during route surveys over the past 60 years, a classification of the bird communities of Central Siberia is considered at the level of its types. The specificity of this classification is determined by the predominance of latitudinal-zonal types over non-zonal ones. The main directions of territorial changes in the bird communities are determined by afforestation and watering, combined with latitudinal zonation. Less significant differences in ornithocomplexes are associated with the altitudinal zone and built-up area concerned. The main natural and anthropogenic factors and the hierarchy of their importance for the spatial differentiation of the bird populations have been established. The regional specificity of the spatial organization of the bird communities in Central Siberia in comparison with the Eastern European and West Siberian plains is reduced to the manifestation of high-altitude zonation due to differences in mountain-tundra ornithocomplexes, a greater differentiation of forest ornithocomplexes and less represented non-zonal population types.

Keywords: classification, spatial-typological structure, spatial organization, natural and anthropogenic factors, Eastern European and West Siberian plains

УДК 598.2, 591.52

ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ И СОВРЕМЕННЫЙ ГНЕЗДОВОЙ АРЕАЛ ЛЕБЕДЯ-ШИПУНА (*CYGNUS OLOR*, ANATIDAE, AVES) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

© 2024 г. С. А. Коузов^{a,*}, В. М. Храбрый^b, А. В. Кравчук^a, Ю. Ю. Смирнов^d,
С. В. Лукьянов^c, Е. В. Абакумов^a, Н. И. Коузова^c, Е. А. Новикова^a

^a Санкт-Петербургский государственный университет, Биологический факультет, Кафедра Прикладной экологии,
Университетская наб. 7/9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

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

^c Российский государственный гидрометеорологический университет,
Воронежская улица 79, Санкт-Петербург, 195196 Россия

^d Всероссийский научно-исследовательский институт геологии и минеральных ресурсов мирового океана,
Английский проспект 1, Санкт-Петербург, 190121 Россия

*e-mail: s.kouзов@spbu.ru

Поступила в редакцию 29.12.2023 г.

После доработки 26.03.2024 г.

Принята к публикации 28.03.2024 г.

На протяжении XX в. и первых десятилетий текущего столетия отмечаются рост численности и масштабное расширение ареала в северном и северо-восточном направлении у лебедя-шипуна (*Cygnus olor*). На основании результатов собственных исследований и литературных данных авторы рассматривают историю вселения вида на северо-запад европейской России и основные этапы его экспансии, а также особенности пространственного распределения в регионе. Лебедь-шипун начал гнездиться на северо-западе России с 1980-х годов. Вид расселялся в двух типах ландшафта: на мелководных эвтрофных озерах, а также на морских моренных и сельговых островах. К настоящему времени ареал вида охватывает восточную часть Финского залива, запад и юго-запад Ленинградской области, всю Псковскую область, а также наиболее западные районы Новгородской и Тверской областей. При этом уже на начальных этапах экспансии первые размножающиеся пары появились сразу на большей части вышеуказанной территории. В дальнейшем новые гнезда были зарегистрированы преимущественно внутри “зоны захвата”, очерченной первыми вселенцами. Более чем за 30 лет экспансии с начала 1990-х гг. ареал вида продвинулся в восточном направлении на разных участках не более чем на 88–94 км, в то время как за предшествующие 20 лет (1960–1980) продвижение в Скандинавии составляло до 998 км. Снижение темпов расширения ареала на фоне продолжения развития теплой фазы климата позволяет предполагать наличие неких климатических барьеров для вида в регионе.

Ключевые слова: Балтийское море, динамика ареала, пространственное распределение, влияние климата

DOI: 10.31857/S0044513424050079, **EDN:** UROJTV

Периодические изменения климата, обусловленные циклами солнечной активности, известны достаточно давно (Brückner, 1890; Шнитников, 1969; Монин, Шишков, 1979). Показано существенное влияние климатических факторов на динамику популяций водоплавающих птиц (Формозов, 1959; Максимов, Ермаков, 1985; Кривенко, 1991). Вместе с тем механизмы воздействия динамики климата на популяции птиц во многом еще не ясны. Наиболее интересны в этом отношении виды с интенсивной динамикой численности

и ареала (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Розенфельд и др., 2021; Коузов и др., 2022).

Одним из таких видов является лебедь-шипун (*Cygnus olor* J.F. Gmelin 1789), который в конце 19-го – начале 20-го столетия испытывал мощнейшую депрессию численности и сокращение ареала (Мензбир, 1895; Naumann, 1905; Валюс, Мурашка, 1960; Кривенко и др., 1990; Кривенко, 1991; Andersen-Harild, 1994). С середины прошлого века многократный рост численности и продвижение на север ареала лебедя-шипуна отмечены

практически на всей области распространения вида в западной Евразии (Monval, Piro, 1989; Кривенко и др., 1990; Krivosov, 1991; Wieloch, 1991). Наиболее интенсивная экспансия лебедя-шипуна происходила в балтийском очаге гнездования (Йыги, 1968; Йыги и др., 1976; Cramp, Simmons, 1977; Липсберг, 1990; Wieloch, 1991; Леоке, 1999, 1999а; Коузов, 2005, 2009, 2016; Коузов, Лосева, 2016).

В начале 20-го века небольшие изолированные очаги размножения вида сохранялись только на приморских озерах южного берега Балтийского моря от Мекленбурга до Восточной Пруссии (Bauer, Glutz, 1968; Köppen, 1990). Отдельные пары гнездились на внутренних озерах Дании (Bloch, 1970; Andersen-Harild, 1994), на острове Сааремаа (Валюс, Мурашка, 1960; Йыги, 1968) и в южной Швеции (Berglund et al., 1963). В 1930-х гг. лебедь-шипун снова широко заселил Данию (Bloch, 1970; Andersen-Harild, 1994). Происходил рост численности лебедей, гнездящихся на озерах Швеции (Валюс, Мурашка, 1960; Berglund et al., 1963) и Восточной Пруссии (Tischler, 1941). Также шло расселение отдельных пар в Латвию и Литву в 1935 г. (Валюс, 1959; Липсберг, 1983) и на озера на островах Аландского архипелага (Holmqvist, 1935).

В 1940-х гг. из-за развития краткого внутривекового прохладно-влажного цикла и событий Второй Мировой Войны этот процесс существенно замедлился (Валюс, Мурашка, 1960; Кривенко и др., 1990; Кривенко, 1991).

С начала 1950-х до второй половины 1980-х гг. процесс расселения начал носить взрывной характер. В балтийском регионе можно выделить два основных русла расселения. В первом случае птицы из материковой Дании, активно расселявшиеся по островам Датского архипелага, проникли в 1943 г. на побережье южной Швеции в провинции Скания (Winge, 1959). В течение 10 лет лебеди-шипуну распространились на север до шхер провинции Уппланд (Lundin, Hansson, 1956) и к 1960 г. стали многочисленны вдоль всего восточного побережья южной части Швеции (Berglund et al., 1963). С 1958 г. шведские птицы стали расселяться на Юго-Западном Финском архипелаге (Tenovu, 1975, 1976; Hilden, 1987), с 1959 г. — принялись повторно заселять острова Западной Эстонии, а в 1961 г. они появились уже в бухтах континентальной западной Эстонии (Йыги, 1968). К 1970 г. область распространения лебедя-шипуна в южной трети Ботнического побережья Финляндии дошла до архипелага Кваркен (Hästbacka, Ulfvens, 1987; Ulfvens, Hästbacka, 1991). В 1970-е гг. лебеди расселились по побережьям южной Финляндии вплоть до архипелага Хельсинки (Hilden, 1987), а в следующем десятилетии ареал вида здесь достиг российской границы (Valkama et al., 2011).

Другим направлением экспансии лебедя-шипуна в прибалтийском очаге размножения было распространение птиц из района Мазурских озер в северо-восточной Польше на северо-восток и восток. Так, во второй половине 1950-х — начале 1960-х гг. лебеди-шипун активно расселялись по Литве и Латвии (Валюс, 1959; Валюс, Мурашка, 1960; Вискне, 1968; Йыги, 1968; Йыги и др., 1976). В 1961–1963 гг. отмечены первые случаи гнездования вида в западной Белоруссии (Вязович, 1990; Самусенко, 1990), к началу 1980-х гг. лебедь-шипун стал гнездиться в Минской и Витебской областях (Вязович, 1990), откуда в 1990-е гг. отдельные пары вселились на запад Смоленской области (Те и др., 2006; Авилова, 2011). В 1968–1971 гг., вероятно, из западной Белоруссии лебеди-шипуну проникли в Волинскую и Львовскую области Украины (Татарин, 1990; Горбань, 1990).

До середины 1980-х гг. в Балтийском регионе повсеместно в новых районах гнездования наблюдался активный рост числа размножающихся пар (Недзинскас, 1977; Hästbacka, Ulfvens, 1987; Hilden, 1987; Вязович, 1990; Горбань, 1990; Липсберг, 1990; Недзинскас, 1990; Ренно, 1990; Татарин, 1990; Ulfvens, Hästbacka, 1991; Mägi et al., 1993; Nummi, Saari, 2003; Mägi, 2007).

Целью этой работы было: (1) проследить процесс расселения лебедя-шипуна на Северо-Западе России в областях, прилегающих к балтийскому очагу ареала лебедя-шипуна; (2) выявить пространственно-временные и биотопические особенности экспансии вида в регионе; (3) проанализировать, как менялась скорость экспансии вида по мере его расселения.

МЕТОДИКА

Для нашей работы мы выбрали области Северо-Запада европейской части России, непосредственно прилегающие к балтийскому очагу ареала лебедя-шипуна: Псковскую, Новгородскую, Ленинградскую, Архангельскую, Мурманскую и республику Карелия. Кроме того, в состав рассматриваемой территории мы включили и Тверскую область, которая относится к Центральному Нечерноземному региону, поскольку в ландшафтно-биотопическом отношении она представляет много общего с Псковской и Новгородской областями, с которыми непосредственно соседствует.

Материалы по гнездованию лебедя-шипуна в Ленинградской области собраны в рамках исследований биологии и миграций водно-болотных птиц, проведенных нами в 1990–1999 гг. и 2005–2023 гг. В этот период исследованиями была охвачена большая часть побережий и островов Финского залива. Побережья Кургальского полуострова

обследовали в 1990–1999 и 2005–2008 гг. стационарно в период с мая по август и на кратких выездах в апреле и сентябре–октябре, в 2009–2023 гг. проводили исследования, совершая кратковременные 3–7-дневные выезды в течение всего весенне-осеннего периода. Прибрежные участки от Усть-Луги до Санкт-Петербурга и от Санкт-Петербурга до Выборга были обследованы на кратковременных 1–2-дневных комбинированных автомобильно-водных маршрутах с использованием надувной моторной лодки в 1993, 1998, 2005, 2008 и в 2012–2023 гг. в период с апреля по июнь с частотой от 2 до 6 выездов в сезон. В 2010–2023 гг. были проведены судовые экспедиции продолжительностью 10–14 дней. Обычно в течение года проводили 2 экспедиции – в конце мая – начале июня и в конце июня – начале июля, в 2012–2019 гг. проводили также экспедиции в августе и конце сентября – начале октября. Во время таких экспедиций обследованиями было охвачено подавляющее большинство островов Финского залива: Сескар, Малый, Мощный, Вигрунд, Большой и Малый Тютерсы, Гогланд, Соммерс, Нерва, Малый Фискар, Туман, Гусиный, Стоглаз, Игривый, Новик, Вихревой, архипелаги Большой Фискар, Долгий Риф, Долгий Камень, Березовые острова, острова Выборгского залива.

Все найденные гнезда и кладки были измерены и описаны. Степень насиженности кладки определяли по водному тесту (Меднис, 1972). Замеряли координаты гнезда с помощью GPS-навигатора.

Кроме того, экспедиционные работы в виде кратких выездов проводили и на других территориях Ленинградской области: на южном побережье Ладожского оз., на озерах восточной, южной и западной частей Ленинградской обл. и Карельского перешейка. В работе использованы полевой 25-кратный бинокль и стократная подзорная труба на штативе, фотоаппараты Nikon D90 и Nikon D7200 с объективами Sigma 150–500 и Nikkor 300.

Также был проведен анализ многочисленных литературных данных, который позволяет достаточно подробно проследить изменение характера пребывания лебедя-шипуна в исследуемом районе. Для удобства изложения наблюдения авторов и данные из литературных источников ниже приведены совместно.

РЕЗУЛЬТАТЫ

История экспансии лебедя-шипуна на Северо-Западе России

На протяжении 19-го и большей части 20-го веков на территории Северо-Запада России не было известно о встречах лебедя-шипуна (Бианки, 1910,

1915, 1922; Зарудный, 1910; Урядова, 1974; Мальчевский, Пукинский, 1983; Фетисов и др., 1998; Коузов, Кравчук, 2014; Коузов, 2016). Ситуация коренным образом стала меняться к 1970–1980-м гг., когда в результате экспансии 1950–1980-х гг. в Балтийском очаге размножения гнездовой ареал вида распространился до Белоруссии, республик Прибалтики и Финляндии (Недзинскас, 1977, 1990; Hästbacka, Ulfvens, 1987; Hilden, 1987; Вязович, 1990; Горбань, 1990; Липсберг, 1990; Ренно, 1990; Татаринов, 1990; Ulfvens, Hästbacka, 1991; Wieloch, 1991; Mägi et al., 1993; Nummi, Saari, 2003; Mägi, 2007). Можно выделить 4 основных этапа экспансии.

Период 1970–1983 гг. – отмечены первые случаи появления птиц на западе региона, дальнейшее резкое увеличение интенсивности залетов и первый случай размножения вида в регионе в последние годы этого периода.

В Ленинградской области залеты лебедя-шипуна стали отмечаться с начала 1970-х гг. (Мальчевский, Пукинский, 1983) преимущественно в восточной части Финского залива и на Нарвском водохранилище (Бузун, Храбрый, 1990). С начала 1980-х годов пары и группы из 3–6 птиц были встречены на прудах в долине р. Волхов, в верхнем течении р. Невы у впадения р. Самарка, в низовьях р. Свирь, в пойме р. Луга у дер. Бежаны, на оз. Бабинское, Врево, Черемнецкое, на прудах у пос. Лопухинка и Шувалово, а также на островах Зеленцы в Шлиссельбургской губе Ладожского оз. (Бузун, Храбрый, 1990). В 1981 г. на зарастающем карьере в районе Волховстроя пара птиц заняла территориальный участок и активно отгоняла с акватории других лебедей, однако размножения у этих птиц в дальнейшем не было (Мальчевский, Пукинский, 1983).

В Псковской области сведения о летних встречах лебедей-шипунов с начала 1980-х гг. стали поступать из многих районов: Себежского поозерья (Фетисов, Ильинский, 1990), Плюсского, Гдовского, Великолуцкого и Печорского районов (Фетисов и др., 1998). Первый случай гнездования лебедя-шипуна в Псковской области отмечен в Плюсском районе на оз. Песно в 1981 г. (рис. 1) (Фетисов и др., 1998).

В Тверской области залеты лебедя-шипуна стали отмечать приблизительно в эти же сроки (Зиновьев, 1985).

В Мурманской области первые случаи залета лебедя-шипуна отмечены в 1979 и 1980 гг. (Коханов, 1987; Бианки и др., 1988). Чаше всего лебедей-шипунов отмечали на акватории Кольского залива и в Кандалахшском заливе (там же).

В Новгородской, Архангельской областях и республике Карелия встреч вида за этот период не отмечено.

Период 1984–1999 гг. — наблюдалась первая волна активного расселения вида в регионе (рис. 1). При этом самые первые случаи гнездования лебедя-шипуна были зарегистрированы почти одновременно в нескольких сильно удаленных друг от друга районах Северо-Запада России.

Псковская область. Первый случай гнездования лебедя шипуна в Печорском районе отмечен в 1984 г. на оз. Городищенском под г. Изборск (Бардин, 2015). В дальнейшем птицы гнездились здесь ежегодно (там же). В 1986 г. одна пара лебедя-шипуна впервые загнездилась на оз. Ороно в Себежском районе (Фетисов, Ильинский, 1990). В 1988 г. лебеди-шипун впервые размножались на оз. Велье, в 1989 г. — на оз. Белогули в Пушкиногорском районе (Фетисов и др., 1998). С 1989 г. отмечено размножение вида в Великолукском районе на рыбоводном пруду у дер. Носково (Новиков, 1989). В 1991 г. в Великолукском районе зарегистрировано первое гнездование двух пар на оз. Кислое и на р. Ловать в окрестностях г. Великие луки (Фетисов и др., 1998). С 1993 г. наблюдалось гнездование одной пары у дер. Демя в Новосокольническом районе. С 1995 г. известно гнездование отдельных пар на оз. Крушинском Опочецкого района, оз. Смолинском Палкинского района, оз. Заплюском Плюсского района и в Березинской губе Псковского оз. под г. Псковом. В 1996 г. были обнаружены размножающиеся пары лебедей-шипун на оз. Невельское у г. Невель, оз. Псковское у устья р. Великой и на оз. Теплое у дер. Пнево (там же).

Наиболее интенсивное вселение лебедя-шипуна в эти годы происходило на крайнем юго-западе области в Себежском районе. В 1991 г. здесь из 15 озер, находившихся под наблюдением, 6 было заселено одиночными размножающимися парами, в 1994 г. гнездование лебедей было достоверно зарегистрировано уже на 8 озерах.

Учеты 1997 г. выявили еще 23 новых места размножения лебедя-шипуна в Псковской области, на которых гнездились 28 пар птиц (Фетисов и др., 1998).

Как видно из вышеприведенного материала, после появления первых гнездящихся пар дальнейшее расселение вида шло очень высокими темпами. К 1997 г. в Псковской области было известно 33 места, где в разные годы гнездились 42 пары лебедей. Гнездование лебедя-шипуна было отмечено в 13 из 24 районов области. Размножающиеся птицы отмечены как в южных, так и в центральных и северных ее частях, однако по данным 1997 г. 45,2% пар гнездились на крайнем юго-западе области в Себежском районе (по: Фетисов и др., 1998).

Ленинградская область. С начала этого периода отмечены первые случаи размножения на разных участках западной части области (Бузун,

Храбрый, 1990): 19 сентября 1984 г. на Нарвском водохранилище наблюдали семью шипунов с четырьмя молодыми птицами; летом 1987 г. на карьерах у пос. Большой Сабск в долине р. Луга был обнаружен выводок из двух нелетных птенцов, а в сентябре в низовьях р. Свирь в районе пос. Заостровье была встречена семья с двумя плохо летающими молодыми шипунами; в этом же году на острове Хангелода у северного побережья Кургальского полуострова впервые в регионе найдено гнездо лебедя-шипуна. К сожалению, описание находки, сделанное В.А. Бузуном, имеет неточности. Так, он указывает, что гнездо располагалось в 28 м от воды на песке среди валунов и редкой поросли тростника (Бузун, Храбрый, 1990). Однако, согласно результатам наших более поздних детальных обследований, на данном расстоянии от уреза воды на острове таких биотопов нет. Эти участки заняты только низкотравными луговинами с примесью редкого колосняка и отдельными кустами шиповника. Судя по всему, на Кургальском полуострове птицы начали гнездиться несколько раньше, поскольку по сведениям местных жителей одна пара птиц гнездилась уже с 1985 г. в бухте Кириямо рядом с островом Реймосар на западном побережье полуострова приблизительно в 20 км к югу от острова Хангелода (Коузов, 2016).

В июле 1989 г. на акватории Кургальского рифа впервые отмечен линник из 118 птиц (Бубырева и др., 1993). В 1990–1993 гг. вдоль западного и северного побережья Кургальского полуострова размножались от 17 до 24 пар, и проводили линьку 60–140 птиц. В 1994–1999 гг. здесь ежегодно отмечалось от 50 до 67 размножающихся пар и 190–260 линяющих птиц (Коузов, 2005, 2009).

В 1991–1992 г. гнездование шипуна было отмечено на архипелаге Сескар (Носков и др. 1993). По сведениям сотрудников маяка, первые лебеди на Сескаре начали гнездиться в те же годы, что и на Кургальском полуострове. В 1992 г. здесь размножались 13 пар (Носков и др., 1993), в 1994 г. — уже 22 пары и присутствовало до 200 линяющих птиц (Васильева, 2002), в 1997 г. размножалось 15–20 пар (Бузун, 1997).

В 1993–1997 гг., по нашим наблюдениям, пара лебедей-шипун ежегодно размножалась на искусственном водоеме около ООО “Фосфорит” в долине р. Луга под Кингисеппом (Коузов, Лосева, 2016).

В 1994–1995 гг. гнезда и выводки шипунов отмечены исследователями на острове Малый и на островах у северного побережья Финского залива: Большой Фискар, Орлиный, Долгий Риф и Малый Березовый (Иовченко и др., 2002; Коузов, Лосева, 2016).

Новгородская область. С 1989 г. одна пара лебедей-шипунуов стала регулярно размножаться на заброшенном карьере кирпичного завода под г. Старая Русса (рис. 1) (Красная книга Новгородской области, 2015). В 1991 г. выводок лебедей-шипунуов обнаружен на разливах р. Выйка в долине р. Волхов в окрестностях пос. Грузино Чудовского района. В последующие годы размножающихся птиц здесь не наблюдали (там же).

Архангельская область. Залет одиночной взрослой птицы зарегистрирован на реке Кулой в начале 1990-х гг. (Рыкова, 2003). В 1998 г. одиночная особь залетела в район дельты Северной Двины (Андреев, 2007).

Мурманская область. Одиночных неразмножающихся птиц и группы из 2–7 особей наблюдали в 1980, 1984 и 1987–1995 гг. в Кольском и Канда-лакшском заливах (Коханов, 1987; Бианки и др., 1988; Красная книга Мурманской области, 2003).

На территории *Тверской области и республики Карелия* залетов и случаев гнездования не отмечено.

Период 2000–2013 гг. — на Северо-Западе России продолжалось вселение новых размножающихся пар лебедя-шипунуа, однако темпы его заметно снизились и существенного пространственного расширения гнездового ареала не происходило (рис. 2).

Псковская область. В этот период заметного расширения гнездового ареала в области не отмечено, за исключением появления одной гнездящейся пары на севере Гдовского района (рис. 2) (Сур, 2014). Вместе с тем в пределах уже заселенных в предыдущий период районов продолжался рост численности и увеличивалось количество занятых птицами участков. Наиболее масштабный рост численности гнездящихся лебедей-шипунуов наблюдался на Псковско-Чудском озере, где к 2005 г. размножалось уже до 100 пар лебедей (Борисов и др., 2014). Другим местом ощутимого роста популяции вида, как и в предыдущий период, было Себежское поозерье. В 2000 г. в национальном парке “Себежский” размножавшимися парами лебедей были заняты 16 озер, в 2007 г. — 22 озера (Фетисов, 2008). Из других новых мест гнездования лебедя-шипунуа в регионе следует отметить водохранилища в верхнем течении р. Великой, где выводки были обнаружены в 2013 г. (Яковлева, 2014), Андрюшкинское озеро в Локнянском районе, где гнездование пары лебедей началось предположительно в самые первые годы текущего столетия (Яблоков, 2005). В этот период продолжалось расселение шипунуов и на ряде озер Новоржевского района (Григорьев, 2021).

Ленинградская область. В 2005–2006 гг. гнездование двух пар отмечено на островах Крутояр и Северный Виргин, в 2004–2007 гг. пара шипунуов

размножалась на оз. Большое Градуевское на севере Выборгского района (Коузов, 2016; Коузов, Лосева, 2016). В 2007 г. одна пара шипунуов снова стала размножаться на пруду в долине р. Луга у пос. Большой Сабск (Бахвалова, 2007). В 2009 г. найдено гнездо на острове Северный Березовый (Коузов, Лосева, 2016). С 2010 г. отмечается размножение одной пары на оз. Пенино на юго-западе Ленинградской области (Скучас, 2010; Скучас, личное сообщение).

В 2012 г. одна пара птиц стала размножаться в бухте Портовой на севере Финского залива (Коузов, Лосева, 2015). В 2013 г. отмечено размножение четырех пар на острове Мощный (Коузов, 2015), а также по одному выводку было зарегистрировано на острове Малый Тютерс (Коузов, 2015а), на восточном берегу Кургальского полуострова, в вершине Лужской губы, и в плавнях у деревни Черная Лахта (Коузов., 2015б; Коузов, Лосева, 2016).

Тверская область — в 2009 г. шипунуы начали гнездиться на оз. Неврожском Андреапольского р-на (рис 2) (Николаев, Шмитов, 2009). Имеются также сведения о летнем пребывании, гнездовании и зимовке шипунуов в окрестностях г. Торопца на русловых озёрах р. Торопы (Николаев, Шмитов, 2008). В 2000–2010 гг. участвовали залеты в район Валдайской возвышенности и на р. Волга (Логинов, 2007; Авилова, 2011).

Новгородская область. В 2011 г. прекратилось гнездование лебедей-шипунуов на карьере у г. Старая Русса. Однако в этом же году размножение одной пары птиц наблюдали в Холмском районе на границе с Тверской областью (Красная Книга Новгородской области, 2015). В течение всего периода наблюдали регулярные залеты лебедей-шипунуов на озера Валдайской возвышенности (Николаев, 2014).

Архангельская область. В 2005 г. семь не размножающихся шипунуов были встречены на р. Вычегда в 10 км от устья (Прохоров, 2018).

Мурманская область. В 2001 г. одиночная не размножающаяся особь была встречена на Терском берегу Белого моря (Квартальнов и др., 2003).

В научной литературе по территории *Карелии* нет упоминаний о залетах лебедя-шипунуа.

Период 2014–2023 гг. — происходило активное развитие новой кратковременной теплой фазы климата, что вызвало активный рост числа новых мест гнездования лебедя-шипунуа в регионе и заметное расширение его гнездового ареала (рис. 3).

Псковская область. По данным С.А. Фетисова, к концу этого периода лебеди-шипунуы расселились на водоемах почти всех районов области. Однако по литературным данным за этот период мы можем лишь утверждать, что ощутимо увеличилось



Рис. 1. Распределение мест гнездования лебедя-шипуна на Северо-Западе России, появившихся в 1980–1999 гг.

количество новых мест гнездования вида на юге и юго-востоке Псковской области. Это: Новоржевский район – 10 новых мест гнездования (Григорьев, 2021), Опочечский район – 2 новых места гнездования (Серебров, Сереброва, 2017), Пустошкинский район – 3 новых места гнездования (Те,

2018), Новосокольнический район – 1 новое место гнездования (Те, 2018а), Невельской район – 12 новых мест гнездования (Те, 2018б), Великолукский район – 12 новых мест гнездования (Те, 2018в). Усвятский район – 1 новое место гнездования (Те и др., 2016) (рис. 3).



Рис. 2. Распределение мест гнездования лебедя-шипуна на Северо-Западе России, появившихся в 2000–2013 гг.

Ленинградская область. В 2014–2023 гг. процесс освоения новых мест размножения в регионе существенно ускорился (рис. 3). Можно выделить две особенности этого процесса: уплотнение гнездовой группировки в пределах ранее занятого пространства и дальнейшее расширение ареала.

Уплотнение гнездящейся группировки было наиболее заметно в двух районах: на юго-западе Ленинградской области и в шхерах у северного берега Финского залива (рис. 3).

В первом случае на территории Кингисеппского и Сланцевского районов было обнаружено:



Рис. 3. Распределение мест гнездования лебедя-шипуна на Северо-Западе России, появившихся в 2014–2023 гг.

в 2015 г. — гнездование двух пар на оз. Самро (по опросным сведениям птицы здесь гнездились с 2003 г.) (Храбрый, 2016), в 2018 г. — пять мест гнездования одиночных пар в верхнем течении р. Нарва и гнездование двух-трех пар на южном побережье Нарвского водохранилища.

На Финском заливе в пределах ранее занятой гнездовой области у северного побережья в 2014 г. гнезда шипунов были найдены на островах Рябинник, Галочий и Восточный Гребень (Коузов, 2016; Коузов, Лосева, 2016). В 2017 г. гнезда лебедя-шипуна были найдены на островах Малая Отмель,

Талскери и безымянном островке у острова Галочий. В 2019–2022 гг. в этом районе были найдены еще 11 новых мест размножения единичных пар на островах Рябиновый Риф, Высокий Гребень, Хеминглетто, Дегтярный и безымянных островках около островов Узорный, Ореховый, Хаспарри. Кроме того, в 2013–2015 гг. обнаружены также новые места линочных скоплений в центральной и северной частях Финского залива: остров Мощный – 6–32 птицы, остров Малый – 12 птиц, остров Увалень рядом с архипелагом Большой Фискарь – 12 птиц (Коузов, 2016; Коузов, Лосева, 2016). В южном секторе Финского залива в 2015 г. были обнаружены 2 гнезда на острове Большой Тютерс (Коузов, 2015б), в 2016 г. – 1 гнездо на острове Вигрунд, в 2017 г. – 1 гнездо на острове Хитоматала.

Расширение ареала в восточном направлении происходило как в южной части Ленинградской области, так и на Финском заливе. Так, на территории Лужского района в 2015 г. размножение лебедей-шипун в впервые отмечалось на оз. Залустешское, Сяберо, Спас-Которское, Омчино и на старице р. Саба у дер. Псоедь (Храбрый, 2016). В 2020 г. гнездование вида удалось выявить на оз. Стречно и Орлинское на юге Гатчинского района. На Финском заливе расширение гнездовой области происходило как в направлении Невской губы, так и в Выборгском заливе. В 2015 г. гнездо лебедя-шипун было найдено на острове Малый Фискарь (Коузов, Лосева, 2015). В 2017 г. две пары загнездились у северного берега острова Котлин (Федоров, 2018), в 2019 г. – одна пара на острове Стоглаз в Выборгском заливе (Ширяева, Коузов, 2019). В 2020 г. лебедь-шипун загнезвился в Невской губе у пос. Стрельна и у пос. Лисий Нос (Мильто, 2020; Зайнагутдинова и др., 2020). В 2021 г. размножение лебедя-шипун мы наблюдали на безымянном островке к северу от острова Лисий в Выборгском заливе, а в 2023 г. одна пара загнездилась в бухте Дальней в окрестностях пос. Большой Бор. Кроме того, в 2023 г. был обнаружен выводок лебедя-шипун у восточного берега острова Гогланд в районе бухты Сууркюляхлаhti (iNaturalist). В настоящее время самые восточные места его гнездования зарегистрированы по левому берегу реки Оредеж на оз. Белое и Пристанское (Храбрый, 2023).

Новгородская область. В 2015 г. отмечена встреча выводка на пруду у дер. Болотово в Холмском районе на границе с Тверской областью (Архипов, Зуева, 2018). Опубликованных данных по встречам залетных птиц за этот период нет, однако на сайте iNaturalist.org за период имеются сведения о 24 встречах 46 птиц в период с 2015 по 2023 г. Из них только одну особь наблюдали в 2015 г., остальные встречи произошли в 2020–2023 гг. При этом 14 встреч 20 особей произошли в мае–августе.

Подавляющее большинство встреч птиц отмечено на оз. Ильмень и в окрестностях г. Великий Новгород, две встречи зарегистрированы в Холмском районе, по одной встрече – в Батецком, Старорусском, Валдайском и Мошенском районах. В двух случаях были встречены семьи с летными молодыми птицами: в октябре 2021 г. – выводок с одной молодой птицей у дер. Козынево на северо-западном берегу оз. Ильмень и 9 ноября 2023 г. – выводок с пятью молодыми птицами на оз. Валдай (iNaturalist). Эти факты однозначно не могут свидетельствовать о размножении птиц именно в местах встреч. Тем не менее можно предположить, что птицы гнездились на территории Северо-Западного региона.

Тверская область. Выводки лебедя-шипун были зарегистрированы в летнее время 4 июля 2020 г. на оз. Михайловское Бологовского района и 11 мая 2022 г. на оз. Удомля Удомельского района (iNaturalist). Других новых мест размножения вида в течение данного периода выявить не удалось, если не считать встречу выводка на границе Андреапольского района с Холмским районом Новгородской области в 2015 г. (Архипов, Зуева, 2018). Однако в течение всего периода исследователи отмечали залеты не размножающихся лебедей-шипун не только на западе области, но и в окрестностях Твери или в долине р. Волга (Кошелев и др., 2020, 2022). Отмечаются случаи зимовки лебедей в области (Зиновьев и др., 2015; Кошелев и др., 2021).

Архангельская область. В 2015 г. залетные лебеди-шипун держались в районе устья Северной Двины (Андреев, Спицын, 2015) и недалеко от поселка Коноша (Жукова, 2018). В 2017 г. лебедя-шипун встретили под Архангельском (Андреев, 2017). 14 июня 2020 г. одиночная особь держалась у дер. Лопшеньга на севере восточного берега Онежского полуострова, в 2021 г. лебедей-шипун дважды наблюдали у г. Котлас, в 2022 г., в мае–июне 2022 г. группы из 5, 3 и 11 птиц наблюдали в Северодвинске и в Унской губе на Онежском полуострове (iNaturalist).

Мурманская область. В середине лета 2020 г. залет пары лебедей-шипун был отмечен на акватории Кандалакшского заповедника (Бианки, Бойко, 2021).

Карелия. В июне 2018 г. группу из 12 лебедей-шипун наблюдали на водоеме на затопленных сельскохозяйственных угодьях в долине р. Шуя в Прионежье (Артемьев, 2020). Здесь же одиночная птица держалась 9 августа 2020 г. (iNaturalist), 7 июля 2023 г. нами на этом водоеме отмечены 4 птицы. 16 июля 2019 г. 4 лебедя-шипун держались на акватории Онежского оз. у г. Петрозаводск (iNaturalist). В ноябре 2019 г. двух лебедей-шипун наблюдали на оз. Кириярви в Суоярвском районе (Артемьев, 2020). Группу из пяти птиц наблюдали

19 июня 2021 г. у дер. Колежда на западном берегу Онежской губы Белого моря (iNaturalist).

ОБСУЖДЕНИЕ

Расселение лебедя-шипуна на территории Северо-запада России стало продолжением процесса экспансии вида в Балтийском регионе (Йыги др., 1976; Monval, Pirot, 1989; Wieloch, 1991). Сроки начала залетов лебедя-шипуна в Ленинградскую, Псковскую, Тверскую и Мурманскую области (Мальчевский, Пукинский, 1983; Зиновьев, 1985; Коханов, 1987; Фетисов. Ильинский, 1990) и сроки появления первых гнездящихся пар в регионе хорошо коррелируют с ходом экспансии вида в соседних регионах — Белоруссии (Вязович, 1990; Горбань, 1990), республиках Прибалтики (Йыги и др., 1976; Недзинскас, 1977, 1990; Липсберг, 1990; Ренно, 1990) и Финляндии (Tenovu, 1975, 1976; Valkama et al., 2011).

Обращает внимание своеобразный характер вселения лебедя шипуна на северо-западе России. Первые размножающиеся пары загнездились почти одновременно в нескольких сильно удаленных друг от друга районах на юге (Себежский район с 1986 г.), западе (Печорский район с 1984 г.) и востоке (Плюсский район с 1981 г.) Псковской области, на западе Ленинградской области (Нарвское водохранилище с 1984 г., Кургальский полуостров с 1985 г., г. Большой Сабск с 1987 г.) и в центре Новгородской области (окрестности г. Старая Русса с 1989 г.). Данные об этих точках гнездования первых пар позволили приблизительно очертить границы будущей зоны экспансии вида в регионе, и большая часть появившихся в последующие годы пар лебедей гнездилась уже внутри этой зоны.

До 2000 г. наиболее активный рост численности шел в двух районах: в Псковской области и на Финском заливе. В 2000–2013 гг. в Ленинградской области расширение гнездового ареала и рост численности приостановились, а местом, где происходил наиболее интенсивный рост популяции и появлялись многочисленные новые места гнездования, было побережье Чудского, Теплого и Псковского озер. На юге Псковской области произошло незначительное расширение ареала на восток до запада Тверской области (Торопецкий и Андреапольский районы).

В 2014–2022 гг. наиболее существенное увеличение числа мест гнездования и расширение гнездового ареала снова пришлось на Ленинградскую область. Лебеди-шипуну здесь заселили Лужский район и юг Гатчинского района, Невскую губу и Выборгский залив. Кроме того, появилось большое количество новых мест гнездования вида в пределах той части ареала, которая была занята

в предыдущие периоды: на островах Финского залива, на р. Нарве и Нарвском заливе, на озерах Сланцевского района. В других областях Северо-Запада в этот период расширения гнездового ареала не отмечено.

Особенности распространения лебедя-шипуна следующие.

Наличие ярко выраженных волн экспансии, когда почти одновременно птицы начинают гнездиться в нескольких удаленных друг от друга районах, затем идет быстрое занятие новых мест размножения в пределах ранее занятой территории. После чего на некоторое время численность популяции и ее пространственное распределение стабилизируются до следующей волны.

В периоды активного расширения ареала вида число размножающихся птиц на новых территориях увеличивается многократно, одновременно с ними идет взрывной рост скоплений холостых летующих и линяющих птиц (Коузов, 2016; Коузов, Лосева, 2016).

Все это может свидетельствовать о том, что рост новых популяций происходит преимущественно за счет постоянного притока иммигрантов из старых популяционных очагов, а не за счет внутреннего прироста.

Вместе с тем экспансия лебедя-шипуна на большей части территории балтийского региона и Северной Европы не является в чистом виде захватом новой для него территории по типу инвазии. Будучи видом, несомненно, южного происхождения, большая часть ареала которого находится в аридной зоне Евразии в полосе полупустынь, южных и типичных степей (Мензбир, 1895; Птушенко, 1952; Cramp, Simmons, 1977), лебедь-шипун освоил территорию Средней и Северной Европы сразу после окончания Вюрмского оледенения во время бореального и атлантического периодов (Desbrosse et al., 1972–1973; Palmer, 1976; Northcote, 1981). И, судя по всему, вид был широко распространен здесь до исторического времени, так как кости лебедей-шипунцов находят в пищевых кучах древних людей на территории Нидерландов с датировкой около 2000 лет назад (Brown, 1997), и в Южной Швеции — в ранний железный век (Berglund et al., 1963).

В эпохи потепления климата во время голоценового климатического оптимума и средневекового климатического оптимума западноевропейский и евразийский очаги распространения лебедя-шипуна, вероятно, представляли единую область. Распространение вида в Западной и Центральной Европе на север доходило до Шотландии (Bannerman et al., 1957; Ticehurst, 1957), Нидерландов (Esselink, Beekman, 1991), Дании (Andersen-Harild, 1994), Северной Германии (Körppen, 1990),

Южной Швеции (Berglund et al., 1963), Восточной Пруссии и южной Литвы (Tischler, 1941; Валюс, Мурашка, 1960). То есть современную экспансию лебедя-шипунa в балтийском регионе можно рассматривать как элемент долговременной циклической динамики ареала и численности вида под воздействием многовековых климатических циклов по аналогии с тем, как это рассматривается для популяций вида в аридной зоне (Кривенко и др., 1990; Кривенко, 1991).

При этом последний долговременный цикл спада и последовавшего за ним роста численности лебедя-шипунa происходил на фоне малого ледникового периода 16–19 вв. (Монин, Шишков, 1979; Фейган, 2022) и начавшегося после него во второй половине 19 века потепления климата (Кривенко, 1991). Дополнительное мощное влияние на динамику численности вида в этот период, вероятно, оказал антропогенный фактор, сначала в виде неумеренной охоты (Кривенко и др., 1990; Кривенко, 1991), которую в 20-м веке сменили активные меры по охране вида (Monval, Pirot, 1989; Кривенко и др., 1990; Кривоносов, 1990; Krivonosov, 1991). Расселению вида в густонаселенных регионах Северной Европы также способствовало наличие некоторого количества особей из полудоместицированных европейских группировок, отличающихся значительной терпимостью к человеку (Корпен, 1990).

Активному распространению лебедя-шипунa, несомненно, помогает его высокая экологическая пластичность, в том числе и пластичность в выборе гнездового биотопа (Cramp, Simmons, 1977). Как видно из изложенного материала, на Северо-Западе России лебеди-шипуны широко осваивают два сильно различающихся типа ландшафта: внутренние мелководные эвтрофные озера на западе и юге региона, а также морские острова и побережья Финского залива (Фетисов и др., 1998; Коузов, Кравчук, 2014; Коузов, 2016; Коузов, Лосева, 2016). При этом на морских островах птицы гнездятся преимущественно в полностью открытых моренных и сельговых местообитаниях вне маскирующей растительности и часто образуют плотные колонии из 10–30 гнезд (Коузов, 2005, 2009, 2016; Коузов, Лосева, 2016). Основным кормовым биотопом выводков являются открытые морские мелководья с глубинами до 5 м, также без полупогруженной растительности (там же). Здесь у лебедей-шипунa имеется такой неограниченный кормовой ресурс, как макроводоросли, росту которых в последние десятилетия способствуют эвтрофикация Балтийского моря и развитие теплой фазы климата (Kouзов et al., 2021, 2024).

Подобное открытое гнездование с частым образованием плотных колоний на морских моренных и сельговых островах впервые было отмечено в начале 1940-х гг. на Датском архипелаге (Bloch, 1970;

Jespersen, 1951). В последующие годы лебеди-шипуны освоили этот тип биотопов по шведскому побережью от Скании (Winge, 1959) до широты Стокгольма и горла Ботнического залива (Lundin, Hansson, 1956; Berglund et al., 1963), по Западному Эстонскому архипелагу и побережью Моозунда (Йыги, 1968; Renno, Paakspuu, 1987; Mägi et al., 1993), а также по всему побережью Финляндии (Tenovu, 1976; Valkama et al., 2011).

Сам факт размножения лебедя-шипунa на морских побережьях не нов. Для этого вида, в отличие от других гомарктических лебедей, характерна широкая норма реакции на соленость воды при выборе гнездового водоема (Кривенко, 1991). В аридной и семиаридной зонах лебеди-шипуны часто гнездятся на солоноватых и соленых озерах (Мензбир, 1895; Птушенко, 1952; Cramp, Simmons, 1977), а также в авандельтах крупных рек (Волга, Дунай) и на придельтовых участках побережья Каспийского моря (Мензбир, 1895; Птушенко, 1952; Кривоносов, 1963, 1987; Cramp, Simmons, 1977). Однако в этих местах лебедь-шипун гнезвился одиночными парами в тех же местообитаниях, что и на внутренних водоемах — на участках с хорошо развитым поясом полупогруженной растительности и плавнями (Мензбир, 1895; Птушенко, 1952; Кривоносов, 1963, 1987; Русанов, Кривоносов, 1990). При этом в годы максимального роста численности лебедя-шипунa в дельте р. Волга ряд авторов указывали на то, что часть птиц здесь также стала образовывать гнездовые колонии (Русанов, Кривоносов, 1990; Кривенко, 1991). Однако показатели плотности данных колоний согласно данным этих авторов не превышают 2 гнезд на 1 га (Кривенко, 1991), что многократно ниже плотности настоящих колоний на морских островах Балтийского моря, в частности, на Кургальском полуострове плотность гнезд в колониях лебедя-шипунa варьирует в пределах 33–62 гнезд на 1 га (наши данные). То есть вышеуказанные “колонии” в дельте р. Волга на самом деле колониями считаться не могут, а, скорее всего, являются неким уплотнением территориальных поселений вида в оптимальных условиях, что часто наблюдается и на Финском заливе вне мест настоящих колоний (Коузов, 2016). Вероятно, в настоящее время колониальность лебедя-шипунa в чистом виде проявляется только в условиях открытых моренных островов балтийского региона.

Поэтому начало гнездования и активное расселение скандинавских лебедей-шипунa в открытом моренном и сельговом морском ландшафте выглядят как эволюционно новые явления. Однако с еще большей степенью вероятности эта “новая черта биологии” является “хорошо забытой старой”, которая проявлялась ранее в древние эпохи экологического оптимума вида. По крайней мере, данные палеонтологической истории этого вида свидетельствуют о том,

что начиная с миоцена вид был связан с побережьями океана Паратетис, в отличие от более молодых палеарктических лебедей подрода *Olor*, формировавшихся преимущественно на озерах плейстоценовых тундростепей (Kouzov et al., 2024). Во всяком случае, в 40–50-х годах прошлого века освоение этого ландшафта лебедем-шипуну происходило на фоне роста популяции и занятости мест гнездования на озерах в Дании (Jespersen, 1951; Bloch, 1970; Andersen-Harild, 1981, 1994) и Южной Швеции (Winge, 1959; Berglund et al., 1963). Нельзя исключать и существенные преимущества такого типа гнездования у северной границы ареала из-за особенностей более мягкого микроклимата, более длительного безледного периода, лучших кормовых условий и защищенности гнезд от хищников (Теповуо, 1976). Этот вопрос требует дополнительных исследований и анализа, однако стоит отметить, что самые северные местообитания лебеда-шипуна в России и Финляндии находятся именно в приморском ландшафте (Valkama et al., 2011; Коузов, Кравчук, 2014; Коузов, 2016).

Хотелось бы отдельно обратить внимание на тот факт, что, несмотря на многократный рост численности и постоянное увеличение количества мест гнездования лебеда-шипуна на северо-западе России, за весь период с начала 1990-х гг. существенного продвижения ареала вида на большей части региона почти не происходило. Картина выглядит так, словно первые пары, вселившиеся в 1985–1990 гг., обозначили границы области оккупации, а все птицы, появившиеся позднее, лишь заполняли пространство внутри границ этой области. В течение более 30 лет гнездовая область лебеда-шипуна на северо-западе России продолжает охватывать преимущественно Псковскую и западные части Тверской и Ленинградской областей, в западных и южных частях Новгородской области гнездятся только единичные пары в отдельные годы.

Так, в течение 28 лет с 1995 г. до настоящего времени продвижение границы ареала на восток составило в северной части Финского залива — 55.5 км (от острова Малый Березовый до оз. Большое Градуевское), в южной части Финского залива — 93.2 км (от архипелага Сескар до пос. Лисий Нос), на юге Ленинградской области — 70.7 км. (от пос. Большой Сабск до оз. Стречно). На западе Новгородской области продвижение границы ареала на восток не отмечено — наоборот, к 2011 г. пара лебедей-шипун прекратила гнездиться в г. Старая Русса. И только на крайнем юге Псковской области и западе Тверской области отмечена иная ситуация. Здесь до 2020 г. продвижение границ ареала составило только 83.9 км от района г. Великие Луки до оз. Неврюжское под г. Андреаполь. Однако в 2020–2022 гг. выводки лебедей-шипун появились на оз. Михайловское (Бологовский район) и Удомля (Удомельский район) на севере

средней части Тверской области. Общее продвижение ареала на восток здесь формально составило 331 км. Но не вполне понятно происхождение этих птиц, поскольку гораздо ближе к озерам расположен очаг размножения лебеда-шипуна в Лотошинском районе Московской области (224 км) (Авилова, 2011), и лебеди могли расселяться оттуда.

Для сравнения, в течение 20 лет с начала 1950-х гг. до начала 1970-х гг. сплошной ареал лебеда-шипуна в Скандинавии расширился от полуострова Сконне на 974 км до района г. Вааса в Остроботнии (Hästbacka, Ulfvens, 1987) и на 888 км до района г. Хельсинки на Финском заливе (Hilden, 1987). За эти же годы восточная граница ареала вида в южной Прибалтике продвинулась на расстояние около 570 км от района Мазурских озер до восточной части Витебской области. Подобное многократное замедление темпов продвижения на фоне продолжения роста популяции на Северо-Западе России явно говорит о наличии здесь некоего экологического барьера, лимитирующего дальнейшее продвижение вида.

Наиболее вероятным представляется наличие именно климатических лимитов, поскольку к востоку от современной границы ареала лебеда-шипуна нет масштабных, значимых для лебедей изменений ландшафта или характера водных местообитаний (Исаченко и др., 1965; Водогребский, 1972; Грибова и др., 1980; Сенников, 2005). Кроме того, благодаря воздействию Атлантического океана и бассейна Балтийского моря, изолинии многих климатических факторов на Северо-Западе России имеют преимущественно не широтную, а меридиональную направленность (Мультиановский, 1920; Иванов, 1959; Гвоздецкий, 1960; Исаченко и др., 1965; Коузов и др., 2022а), которую во многом повторяет линия восточной границы современного ареала лебеда-шипуна в регионе. Это также косвенно свидетельствует в пользу последней гипотезы, которая нуждается в более детальной проверке.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Санкт-Петербургского государственного университета в рамках исследовательского проекта 123042000071-8 (GZ_MDF_2023-2, PURE ID93882802).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авилова К.В., 2011. Динамика распространения редких видов гусеобразных (Anseriformes) в центральных областях России // Казарка. Бюллетень рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии. Т. 14. С. 54–89.
- Андреев В.А., 2007. Редкие виды гусеобразных устьевой области Северной Двины // Русский орнитологический журнал. Т. 16. Вып. 361. С. 731–738.
- Андреев В.А., 2017. Новая встреча лебедя-шипунa *Cygnus olor* под Архангельском // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Вып. 1532. С. 5041–5044.
- Андреев В.А., Спицын В.М., 2015. Весенние орнитологические находки в Архангельске в 2015 году // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1149. С. 1925–1927.
- Артемьев А.В., 2020. Новые встречи редких птиц в Карелии // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1991. С. 5058–5061.
- Архипов В.Ю., Зуева Н.В., 2018. Редкие виды птиц в Рдейском заповеднике и окрестностях в 2015–2016 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 27. Вып. 1600. С. 1919–1928.
- Бардин А.В., 2015. Зимовка лебедей – шипунов *Cygnus olor* и кликунов *C. cygnus* – на Городищенском озере в Старом Изборске // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1096. С. 207–212.
- Бахвалова А.А., 2007. Гнездование лебедя-шипунa *Cygnus olor* в Большом Сабске на реке Луге // Русский орнитологический журнал. Т. 16. Вып. 375. С. 1186.
- Бианки В.Л., 1910. Наши сведения о птицах Новгородской губернии // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук. Т. 15. Вып. 1. С. 75–166.
- Бианки В.Л., 1915. Первое дополнение к статье “Наши сведения о птицах Новгородской губернии” // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук. Т. 20. Вып. 3. С. 49–52.
- Бианки В.Л., 1922. Распространение птиц в северо-западной части Европейской России // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук. Т. 23. Вып. 2. С. 97–128.
- Бианки В.В., Бойко Н.С., 2021. Anseriformes Гусеобразные (кроме обыкновенной гаги) // Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2020 год. Т. 3. С. 100–123.
- Бианки В.В., Коханов В.Д., Шкляревич Ф.Н., 1988. Лебеди, гуси и казарки в Кандалакшском заливе // Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс. С. 16–17.
- Борисов В.В., Урядова Л.П., Щерблыкина Л.С., 2014. Роль Псковско-Чудского озера в гнездовании и осенних миграциях лебедей // Вестник Псковского государственного университета. Серия: Естественные и физико-математические науки. Т. 4. С. 3–14.
- Бубырева В.А., Бузун В.А., Волкович Н.М., Коузов С.А., Шаповалова О.В., Шукин А.К., 1993. Отчет Кургальской экспедиции Санкт-Петербургского Общества Естествоиспытателей в полевой сезон 1992 г. // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Т. 2. Вып. 10. С. 111–117.
- Бузун В.А., 1997. Остров Сескар (восточная часть Финского залива) // Материалы первого семинара по программе “Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений в России” (15–17 сентября 1997 г., С.-Петербург). СПб.: Тускарора. С. 42–49.
- Бузун В.А., Храбрый В.М., 1990. О гнездовании лебедя-шипунa в Ленинградской области // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы Второго всесоюзного совещания по лебедям СССР. Одесса. 21–24 сентября 1988 г. Мелитополь. Т. 1. С. 83–84.
- Валюс М.И., 1959. Материалы по биологии лебедя-шипунa в Литве // Орнитология. Т. 2. С. 221–227.
- Валюс М.И., Мурашка И.К., 1960. Естественная реакклиматизация лебедя-шипунa в Литве и других районах Прибалтики // Тез. докл. 4-й Прибалт. орнитол. конф. Рига. С. 13–14.
- Васильева Н.А., 2002. Материалы по летней орнитофауне архипелага Сескар в восточной части Финского залива // Беркут. Т. 11. Вып. 1. С. 18–26.
- Виксне Я., 1968. Результаты учетов лебедя-шипунa и орлана-белохвоста в Латвии в 1964 г. // Сообщ. Прибалт комисс. по изуч. мигр. птиц. Тарту. С. 76–79.
- Водогрецкий В.Е., 1972. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Ч. 1. Л.: Гидрометеиздат. 527 с.
- Вязович Ю.А., 1990. Быстрое расселение лебедя-шипунa в Белоруссии // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы 2-го всесоюзного совещания по лебедям. Ч. 1. Одесса, 2–22 сентября 1988 г. Мелитополь. С. 68–71.
- Гвоздецкий Н.А., 1960. Физико-географическое районирование европейской части СССР и Кавказа // Известия Всесоюзного Географического Общества. Т. 92. Вып. 5. С. 381–391.
- Горбань И.М., 1990. Гнездование лебедя-шипунa на западе Украины // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы 2-го всесоюзного совещания по лебедям. Ч. 1. Одесса, 2–22 сентября 1988 г. Мелитополь. С. 38–40.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. (ред.), 1980. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. 429 с.
- Григорьев Э.В., 2021. Фенологические наблюдения над лебедем-шипуном *Cygnus olor* в Новоржевском районе Псковской области // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Вып. 2036. С. 755–760.

- Жукова Т.А., 2018. Обзор современных встреч лебедя-шипуна *Cygnus olor* в Архангельской области // Русский орнитологический журнал. Т. 27. № 1579. С. 1167–1170.
- Зайнагутдинова Э.М., Михайлов Ю.М., Каськова К.А., 2020. Гнездование лебедя-шипуна *Cygnus olor* на территории Санкт-Петербурга в 2020 году // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1969. С. 4066–4069.
- Зарудный Н.А., 1910. Птицы Псковской губернии // Зап. акад. наук по физ. мат. отд. Сер. 8. Т. 25. Вып. 2. С. 1–181.
- Зиновьев В.И., 1985. Пластинчатоклювые птицы лесной зоны: биология и хозяйственное значение: учебное пособие. Калинин: КГУ. 88 с.
- Зиновьев А.В., Кошелев Д.В., Виноградов А.А., 2015. Аннотированный список птиц Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. Т. 4. С. 48–108.
- Иванов Н.Н., 1959. Пояса континентальности земного шара // Изв. ВГО. Т. 91. Вып. 5. С. 410–423.
- Иовченко Н.П., Гагинская А.Р., Носков Г.А., Резвый С.П., 2002. Результаты орнитологического обследования островов Финского залива в 1994–1995 годах // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России. Труды Биологического НИИ. Т. 48. С. 100–120.
- Исаченко А.Г., Дашкевич З.В., Карнаухова Е.В., 1965. Физико-географическое районирование Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. 248 с.
- Йыги А., 1968. Современное распространение лебедя-шипуна в Эстонской ССР // Сообщ. прибалт. комис. по изуч. мигр. птиц. № 5. Тарту. С. 68–73.
- Йыги А., Липсберг Ю., Недзинскас В., 1976. Численность и сезонное размещение восточно-прибалтийской популяции лебедя-шипуна // Миграции птиц. Таллин. С. 175–184.
- Квартальнов П.В., Литвинова Е.М., Эрнандес-Бланко Х.А., Гречаная Н.В., 2003. Летняя фауна гусеобразных Тверского берега Белого моря // Казарка. Т. 9. С. 317–322.
- Коузов С.А., 2005. Адаптации к открытым морским мелководьям у лебедей-шипунов, гнездящихся на Кургальском полуострове (восточная часть Финского залива) // Материалы III Международного симпозиума “Гусеобразные Северной Евразии”. Санкт-Петербург. С. 160–162.
- Коузов С.А., 2009. Особенности биологии лебедя-шипуна и серого гуся на Кургальском полуострове // Казарка. Бюллетень рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии. Т. 12. Вып. 2. С. 85–113.
- Коузов С.А., 2015. Гнездование лебедя-шипуна *Cygnus olor* на острове Мощный в восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1196. С. 3513–3517.
- Коузов С.А., 2015а. О гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* на островах Малый Тютерс и Большой Тютерс в Финском заливе // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1199. С. 3613–3622.
- Коузов С.А., 2015б. О находке нового места размножения лебедя-шипуна *Cygnus olor* Gmelin на южном берегу Финского залива у поселка Черная Лахта // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1190. С. 3332–3338.
- Коузов С.А., 2016. Лебедь-шипун (*Cygnus olor* Gmelin 1789) в восточной части Финского залива: история расселения, распределение размножающихся птиц и биология размножения // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Вып. 2. С. 38–69.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2014. Биологии лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) в восточной части Финского залива // Вестник охотоведения. Т. 11. Вып. 2. С. 119–204.
- Коузов С.А., Лосева А.В., 2015. Находка гнезда лебедя-шипуна *Cygnus olor* на о. Малый Фискал в 2015 г. // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1197. С. 3551–3553.
- Коузов С.А., Лосева А.В., 2016. Современное распространение, новые места размножения и линьки лебедя-шипуна (*Cygnus olor* Gmelin) в Ленинградской области по данным 2005–2015 гг. // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Вып. 1. С. 116–136.
- Коузов С.А., Зайнагутдинова Э.М., Кравчук А.В., 2022. Балтийская популяция белошейной казарки (*Branta leucopsis* (Bechstein 1803)) в бореальной зоне Северо-Запада России // Зоологический журнал. Т. 101. № 12. С. 1394–1415.
- Коузов С.А., Храбрый В.М., Лукьянов С.В., Кравчук А.В., Смирнов Ю.Ю., Абакумов Е.В., 2022а. Гнездовая экспансия большой белой цапли (*Casmerodius albus*, Ciconiiformes, Ardeidae) на Северо-Западе России // Зоологический журнал. Т. 101. № 5. С. 655–678. [Kouzov S.A., Khrabry V.M., Lukyanov S.V., Kravchuk A.V., Smirnov Y.Y., Abakumov E.V., 2022. Breeding Expansion of the Great Egret (*Casmerodius albus*, Ciconiiformes, Ardeidae) in Northwestern Russia // Biology Bulletin. 49(9). P. 1681–1703. (in Russian)].
- Коханов В.Д., 1987. Обзор изменений, отмеченных в орнитофауне Мурманской области за последнее столетие // Проблемы изучения и охраны природы Прибалтики. Мурманск. С. 20–37.
- Кошелев Д.В., Черкасов В.А., Виноградов А.А., Зиновьев А.В., Шмитов А.Ю., 2020. Встречи редких птиц в Твери и Тверской области в 2019 году // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1878. С. 311–327.
- Кошелев Д.В., Зиновьев А.В., Виноградов А.А., Черкасов В.А., Бутузов А.А., Мостовая А.С., 2021.

- Аннотированный список птиц Тверской области с изменениями и дополнениями по состоянию на январь 2021 года // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Вып. 2031. С. 503–549.
- Кошелев Д.В., Черкасов В.А., Виноградов А.А., Зинovieв А.В., Рыбаков В.А., Иопек В.А., Мостовая А.С., 2022. Встречи редких птиц в Твери и Тверской области в 2021 году // Русский орнитологический журнал. Т. 31. Вып. 2162. С. 755–774.
- Красная книга Мурманской области, 2003. Отв. ред. Н.А. Константинова и др. Мурманск: Мурман. обл. кн. изд-во. 300 с.
- Красная книга Новгородской области. 2015. Отв. ред. Веткин Ю.Е., Гельтман Д.В., Литвинова Е.М., Коченная Г.Ю., Мищенко А.Л. СПб.: Дитон. 480 с.
- Кривенко В.Г., 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат. 271 с.
- Кривенко В.Г., Анзигитова Н.В., Кузнецов Е.А., 1990. Динамика численности лебедя-шипуна в СССР как следствие изменчивости климата // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы II всесоюзного совещания по лебедям СССР. Ч. 1. Одесса. 21–24 сент. 1988 г. Мелитополь. С. 11–13.
- Кривоносов Г.А., 1963. Современное состояние численности лебедя-шипуна в дельте Волги и меры по охране его гнездовий // Труды Астраханского гос. заповедника. Вып. 8. С. 235–243.
- Кривоносов Г.А., 1987. Лебедь-шипун в СССР // Экология и миграции лебедей в СССР (отв. ред. Сыроечковский Е.В.). М.: Наука. С. 5–10.
- Кривоносов Г.А., 1990. III Всесоюзный учет численности лебедя-шипуна // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы II всесоюзного совещания по лебедям. Ч. 1. Одесса. 21–24 сент. 1988 г. Мелитополь. С. 6–11.
- Леоке Д.Ю., 1999. Лебедь-шипун *Cygnus olor* – обычный гнездящийся вид Кургальского полуострова // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск 84. С. 9–12.
- Леоке Д.Ю., 1999а. Лебедь-шипун *Cygnus olor* в национальном парке “Себежский” (Псковская обл.) // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск 86. С. 12–14.
- Липсберг Ю., 1983. Лебедь-шипун *Cygnus olor* (Gm.) // Птицы Латвии: Территориальное размещение и численность. Рига. С. 33–34.
- Липсберг Ю.К., 1990. Размещение и динамика численности лебедя-шипуна и лебедя-кликуна на гнездовье в Латвии // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы второго всесоюзного совещания по лебедям СССР. Ч. 1. Одесса. 21–24 сентября 1988 г., Мелитополь. С. 54–56.
- Логинов С.Б., 2007. Новые материалы по редким видам птиц Тверской области // Вестник Тверского университета. Сер. биол. и экол. Вып. 5. № 21(49). С. 107–112.
- Максимов А.А., Ердаков Л.Н., 1985. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука. 235 с.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Изд. Ленинградского университета. 480 с.
- Меднис А., 1972. Определение сроков вылупления утят по плавучести яиц в воде // Тезисы докладов 8-й Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин. С. 64–66.
- Мензбир М.А., 1895. Птицы России. Т. 1. М.: Типо-литография Высочайше утвержденного Товарищества И.Н. Кушнерев и Ко. 958 с.
- Мильто К.Д., 2020. Первая находка гнезда лебедя-шипуна *Cygnus olor* на южном берегу Невской губы между Петергофом и Стрельной // Русский орнитологический журнал. Т. 29. Вып. 1936. С. 2728–2730.
- Монин А.С., Шишков Ю.А., 1979. История климата. Л.: Гидрометеиздат. 408 с.
- Мультиановский Б.П., 1920. Основные положения для деления Европ. России на районы по воздействиям полярного центра действия атмосферы // Известия Главной Физической Обсерватории. Вып. 3. С. 31–35.
- Недзинкас В.С., 1977. Рост численности лебедя-шипуна и расширение гнездовых стадий на территории Литвы // Экология птиц Литовской ССР. Вильнюс. С. 65–76.
- Недзинкас В.С., 1990. Современное размещение и динамика численности лебедя-шипуна в Литве // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы Второго всесоюзного совещания по лебедям СССР. Ч. 1. Одесса. 21–24 сентября 1988 г. Мелитополь. С. 57–64.
- Николаев В.И., 2014. Птицы национального парка “Валдайский” в меняющихся условиях природопользования // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий. Великие Луки. С. 120–124.
- Николаев В.И., Шмитов А.Ю., 2008. О новых находках редких видов птиц Тверской области // Вестник Тверского гос. университета. Серия “Биология и экология”. Вып. 7. № 7(67). С. 105–108.
- Николаев В.И., Шмитов А.Ю., 2009. О состоянии редких видов птиц Валдайской возвышенности // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Материалы IV совещания “Распространение и экология редких видов птиц Нечерноземного центра России” (Москва, 12–13 декабря 2009 г.). М. С. 106–107.
- Новиков Н., 1989. Лебединое озеро // Газета “Псковская правда”. 3 августа. Вып. 178 (19457). С. 4.
- Носков Г.А., Федоров В.А., Гагинская А.Р., Сагитов Р.А., Бузун В.А., 1993. Об орнитофауне островов

- центральной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. Т. 2. Вып. 2. С. 163–175.
- Прохоров А.В., 2018. Встречи редких птиц в Котласском районе Архангельской области в 2005–2017 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 27. Вып. 1573. С. 964–969.
- Птушенко Е.С., 1952. Отряд гусеобразные. Подсемейство гусиные. Птицы Советского Союза. Т. 4. М.: Советская наука. С. 247–344.
- Ренно О., 1990. Популяция лебедя-шипуна в Эстонии и её становление // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы II всесоюзного совещания по лебедям. Ч. 1. Одесса. 21–24 сентября 1988 г. Мелитополь. С. 66–67.
- Розенфельд С.Б., Шереметев И.С., 2016. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов // Журнал общей биологии. 77. 1. С. 16–37.
- Розенфельд С.Б., Волков С.В., Рогова Н.В., Киртаев Г.В., Соловьев М.Ю., 2021. Влияние изменений условий гнездования в Арктике на экспансию российской популяции белошейной казарки (*Branta leucopsis*) // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 510–523.
- Русанов Г.М., Кривоносов Г.А., 1990. Лебеди на Северном Каспии и в дельте Волги // Экология и охрана лебедей. Материалы всесоюзного совещания. Материалы II всесоюзного совещания по лебедям. Ч. 1. Одесса. 21–24 сентября 1988 г. Мелитополь. С. 103–112.
- Рыкова С.Ю., 2003. Орнитологические находки в Пинежском заповеднике (Архангельская область) // Орнитология. Т. 30. С. 38–43.
- Самусенко Э.Г., 1990. Новые данные о распространении лебедя-шипуна в Белоруссии // Материалы 2-го всесоюзного совещания по лебедям “Экология и охрана лебедей в СССР”. Ч. 1. Одесса, 2–22 сентября 1988 г. Мелитополь. С. 67–68.
- Сенников А.Н., 2005. Фитогеографическое районирование Северо-Запада европейской части России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) // Биogeография Карелии. Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 7. Петрозаводск. С. 206–243.
- Серебров Б.Е., Сереброва О.В., 2017. Квадрат 35VPC1, Псковская область (Отчёты по квадратам европейской части России) // Ежегодник Программы “Птицы Москвы и Подмосковья”. Вып. 9.
- Скучас П.П., 2010. Первая регистрация успешного гнездования лебедя-шипуна *Cygnus olor* на озере Пенино (юго-запад Ленинградской области) // Русский орнитологический журнал. Т. 19. Вып. 609. С. 1992–1993.
- Сур Т.Л., 2014. Квадрат 37VDD3, Псковская и Ленинградская области (Отчёты по квадратам европейской части России) // Ежегодник Программы “Птицы Москвы и Подмосковья”. Вып. 2.
- Татаринев К.А., 1990. Гнездование и зимовка лебедя-шипуна во Львовской области // Материалы 2-го всесоюзного совещания по лебедям “Экология и охрана лебедей в СССР”. Ч. 1, Одесса, 2–22 сентября 1988 г. Мелитополь. С. 47–49.
- Те Д.Е., Сиденко М.В., Галактионов А.С., Волков С.М., 2006. Птицы национального парка “Смоленское Поозерье”. Смоленск. 176 с.
- Те Д.Е., Галактионов А.С., Галактионова Т.А., 2016. Квадрат 36UVG1, Смоленская, Псковская и Тверская области (Отчёты по квадратам европейской части России) // Ежегодник Программы “Птицы Москвы и Подмосковья”. Вып. 7.
- Те Д.Е., 2018. Квадрат 35VPC3, Псковская область (Отчёты по квадратам европейской части России) // Ежегодник Программы “Птицы Москвы и Подмосковья”. Вып. 11.
- Те Д.Е., 2018а. Квадрат 36VUN1, Псковская область (Отчёты по квадратам европейской части России) // Ежегодник Программы “Птицы Москвы и Подмосковья”. Вып. 11.
- Те Д.Е., 2018б. Квадрат 35VPC4, Псковская область (Отчёты по квадратам европейской части России) // Ежегодник Программы “Птицы Москвы и Подмосковья”. Вып. 11.
- Те Д.Е., 2018в. Квадрат 36VUN2, Псковская область (Отчёты по квадратам европейской части России) // Ежегодник Программы “Птицы Москвы и Подмосковья”. Вып. 11.
- Урядова Л.П., 1974. Птицы. Природа Псковской области. Псков. С. 144–154.
- Фейган Б., 2022. Малый ледниковый период. Как климат изменил историю, 1300–1850. М.: Бомбора. 352 с.
- Фетисов С.А., 2008. Мониторинг вселения новых видов птиц на водоемы национального парка “Себежский” (Псковское Поозерье) // Биологическое разнообразие Белорусского Поозерья: современное состояние, проблемы использования и охраны. Витебск. С. 238–240.
- Фетисов С.А., Ильинский И.В., 1990. Лебедь-шипун — новый гнездящийся вид Псковской области // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы 2-го всесоюзного совещания по лебедям. Ч. 1. Одесса, 2–22 сентября 1988 г. Мелитополь. С. 123–126.
- Фетисов С.А., Сагитов Р.А., Иванов С.Ю., Леонтьева А.В., 1998. Лебедь-шипун *Cygnus olor* в Псковской области: процесс расселения и современное состояние // Русский орнитологический журнал. Т. 7. Вып. 32. С. 9–19.
- Фёдоров В.А., 2018. О гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* в пределах Санкт-Петербурга // Русский

- орнитологический журнал. Т. 27. Вып. 1570. С. 840–846.
- Формозов А.Н., 1959. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Издательство Академии наук СССР. С. 172–196.
- Храбрый В.М., 2016. О гнездовании лебедя-шипунa *Cygnus olor* на материковых озерах юго-запада Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Вып. 1236. С. 123–125.
- Храбрый В.М., 2023. Новые гнездящиеся виды в авифауне Ленинградской области (краткий обзор) // Русский орнитологический журнал. Т. 32. Вып. 2364. С. 5105–5118.
- Ширяева М.О., Коузов С.А. 2019. Первый случай гнездования лебедя-шипунa *Cygnus olor* в Выборгском заливе на острове Стоглаз // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Вып. 1815. С. 4043–4047.
- Шнитников А.В., 1969. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л.: Наука. 245 с.
- Яблоков М.С., 2005. Гнездование лебедя-шипунa *Cygnus olor* на Андрoшинском озере на востоке Псковской области // Русский орнитологический журнал. Т. 14. Вып. 276. С. 33–35.
- Яковлева М.С., 2014. Редкие водоплавающие птицы в верховьях реки Великой (Псковская область) по наблюдениям в июле 2013 года // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Вып. 997. С. 1408–1410.
- Andersen-Harild P., 1981. Population dynamics of *Cygnus olor* in Denmark // Proc. 2nd International Swan Symposium, Sapporo, Japan, 1980. Matthews G.V.T. and Smart M. (Eds). Slimbridge, England: International wildfowl Research Bureau. P. 176–191.
- Andersen-Harild P., 1994. Svanner. Arhus: Naturhistorisk Museum. 31 p.
- Bannerman D.A., Lodge G.E. et al., 1953. The Birds of the British Isles. V. VI. Edinburgh: Oliver and Boyd. 326 p.
- Bauer K., Glutz U.-N., 1968. Handbuch der Vogel Mittel Europas. Hrsg. Von G. Neuthammer. Bd. 2. Anseriformes. Frankfurt un Main: Akad. Verl.-Ges. P. 355.
- Berglund B.E., Curry-Lindahl K., Luther H., Olsson V., Rodhe W., Sellerberg G., 1963. Ecological studies on the Mute Swan (*Cygnus olor*) in south-eastern Sweden // Acta Vertebratica. V. 2. P. 167–288.
- Bloch D., 1970. Knopsvanen (*Cygnus olor*) som kolonifugl Danmark // Dansk. Orn. Foren. Tidsskr. V. 64. P. 152–162.
- Brown L.M., 1997. Measurement of the demographic parameters of the Mute Swan *Cygnus olor* population in the Lothians // A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements of Napier University for the degree of Doctor of Philosophy. Napier. 265 p.
- Brückner E., 1890. Klimaschwankungen seit 1700: nebst Bemerkungen über die Klimaschwankungen der Diluvialzeit. Wien-Olmütz: E.D. Hölzel. 343 p.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds), 1977. The Birds of the Western Palearctic. V. 1. Ostrich to Ducks. Oxford—London—New-York: Oxford University Press. 722 p.
- Desbrosse R., Mourer-Chauviré P., Mourer-Chauviré C., 1972–1973. Les oiseaux magdaléniens de Pierre-Châtel (Ain) // Quartär. 23/24. P. 149–164.
- Esselink H., Beekman J.H., 1991. Between year variation and causes of mortality in the non-breeding population of the Mute Swan *Cygnus olor* in the Netherlands, with special reference to hunting // Proc. Third IWRB International Swan Symposium. Sears J., and Bacon P.J. (Eds). Oxford 1989, Wildfowl – Special Issue № 1. P. 110–119.
- Hästbacka H., Ulfvens J., 1987. The Mute Swan *Cygnus olor* in Ostrobothnia in 1970–1986 // Ornis Fennica. V. 64. P. 27–30.
- Hilden O., 1987. Recent changes in sea-bird populations of Finland // Водно-болотные угодья и водоплавающие птицы. Таллин. Валгус. С. 74–84.
- Holmqvist C., 1935. Knölsvanen, *Cygnus olor* (Gm.), häckande som förvildad på Åland // Ornis Fennica. V. 12 (4). P. 104–107.
- Jespersen P., 1951. Knopsvanen som ynglefugl I Danmark // Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. V. 45. P. 174–191.
- iNaturalist. Доступно на <https://www.inaturalist.org>. Доступ 18.3.2024.
- Köppen U., 1990. Population development of the Mute Swan (*Cygnus olor*) in some parts of Central Europe // Ecology, migration and protection of Baltic Birds. Viksne J. & Vilks I. (eds). Baltic Birds 5.1. Riga: “Zindme” Publishers. P. 216–225.
- Kouзов S.A., Gubelit Y.I., Kravchuk A.V., Koptseva E.M., Zaynagutdinova E.M., Nikitina V.N., 2021. Seasonal changes in the diet of Mute Swans *Cygnus olor* in the recently colonised eastern Gulf of Finland // Wildfowl. V. 71. P. 83–107.
- Kouзов S.A., Kravchuk A.V., Koptseva E.M., Gubelit Yu.I., Zaynagutdinova E.M., Abakumov E.V., 2024. Ecological and phylogenetic aspects of the spring diet of three palaeartic species of swans // BMC Ecology and Evolution 24:17 <https://doi.org/10.1186/s12862-024-02204-7>
- Krivososov G.A., 1991. The status and distribution of the Mute Swan *Cygnus olor* in the USSR: a review of recent censuses // Wildfowl. Special Issue № 1. P. 33–38.
- Lundin A., Hansson G., 1956. En inventering av knölsvanen (*Cygnus olor*) i Uppland sommaren 1955 // Var Fagelvarld. V. 15 (1). P. 44–48.
- Mägi E., 2007. Saarte haudelinnustik 2004–2006: suuremad muutused linnustikus läbi poole sajandi. Loodusevaatlusi 2006. P. 3–21.

- Mägi E., Paakspuu T., Kastepold T., 1993. On nesting of Mute Swan (*Cygnus olor*) on Moonzund islands at Matsalu Nature reserve in 1977–1992 // Loodusevaatlusi 1992. V. 1. Tallinn. P. 38–40.
- Monval J.-Y., Pirot J.-Y., 1989. Results of the IWRB International Waterfowl Census 1967–1986 // IWRB Special Publication V. 8. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, Slimbridge. P. 17–22.
- Naumann J., 1905. Naturgeschichte der vogel Mitteleuropas. IX. Gera. 307 p.
- Northcote E.M., 1981. "Size difference between limb bones of recent and subfossil Mute Swans (*Cygnus olor*)" // J. Archaeol. Sci. 8 (1). P. 89–98.
- Nummi P., Saari L., 2003. Density-dependent decline of breeding success in an introduced, increasing Mute Swan *Cygnus olor* population // Journal of Avian Biology. V. 34. P. 105–111.
- Palmer R.S. (ed.), 1976. Handbook of North American Birds. 2. New Haven: Yale University Press. 556 p.
- Renno O., Paakspuu V., 1987. The Mute Swan *Cygnus olor* in Estonia // Ornith. Fennica. V. 64. P. 23.
- Tenovuo R., 1975. Kihmyjoutsen Lounais – Suomen asukkaana. (Summary: The Mute Swan (*Cygnus olor*) population in southwestern Finland.) // Suomen Riista. V. 26. P. 5–13.
- Tenovuo R., 1976. The Mute Swan *Cygnus olor* in Finland // Ornith. Fennica. V. 53. P. 147–149.
- Ticehurst N.F., 1957. The Mute Swan in England. London: Clever Hume. 133 p.
- Tischler F., 1941. Die Vogel Ostpreussens und seiner Nachbargebiete. Königsberg; Berlin, 1/2. 720 p.
- Ulfvén J., Hästbacka H., 1991. Fortsatt framgång för knölsvanen i Kvarken. Summary: The success of the Mute Swan *Cygnus olor* in the Finnish Quark continues // Lintumies. V. 26. P. 138–139.
- Valkama J., Vepsäläinen V., Lehtikainen A., 2011. Suomen III Lintuatlas. – Luonnontieteellinen keskuksen ja ympäristöministeriön. <http://atlas3.lintuatlas.fi> (viitattu [päivämäärä]) ISBN 978-952-10-6918-5
- Wieloch M., 1991. Population trends of the Mute Swan *Cygnus olor* in the Palearctic // Wildfowl Special Issue № 1. P. 22–32.
- Winge A., 1959. Knölsvanen (*Cygnus olor*) i. Skåne är 1957 // Vår Fågelvärld. V. 18. P. 1–11.

DISPERSAL HISTORY AND CURRENT BREEDING RANGE OF THE MUTE SWAN (*CYGNUS OLOR*, ANATIDAE, AVES) IN NORTHWESTERN RUSSIA

C. A. Kouzov^{1*}, V. M. Khrabry², A. V. Kravchuk¹, Y. Y. Smirnov⁴,
C. V. Lukyanov³, E. V. Abakumov¹, N. I. Kouzova¹, E. A. Novikova¹

¹ Department of Applied Ecology, Faculty of Biology, St. Petersburg State University, 7/9 Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034 Russia

² Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, 1 Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034 Russia

³ Russian State Hydrometeorological University, 79 Voronezhskaya str., St. Petersburg, 195196 Russia

⁴ All-Russian Research Institute of the Geology and Mineral Resources of the World Ocean, 1 Angliyskiy av., St. Petersburg, 190121 Russia

*e-mail: s.kouzov@spbu.ru

Throughout the 20th century and the first decades of the current century, the Mute Swan, *Cygnus olor*, has been growing in numbers and expanding its range both northward and northeastward. The history of the species' settlement to the Northwest of Russia and the main stages of its expansion, as well as the peculiarities of its spatial distribution in the region are discussed. The Mute Swan started breeding in northwestern Russia in the mid-1980s. The species settled in two landscapes: on shallow eutrophic lakes and on sea moraine and selga islands. To date, the species' range covers the eastern part of the Gulf of Finland, the west and southwest of the Leningrad Region, the whole Pskov Region, and the westernmost parts of the Novgorod and Tver regions. It is noteworthy noting that at the initial stages of expansion the first breeding pairs appeared throughout most of the above-mentioned territories at once. Subsequently, new nests were recorded mainly within the "occupied zone" delineated by the first newcomers. During more than 30 years of expansion, the range of the species moved eastwards by no more than 88–94 km at different localities, while during the previous 20 years (1960–1980) the Mute Swan's range in Scandinavia moved up to 998 km. Decreasing rates of range expansion amid a continued development of a warm phase of the climate suggest the presence of some kind of climatic barriers for the species in the region.

Keywords: Baltic Sea, range dynamics, spatial distribution, climatic impact

УДК 591.524.23+598.279

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ГНЕЗДОВЫХ ПОСЕЛЕНИЙ БЕЛОЙ СОВЫ (*BUBO SCANDIACUS*, STRIGIFORMES, STRIGIDAE) В ТУНДРАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

© 2024 г. С. П. Харитонов*

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

*e-mail: serpkh@gmail.com

Поступила в редакцию 02.12.2023 г.

После доработки 01.06.2024 г.

Принята к публикации 01.06.2024 г.

Проанализирован материал по гнездовым поселениям и встречам белых сов за 1996–2007, 2012 и 2014–2020 гг. в окрестностях бухты Медуза (73°21' с.ш., 80°32' в.д.), северо-запад полуострова Таймыр. Гнездование белых сов отмечено в 1996, 1999, 2002, 2004, 2005, 2007, 2014, 2016 и 2019 гг. Пространственное распределение гнезд белых сов, найденных за эти 9 лет гнездования, оказалось групповым (конгрегационным). Это означает, что белые совы в пространственной структуре своих популяций имеют значительное количество постоянных мест гнездования — территориальных ячеек. Однако сами эти территориальные ячейки в пространстве тундры располагаются равномерно. Причина стремления птиц к одним и тем же участкам тундры, на вид ничем не отличающихся от других мест, не ясна. Попытка привлечь теорию сигнального поля для объяснения этого явления успехом не увенчалась: совы очень слабо использовали созданные предыдущими поколениями гнездовые места, явно предпочитая внутри этих территориальных ячеек каждый раз новые места расположения гнезд. При условном разбиении пространства на территориальные ячейки и выборе определенных мест для отправления жизненных функций совы ориентируются на еще неизвестные нам существенные факторы среды, нежели на видимые человеком экологические факторы или следы предыдущей активности представителей своего вида. Суммарное распределение встреч негнездящихся белых сов также носило групповой характер. Распределение этих групп встреч по равнинной тундре (в сильно пересеченной местности негнездящиеся особи встречались очень редко) становилось случайным. В разные сезоны, вне зависимости от гнездования, белые совы могут вести себя совершенно противоположным образом: то стремятся находиться ближе к особям своего вида, то, наоборот, — дальше; могут начать гнездиться при малой численности леммингов или, наоборот, — не гнездиться при видимой достаточности этой пищевого ресурса.

Ключевые слова: белая сова, тундра, распределение, баллы численности леммингов

DOI: 10.31857/S0044513424050081, **EDN:** URHUCB

Многочисленные исследования, проведенные в разных районах тундры, от центрального Таймыра до Чукотки, показали, что численность леммингов в значительной мере влияет на характер пребывания белых сов (Стишов, 2004; Чернявский, Ткачев, 1982; Therrien et al., 2014; Ebbinge et al., 2021; Hutchison et al., 2020). Хотя литература по колебаниям численности белых сов многочисленна, детали их пространственного распределения в тундре изучены довольно слабо. Задачами данного исследования являются выяснение характера пребывания белых сов на обширном участке арктических тундр и описание пространственно-экологической структуры популяции (термин по: Шилов, 1977) этого вида с учетом уровня численности леммингов

в конкретные сезоны. Данный вопрос рассмотрен здесь более подробно и на более обширном материале, чем в предыдущем сообщении (Харитонов и др., 2005). Кроме того, это сообщение представляет собой дальнейшее описание пространственной структуры популяций крупных птиц тундры. Результаты первых наших исследований по данной тематике рассмотрены в статье, посвященной длиннохвостым и средним поморникам (Харитонов, 2022).

Гнездо белых сов представляет собой либо ямку в почве до 10 см глубиной, либо яйца могут располагаться просто на плоском камне безо всякого углубления. Яйца откладываются прямо на почву

или камень практически без подстилки: несколько совиных перьев, находящихся вокруг кладки из-за своей малочисленности никакой подстилкой, смягчающей положение яиц или утепляющей кладку, считаться не могут. Биология гнездования белых сов в разных районах тундры хорошо изучена (сведено, например, в Википедии, ru.wikipedia.org). Сам факт гнездования белых сов, а также высокая плотность гнездования этих птиц — хорошие индикаторы высокой численности леммингов (Харитонов и др., 2008).

По мере накопления материала по белым совам выявилась следующая закономерность: гнезда этих птиц в разные годы обнаруживались примерно в одних и тех же местах, даже если при этом были пропуски целого ряда сезонов гнездования. С точки зрения исследователя, эти места ничем не отличались от многих других в округе, тем не менее совы почему-то помещали гнезда именно здесь, игнорируя остальные возможности. Можно попытаться объяснить стремление белых сов к одним и тем же местам гнездования ориентацией именно на следы прошлого гнездования, как это постулировано в теории сигнального поля в ее текущей интерпретации (Наумов, 1977). Поскольку в нашем распоряжении имеется многолетний материал по одной и той же местности, есть возможность рассмотреть повторяемость использования одних и тех же гнездовых мест у белых сов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2000–2007, 2012, 2014, 2016, 2018–2020 гг. в рамках многолетнего мониторинга динамики численности крупных птиц арктических тундр и песцов в окрестностях бухты Медуза (73°21' с.ш., 80°32' в.д.) Диксонского р-на Таймырского Долгано-Ненецкого муниципального района (Харитонов, 2015). Кроме того, использовались опубликованные данные исследований в этом районе в сезоны 1996–1999 и 2015–2017 гг. (Головнюк и др., 2018; Tulp et al., 1997; Khomenko et al., 1999; Willems et al., 2002), а также сведения о местоположении гнезд, найденных участниками совместных экспедиций в данном районе Таймыра в 2000–2007 и 2016 гг. Наблюдения проводили с начала июня до конца июля каждого сезона.

Координаты найденных гнезд определяли при помощи GPS-навигаторов: Garmin-12 и Garmin-72. Кроме реальных “живых гнезд” картировали также точки тундры, где удавалось определить места расположения гнезд сов в прошлом, поскольку такие места обычно зарастают травой не сразу и в течение нескольких лет могут быть распознаваемы. Точность измерения координат в данном районе достигала 1.85 м по широте и 1.08 м по долготе

(Харитонов и др., 2011). Плотность гнездования сов или плотность встреч негнездящихся особей вычисляли, используя расстояния между ближайшими соседями, подробно способ изложен в статье Харитонova (2007).

Численность леммингов оценивали в баллах от 1 до 5, при этом применяли еще и промежуточные, половинные баллы (методика оценки численности леммингов подробно описана в статьях Харитонova с соавторами (2005, 2008)). Хотя балльная оценка численности леммингов смотрится довольно субъективной, ничего лучшего на данный момент не придумано. Показано, что правильно оценить численность леммингов по какому-либо одному показателю крайне сложно, надо стараться пользоваться несколькими показателями, что на практике бывает не всегда возможно. Очень неплохую оценку можно получить, учитывая число леммингов, встреченных в тундре одним человеком в течение дня (Головнюк и др., 2015). Например, в 2014 г. 17 июня за 5 часов маршрута по тундре нами встречено 53 особи сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*), это более 10 зверьков в час. При этом возле одного из гнезд белой совы лежало 40 добытых леммингов. Такие показатели для данного района Таймыра откровенно экстремальны, они указывают на то, что леммингов в 2014 г. было очень много. А в 2016 г. максимальное число леммингов, встреченных в тундре всеми четырьмя членами экспедиции, — 7 особей за день. В годы депрессии численности можно было изредка встретить лишь одного лемминга в тундре или вовсе ни одного. В оценке численности леммингов всегда есть элемент интерпретации, поскольку ни один из методов не дает полного представления. На основании ряда показателей выводили результирующую оценку — балл численности леммингов. Численность леммингов считалась высокой в годы, когда балл был не менее 3. В основном именно в эти сезоны гнездились белые совы. Особый случай гнездования сов при малой численности леммингов в 2016 г., видимо, вызван экспериментально выставленными нами макетами белых сов (Харитонов, 2019a).

Поиск человеком гнезд белых сов трудностей не представляет. Эти птицы хорошо заметны в тундре с большого расстояния. Хотя совы при приближении человека на 200–500 м слетают с гнезда, обычно эта защитная мера бывает запоздалой, поскольку место гнездования хорошо заметно до слета самки с гнезда. Признаком наличия гнезда служит также поведение самца, который при появлении человека в нескольких сотнях метрах от гнезда садится недалеко от человека, пристально на него смотрит и издает характерные звуки, напоминающие “вяканье”.

При находке каждого гнезда записывалось его содержимое: количество яиц и птенцов, если удавалось, то и даты начала вылупления птенцов. Поскольку значительную часть гнезд сов, особенно недалеко от стационара, посещал неоднократно, то дату вылупления птенцов удавалось определить довольно точно, нередко до дня, поскольку птенец может вылупляться в течение долгого времени, примерно до трех дней от появления первых «звездочек» на тупом конце яйца до полного выхода из яйца. Если же во встреченном впервые гнезде были птенцы, дату вылупления определяли примерно, исходя из возраста самых старших птенцов в гнезде. Понять возраст птенцов довольно просто — известно время, когда птенец еще покрыт белым пухом, спустя несколько дней появляются маховые, затем птенец сереет, в возрасте примерно 6 недель может покинуть гнездо. Для целей данной статьи не требовалось знать точную дату вылупления, важно было лишь понять, в каких гнездах птенцы появились раньше других, в каких — позже. Поэтому точной таблицы возрастов мы не приводим, найти ее можно в доступной через Research Gate 6 главе книги Potapov, Sale, 2012.

Кроме гнезд, в большинстве сезонов мы при помощи GPS-навигатора фиксировали встречи этих птиц. В годы, когда совы гнездились, фиксировали встречи птиц, не связанных с гнездами. В годы, когда гнездования не было, и все совы являлись бродячими в данной местности, фиксировали встречи всех сов. Небольшое исключение составил 2018 г., когда 4 совы (два самца, одна самка и особь неизвестного пола) положительно отреагировали на выставленные нами макеты совы — птицы были привлечены этими макетами (Харитонов, 2019а). В этот сезон встречи сов около макетов не учитывали в нашем текущем анализе.

Все гнезда или места встреч в дальнейшем носились на оцифрованные карты района исследований в программе MapInfo различных версий. Математические характеристики пространственного распределения (плотность гнездования и тип распределения гнезд и встреч гнездящихся птиц) получены при помощи компьютерной программы «Карта колонии» («Colonmap») (Харитонов, 1999). Методика подробно описана нами ранее (Харитонов, 2007). Для статистического анализа использовали корреляционный и факторный анализы через программы STANISTICA-10 и PAST-3. Площадь основной обследованной территории вокруг Станции им. Виллема Баренца, где базировалась экспедиция, составляла до 130 км², хотя в первые годы работы экспедиции (1996 и 1999) обследованная площадь была гораздо меньше (Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000).

Всего за годы работы в пределах обследуемой площади нами закартировано 86 гнезд белых сов, включая старые. Что касается встреч сов, которые не были связаны с гнездами, то за период работы закартировано 64 такие встречи.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение гнезд белых сов в течение сезона и между сезонами. Гнездование белых сов отмечено в 1996, 1999, 2002, 2004, 2005, 2007, 2014, 2016 и 2019 гг. Расстояние между гнездами белых сов измеряется сотнями метров и километрами (табл. 1). Коэффициент Кларка—Эванса R (Clark, Evans, 1954), характеризующий тип пространственного распределения объектов, для сов в пределах отдельного года гнездования всегда больше единицы (табл. 1), что свидетельствует о тенденции сов образовывать равномерное пространственное распределение гнезд. Однако количество найденных гнезд в некоторые годы было невелико, поэтому этот коэффициент часто был недостоверен. Эта недостоверность, скорее всего, была следствием малой выборки. Тем не менее в случае, если значение коэффициента R недостоверно, статистика требует рассматривать такие распределения как случайные. Но в некоторые годы с обильным гнездованием белых сов порог достоверности был преодолен (табл. 1), что позволяло уже уверенно говорить о равномерном распределении. Равномерное распределение означает экологическое насыщение территории данным видом (Харитонов, 2007).

Если нанести на карту все рассматриваемые нами 86 гнезд белых сов во все сезоны наблюдений (рис. 1), то распределение точек гнездования окажется достоверно групповым ($R = 0.83$, $P = 0.0038$). Это означает, что белые совы имеют тенденцию из года в год гнездиться примерно в одних и тех же местах. Используя приемы, подобные тем, которые были применены при рассмотрении структуры поселения длиннохвостых и средних поморников (Харитонов, 2022), и задавая различные ключевые расстояния, можно выделить группы точек гнездования. Логично использовать в качестве такого ключевого расстояния среднее расстояние до ближайшего соседа для всей выборки гнезд за рассматриваемый период лет. Для белой совы в исследуемой области оно было равно 675.24 м. Учитывая, что это значение близко к 680 м — ключевому расстоянию, которое мы уже использовали при рассмотрении совместного гнездования белых сов и черных казарок (Харитонов и др., 2008), — решено было выбрать именно последнее в качестве ключевого. Если между соседними точками гнездования расстояние не превышает эту величину, то данные точки гнездования рассматриваются как принадлежащие к одной группе. Получилась 51 группа, от 1 до 6 гнезд в каждой, в среднем, 1.69 точек в группе. Распределение таких групп

Таблица 1. Распределение гнездящихся белых сов в основной обследованной области 1996–2019 гг.

Год	Число гнезд	Среднее расстояние до ближайшего соседа±стандартная ошибка, м	Число гнезд на 100 км ²	Минимальное расстояние до ближайшего соседа, м	Среднее число яиц в кладке	Коэффициент Кларка–Эванса (<i>R</i>)	<i>P</i> (достоверность коэффициента Кларка–Эванса)	Балл численности леммингов
1996*	4	2714±658	5.1	1596	6.50	1.22	0.4606	5.0
1999*	8	1467±118	22.7**	1121	7.75	1.40	0.0685	4.0
2002	9	2853±597	4.1	971	5.25	1.15	0.4012	3.0
2004	7	3631±1203	2.3	1989	3.67	1.11	0.6005	3.5
2005	22	1977±229	8.6	558	6.91	1.17	0.1724	5.0
2007	7	4047±707	2.3	2036	4.86	1.24	0.2765	3.5
2014	10	2490±270	5.3	1291	6.11	1.14	0.4084	5.0
2016	3	10420±2549	0.5	7870	4.00	1.45	0.2716	2.5
2019	6	2675±109	4.4	2339	6.33	1.12	0.5743	3.0

Примечания. *За 1996 и 1999 гг. данные получены из статей Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000.

** В 1999 г. учет сов проведен только возле станции, поэтому плотность получилась завышенной по сравнению с показателями других сезонов.

становится равномерным ($R = 1.303$, $P = 0.0001$), хотя достоверно равномерное распределение центров этих ассоциаций гнездований в разные годы начинает проявляться уже с ключевого расстояния 317 м, средний размер группы при этом 1.41 гнезда (рис. 2). При увеличении ключевого расстояния для выделения групп число групп становится меньше, но равномерное

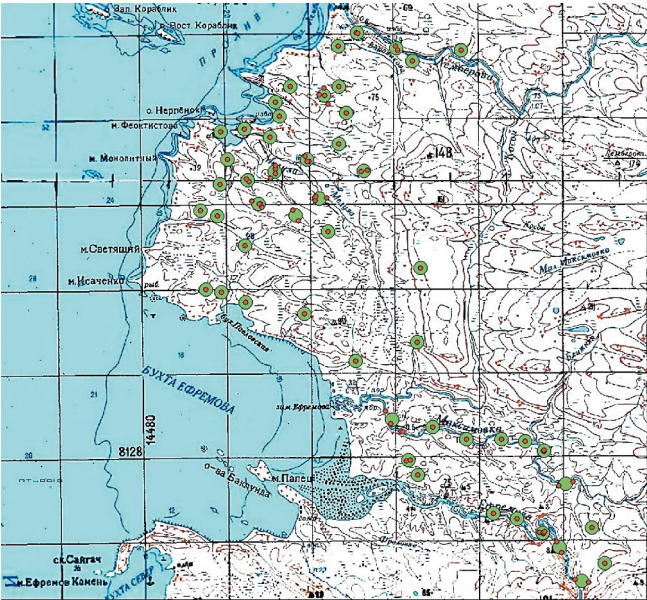


Рис. 1. Карта-схема размещения точек гнездования и центров территориальных ячеек белых сов. Красные точки – точки гнездования белых сов, зеленые кружки – центры территориальных ячеек белых сов. Размер квадрата 4 × 4 км.

распределение между центрами большинства групп остается (рис. 2). Среднее минимальное расстояние между центрами групп при ключевом расстоянии 680 м составило 1373.65 ± 77.14 м. Это расстояние оказалось близко к удвоенному ключевому расстоянию, которое использовано для выделения групп гнезд ($680 \text{ м} \times 2 = 1360 \text{ м}$), то есть среднему минимальному расстоянию в самом плотном поселении сов, зафиксированном в ближайших окрестностях станции им. Виллема Баренца в 1999 г. (Харитонов и др., 2008).

У белых сов, в отличие от поморников, возможно гнездование двух пар в одной территориальной ячейке одновременно. Такое гнездование наблюдалось только в годы, когда балл численности леммингов был 5 (“очень много”) и только в сильно пересеченной местности на берегах рек Максимовка и Ефремова. Вероятно, для птиц, гнезда которых расположены на местности с таким рельефом, обзор соседних гнездящихся пар был в значительной степени ограничен или полностью исключен. Это наблюдалось в одной и той же территориальной ячейке на р. Максимовка в 2005 и 2014 гг. Расстояния между гнездами в этих случаях были 1228 и 1291 м соответственно, т.е. гнезда располагались на противоположных краях этой ячейки (размер ячейки при использованном ключевом расстоянии 680 м, также равен $680 \text{ м} \times 2 = 1360 \text{ м}$). На р. Ефремова в 2005 г., где местность с крутыми берегами настолько пересеченная, что ее можно считать горной, два гнезда находились на расстоянии 558 м друг от друга – это было минимальное расстояние между гнездами сов за все годы наблюдений (табл. 1).

“Равномерность” распределения гнезд достигает пика в $R = 2.0017$, $P = 0.08$ при ключевом расстоянии в 3064.45 м, средний размер группы при этом равен 28.67 гнезд. Таких групп получается только три, и если пренебречь одиночным гнездом, при расчетах попавшим в отдельную группу, то в исследованной местности обнаруживается две большие “зоны гнездования” сов в 51 и 34 гнезда: первая — окрестности Станции до 8 км на север и 10 км на юг от нее, включая долину и берега р. Лемберова; вторая — совокупно долины и берега рек Максимовка и Ефремова (рис. 1). При этом то самое одно гнездо (это было старое гнездо белой совы), расположенное на удалении от остальных гнезд, по своему положению вполне могло быть отнесено к первой группе, состоящей из 51 гнезда. В этом случае эта первая группа включала бы в себя 52 гнезда.

Распределение встреч негнездящихся белых сов. В годы, когда отмечалось гнездование сов, встречались и бродячие негнездящиеся совы. Чаще всего, судя по более темной окраске, это молодые особи прошлого года вывода. В годы, когда совы не гнездились, бродячие особи, как молодые, так и взрослые, тоже встречались. За сезон в нашем районе наблюдалось от нуля (в 2020 г. не встречено ни одной белой совы) до 11 (2003 г.) таких особей. Если сравнить места встреч с расположением гнезд сов, то видно, что в районах гнездования по берегам больших рек со скальными берегами (Лемберова, Максимовка и Ефремова) совы во внегнездовые сезоны почти не встречались, хотя исследования в этих районах проводились все эти годы. Подавляющее число встреч сов во внегнездовые годы, а также в гнездовые годы, но негнездящихся особей, отмечены в равнинной тундре (рис. 3).

Если все встречи за все годы наблюдений, не связанные с гнездами белых сов, нанести на карту, то их распределение тоже получается групповым ($R = 0.75$, $P = 0.0003$). Однако при удалении из выборки трех отдаленных встреч на востоке обследованного региона (рис. 3) распределение встреч остается групповым, но уровень достоверности становится низким ($R = 0.88$, $P = 0.09$). Если для выделения групп встреч использовать расстояние до ближайшего соседа между этими встреченными совами, а именно 723.95 м, то распределение таких групп оказывается случайным с недостоверной тенденцией к равномерному распределению, поскольку R становится больше единицы ($R = 1.09$, $P = 0.31$). С закартированными точками встреч белых сов можно провести ту же процедуру, какова была проведена с точками гнездования (рис. 2). Суть этой процедуры — найти, какие получаются группы при постепенном увеличении ключевого расстояния. При увеличении ключевого расстояния становится

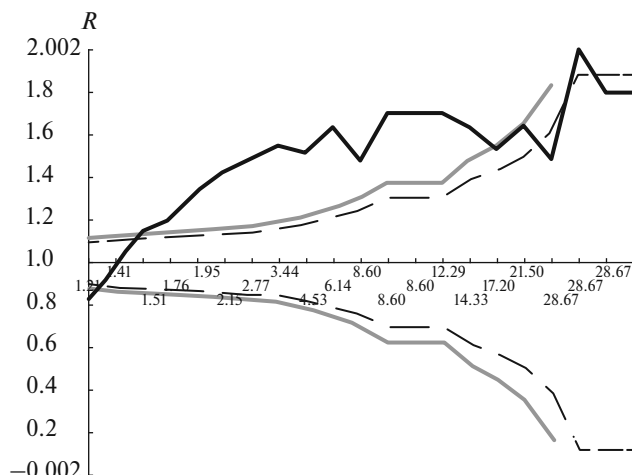


Рис. 2. Величина R (Коэффициент Кларка—Эванса) в зависимости от среднего размера группы точек гнездования (сплошная черная линия) у белых сов. Ось абсцисс — средний размер группы точек гнездования. Область между верхней и нижней черными штриховыми линиями, — область значений R , при которых распределение точек гнездования не отличается от случайного при пороге достоверности $P = 0.1$. Область между верхней и нижней сплошными серыми линиями, — область значений R , при которых распределение точек гнездования не отличается от случайного при пороге достоверности $P = 0.05$.

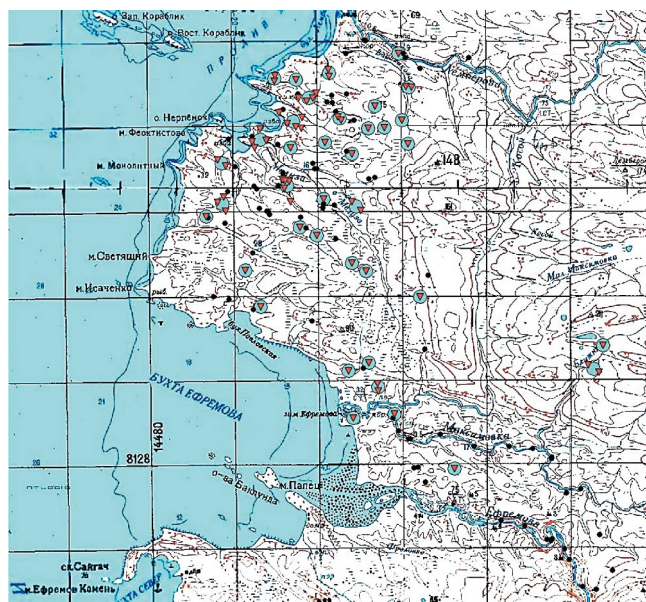


Рис. 3. Карта-схема размещения точек встреч и центров групп точек встреч негнездящихся белых сов. Красные треугольники — точки встреч белых сов, бирюзовые кружки — центры групп точек встреч белых сов, черные точки — точки гнездования (рис. 1). Размер квадрата 4×4 км.

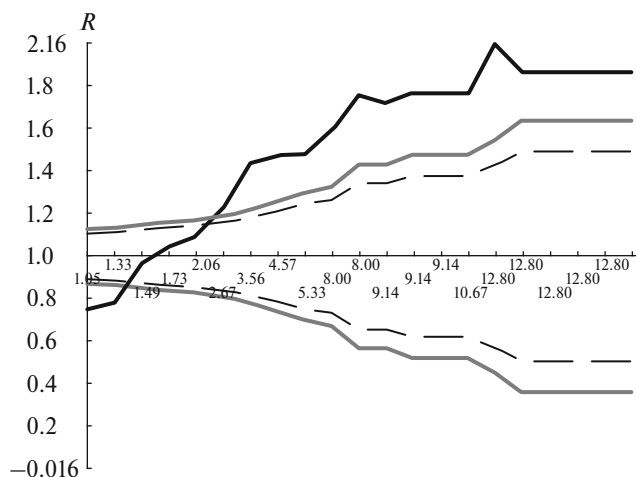


Рис. 4. Величина R (Коэффициент Кларка–Эванса) в зависимости от среднего размера группы точек встреч (сплошная черная линия графика) негнездящихся белых сов. Ось абсцисс — средний размер группы точек встреч. Область между верхней и нижней черными штриховыми линиями, — это область значений R , при которых распределение точек встреч не отличается от случайного при пороге достоверности $P = 0.1$. Область между верхней и нижней сплошными серыми линиями — это область значений R , при которых распределение точек встреч не отличается от случайного при пороге достоверности $P = 0.05$.

видно, что распределение групп встреч из группового становится случайным для значительно большего числа групп встреч, чем это отмечено для гнезд (рис. 4). Все это свидетельствует о преимущественно случайном характере встреч негнездящихся сов в равнинной тундре.

Параметры биологии гнездования и пространственной структуры белых сов в зависимости от численности леммингов. При изучении особенностей гнездования или присутствия белых сов на местности необходимо изучить величину их пищевой базы — численность леммингов. Для этого рассмотрена возможная связь параметров пространственной структуры в зависимости от балла численности леммингов (табл. 1). В ходе этого анализа коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена получились сходными, поэтому мы приводим здесь коэффициенты Пирсона, тем более они используются и в факторном анализе. Средняя дистанция до ближайшего соседа не столь сильно коррелирует с баллом численности лемминга, как можно было бы ожидать: $r = -0.6$, $P = 0.088$, N везде равно 9 (табл. 1). Понятно, что чем больше балл численности, тем меньше расстояние до ближайшего соседа. Корреляция балла численности леммингов с плотностью гнездования белой совы оказалась средней ($r = 0.5$), однако при этом недостоверной.

Средний размер кладки коррелировал с численностью леммингов ($r = 0.59$, $P = 0.09$) примерно в той же степени, как и расстояние до ближайшего соседа, но, в противоположность ситуации с численностью леммингов, связь здесь положительная. Высокая положительная корреляция оказалась между плотностью гнездования сов и размером кладки: $r = 0.78$, $P = 0.01$. При этом для размера кладки, соответственно, была отмечена достоверная отрицательная корреляция со средним расстоянием до ближайшего соседа ($r = -0.67$, $P = 0.044$) и, что особенно интересно, со стандартной ошибкой среднего расстояния до ближайшего соседа $r = -0.77$, $P = 0.015$. Достоверная отрицательная корреляция размера кладки со средним расстоянием до ближайшего соседа свидетельствует, что в более плотных поселениях сов размер кладки был больше. Достоверная отрицательная корреляция размера кладки со стандартной ошибкой среднего расстояния до ближайшего соседа указывает на тот факт, что совы предпочитают гнездиться на более или менее одинаковых расстояниях друг от друга.

В факторном анализе были использованы следующие характеристики (параметры) гнездования сов: календарный год (факторная нагрузка этого параметра равна 0.622518); среднее расстояние до ближайшего соседа (факторная нагрузка 0.913717); минимальное расстояние до ближайшего соседа (0.879536); плотность гнездования сов, выраженная как число гнезд на 100 км^2 (-0.725886); среднее число яиц в кладке (-0.830292) и балл численности лемминга (-0.746632). Факторный анализ выявил лишь одну главную компоненту, которая объясняет 62.8% изменчивости указанных параметров. Определить эту компоненту можно так: “динамика гнездования белых сов по годам”. Значение факторных нагрузок пяти из этих шести параметров превышает порог 0.7 в положительной области и составляет меньше -0.7 в случае обратного (отрицательного) влияния. Согласно общепринятому критерию, влияние этих факторов можно считать существенным, то есть они обуславливают реальность выявленной главной компоненты (Jeffers, 1978). Действительно, балл численности леммингов, а также такие сильно связанные с этим баллом параметры, как размер кладки и плотность гнездования сов существенным образом связаны со средним и минимальным расстояниями до ближайшего соседа. Связь здесь обратная, поскольку факторные нагрузки размера кладки и плотности гнездования имеют отрицательные значения. Факторная нагрузка календарных годов лишь немного не доходит до величины 0.7 — существенности влияния на остальные параметры. Тем не менее при сопоставлении периодичности годов с разными значениями баллов численности леммингов удастся заметить, что с годами баллы численности

леммингов уменьшаются. Хотя корреляция значения календарного года с баллом численности леммингов невелика и недостоверна ($r = -0.41$, $P = 0.27$), данная факторная нагрузка все же может свидетельствовать о затухании колебаний численности леммингов в будущем.

ОБСУЖДЕНИЕ

Постоянные места многолетнего гнездования — “территориальные ячейки”. Получены данные о том, что для пространственной структуры популяций белых сов, как и для описанных нами ранее длиннохвостых и средних поморников (Харитонов, 2022), характерно конгрегационное (групповое) распределение точек гнездования суммарно за все годы работ. Таким образом, у этих видов в пространственной структуре популяций имеется значительное количество постоянных мест гнездования. Биотопы этих мест разные: скальные гряды, травянистые склоны тундровых неровностей, вершины крутых берегов рек. Получается, что в пространственной структуре популяций белых сов есть постоянные территориальные ячейки, где в каждый конкретный год могут либо быть гнезда данного вида, либо их может и не быть. Территориальная ячейка — это постоянный на протяжении ряда лет участок местности, на котором в какие-то сезоны (не обязательно каждый год, а белые совы — в норме один раз в несколько лет) пара птиц образует гнездовую территорию. При этом гнездо в такой ячейке может находиться как в одном и том же месте, так и в разных местах. Постоянство территориальных ячеек состоит в том, что на протяжении ряда лет птицы занимают территорию в одном и том же ограниченном районе тундры, по своим размерам сравнимым с гнездовой территорией белой совы (в годы высокой численности леммингов совы могут атаковать песца на расстоянии 800 м от гнезда (Ebbinge et al., 2021)). Поселение птиц может быть рассмотрено как совокупность таких ячеек. Ячейки существуют много лет, положение их резко не меняется. Прилетающие птицы лишь “заполняют” эти территориальные ячейки. Численность и плотность гнездящихся или территориальных пар может меняться от сезона к сезону, но общее число вместилищ территорий в данной местности год от года постоянно.

Среднее расстояние смены места гнезда внутри территориальной ячейки у белых сов за весь период исследований составило 476.1 ± 70.0 м, $N = 35$, что значительно меньше, чем диаметр этих ячеек (1360 м). У белых сов, в отличие от поморников, нет связи между числом гнездований (то есть сколько раз зафиксировано гнездование) в одной и той же ячейке (исключены двойные гнездования в одной ячейке в один и тот же год) и расстояниями между

точками последовательных гнездований. Коэффициент корреляции Пирсона между числом гнездований и расстояниями между последовательными гнездованиями невелик и недостоверен — $r = 0.37$, $N = 16$, $P = 0.15$, непараметрический коэффициент корреляции Спирмена $r = 0.41$, $P = 0.22$.

Однако важнее узнать, как меняется расстояние в зависимости от числа лет, прошедших после предыдущего гнездования в одной и той же ячейке. Оказалось, что расстояние от точки предыдущего гнездования до точки текущего гнездования достоверно не связано с числом лет, прошедших между этими событиями: коэффициент корреляции Пирсона исчезающе мал, всего $r = -0.002$, $N = 32$ (исключены двойные гнездования в одной ячейке в один и тот же год), $P = 0.99$. Во всяком случае, наблюдения показывают, что постоянными в тундре являются именно определенные места, куда птицы прилетают в разные годы, видимо, основном, разные птицы. Тем не менее они выбирают одни и те же места гнездования, хотя вокруг такая же однотипная, с точки зрения наблюдателя, тундра.

Для объяснения самого факта существования территориальных ячеек попробовали привлечь теорию сигнального поля Н.П. Наумова. Основное положение теории гласит, что: “сигнальное поле представляет собой пространство событий, запечатленных в следах жизнедеятельности многих поколений животных, ранее занимавших данную территорию, с имеющимися на ней ресурсами. Эти следы жизнедеятельности (норы, тропы, скопления помета и т.п.), ставшие атрибутом ландшафта, были названы “стабильными элементами сигнального поля”, а весь их комплекс — “матрицей стабильных элементов”. Матрица стабильных элементов образует зрительно-запаховый образ пространства” (Наумов, 1977). Как видно из определения, эта теория опирается на выделяемые на местности, в том числе, и зрительные ориентиры, понятные даже человеку.

В другом географическом регионе, на острове Врангеля, совы в подавляющем большинстве случаев следуют элементам сигнального поля, так называемым вторичным аттракторам: следам наличия прошлых совиных гнезд (Менюшина, Овсяников, 2013). В обследованном нами районе Таймыра ситуация оказалась принципиально иной. Из 17 ячеек, где отмечены повторные гнездования сов (до 6 раз одной ячейке), было всего два места, где совы гнездились точно в одном и том же месте несколько лет подряд. Это отмечено на скалах р. Максимовка. В одном месте на скале на небольшом количестве грунта была устойчивая многолетняя лунка, где совы могли гнездиться до начала наших работ, а в период обследования именно на этой полке скалы гнездо было отмечено трижды — в 2005, 2014 и 2019 гг. Расстояния

здесь между разными гнездованиями зафиксированы до 1 м 91 см, что в пределах точности GPS можно считать практически в одном месте. Во втором таком месте совы гнездились не столь четко в одной точке: в одной и той же лунке гнездо было устроено в 2002 и 2007 гг. Эта лунка находилась в 76 м от старого гнезда совы, а в 2005 здесь было еще одно гнездо в 38 м от старого гнезда совы. Кроме того, еще в одной ячейке два гнезда совы отмечены на расстоянии 7.5 м одно от другого, а в еще одной ячейке — два старых гнезда совы на расстоянии 17.3 м одно от другого. Во всех других случаях совы гнездились на большем расстоянии от прежних мест. Еще в одном случае сова загнездилась в старом гнезде зимняка (*Buteo lagopus*), было ли само гнездо зимняка привлекающим фактором для совы — не ясно.

В результате получается интересная картина: в небольшой степени совы при выборе места гнездования могут положительно реагировать на места прошлых гнездований особей своего вида. Однако в большинстве случаев отношение сов к местам прошлого гнездования было либо нейтральным, либо даже отрицательным. Например, места ряда гнезд, особенно на каменном основании, уже на следующий год оказывались в некоторых случаях не видны. Например, на каменной гряде в 3.1 км на юго-восток от стационара совы гнездились в 2014 и 2019 гг. Оба года местом для гнезда служил плоский камень. Однако, если в 2014 г. это был один камень, то в 2019 — другой, в 75 м от первого. А всего в этой территориальной ячейке было 3 гнездования, еще раз здесь сова гнездилась в 1999 г. тоже на камне, но на другом каменном выступе, в 260 м от первого.

Ряд мест, где в прошедшие годы были гнезда сов, в открытой тундре на траве бывают видны в течение нескольких лет. Таких точек найдено 10 за все годы (из 86 точек гнездования и 51 территориальной ячейки) в данном районе. Восемь из этих десяти были устроены в открытой тундре на травяных склонах, где птенцы во время гнездования полностью растоптали растительность на месте гнезда, она могла потом зарастать в течение нескольких лет. Около двух найденных нами старых гнезд гнездования сов в период нашей работы не отмечено вовсе. В остальных шести случаях совы гнездились на расстояниях 17–240 м от старых гнезд. Остальные пространственно обособленные группы гнезд (всего 41 группа, от 1 до 6 гнездований в ячейке) при ключевом расстоянии выделения групп 680 м не содержали старых гнезд.

Дополнительным подтверждением отрицательного отношения сов к местам прошлого гнездования служит изобилие многолетних лунок на берегах больших рек, особенно р. Максимова. Эти многолетние лунки когда-то были произведены разными

видами крупных птиц тундры: теми же белыми совами, а также сапсанами (*Falco peregrinus*), белолобыми гусями (*Anser albifrons*), краснозобыми казарками (*Branta ruficollis*) и таймырскими серебристыми чайками (*Larus argentatus taimyrensis*). Большая часть этих лунок каждый год остаются пустыми. Однако время от времени в таких лунках гнездятся птицы, причем разные виды. На реках Масимовка и Лемберова в лунках, где как-то гнездилися сапсан, гнездились белолобые гуси. На скальной гряде возле бухты Слободской в многолетней лунке на одном из каменных выступов в 2003 и 2006 гг. (привожу годы обследования этого места) гнездилась пара гумеников (*Anser fabalis*). В 2012 г. здесь никого не было, в 2014 в этой лунке было гнездо белолобого гуся, а в 2016 — гнездо сапсана. Стойкую тенденцию гнездиться в многолетних лунках демонстрируют сапсаны. Эти соколы редко гнездятся на совершенно новом месте. Зимняки часто гнездятся в старых гнездах своего вида или рядом с ними. Для сов данного района это оказалось нехарактерно. Совы даже в тех же ячейках, где были их предшественники, явно предпочитают новые точки гнездования, а не стремятся занять именно старые. Таким образом, вторичные аттракторы (элементы сигнального поля) существуют, но для сов в данном районе Таймыра они не имеют большого значения.

Получается, что сов для гнездования привлекают одни и те же территориальные ячейки, а вот собственно сигнальные точки (гнезда прошлых лет) — в основном, нет. Поэтому факторы привлечения в ячейку, вероятно, не зависят от наличия элементов сигнального поля в этих территориальных ячейках. Следовательно, мы имеем дело с виртуальной расчерченностью пространства тундры, которая в неполной мере или в очень незначительной степени зависит от свойств ландшафта и прежних следов жизнедеятельности вида. При этом расчерченность именно виртуальная, поскольку границы гнездовых территорий никак не выражены в природе, а существуют только в восприятии птиц конкретного вида. Таким образом, существующая теория сигнального поля не в состоянии удовлетворительно объяснить это явление. Повторим: сигнальное поле, на которое ориентируются животные во время отправления необходимых жизненных функций, в действительности сложнее, чем представляется ныне. Птицы могут не использовать информацию о следах жизнедеятельности, оставленных животными в предыдущие сезоны. Вероятно, на ячеистость пространственной структуры популяций влияет фактор, который человек не улавливает. Расчерченность пространства без постоянных ориентиров известна и для других групп птиц и даже насекомых. Такая

расчерченность кратко рассмотрена нами в сообщении о поморниках в тундре (Харитонов, 2022).

Распределение встреч негнездящихся особей. Малое число встреч сов по скальным берегам больших рек (Лемберова, Максимовка и Ефремова) может означать, что в годы общей депрессии леммингов численность леммингов в “горных” районах много меньше, чем в равнинной тундре. Хотя, в ряде случаев в равнинной тундре негнездящиеся совы встречались на прежних местах гнездования, в основном совы отмечены вне мест гнездования. В некоторых случаях встречи сов действительно концентрируются в тех территориальных ячейках, где имело место гнездование в прошлом и ожидается в будущем (рис. 3), однако закономерность здесь не наблюдается.

Особенности гнездования, встречаемости и поведения белых сов в разные сезоны. Для белых сов известно, что характер их гнездования и/или присутствия не всегда соответствует численности леммингов. Например, в нашем исследовании для баллов численности лемминга 2 и 1 число встреченных сов не соответствовало баллу численности леммингов. В 2001 г. численность леммингов по всем нашим показателям была меньше, чем в 2000 г., однако число встреченных белых сов (или, точнее, число встреч белых сов в разных местах) более чем в 2 раза превышало показатель 2000 г. Численность леммингов может варьировать в огромных пределах — на Таймыре от 0 до 300 особей на 1 га (Ebbinge et al., 2021). В разных географических районах нижний порог, когда совы начинают гнездиться, различается радикально. Например, на северо-востоке канадской Арктики совы начинали гнездиться при численности леммингов 2 особи на 1 га (Gauthier, Therrien, 2020). В нашем районе в период 1999–2005 г., когда производился учет плотности леммингов живоловками, совы гнездились при минимальной плотности леммингов 11 особей на 1 га. Не очень понятно, почему в районе наших работ не было гнездования сов в 2003 г. при 6 или более леммингов на 1 га (Харитонов и др., 2005, 2008). В канадской Арктике из семи рассматриваемых лет, когда численность леммингов оценивалась как высокая, совы гнездились лишь четыре года (Seyer et al., 2020). Мало того, на востоке Северной Канады одиночная пара сов однажды загнездилась при численности леммингов всего 0.5 особей на 1 га, при этом два года перед этим совы в том районе не гнездились ни при 1.5 особях на 1 га, ни при 1 особи на 1 га (Therrien et al., 2014).

Кроме того, на реакцию сов в конкретной ситуации в сезоне может влиять состояние самих сов. Например, в данном районе в конкретный сезон могут оказаться совы определенной категории. Подобное

отмечено нами у зимняков, когда в 2018 г. в наш район прибыли зимняки с другими, нежели в нашем обследованном районе, требованиями к месту гнездования (Харитонов, 2019). Возможно также, что в разные сезоны совы имеют разный физиологический “настрой”. Это может проявляться в реакции на особей своего вида. В 2012 г. мы в районе обследования установили ряд макетов белых сов. В 2014, 2019 и 2020 гг., когда мы непосредственно за макетами наблюдали, реакция совы на них отсутствовала. Однако в 2016 г., гнездование двух пар белых сов в нашем районе при малой численности леммингов (только одно из этих гнезд оказалось успешным) было обусловлено, по нашему мнению, присутствием макетов (Харитонов, 2019а). Кроме того, в 2018 г., когда совы здесь не гнездились, четыре особи (всего в этот год были еще только три встречи сов, кроме четырех указанных) держались значительное время возле макетов, разные особи — от нескольких часов до шести дней.

Представляется, что поведение сов зависит не только от внешних факторов, важнейшим из которых является численность леммингов, но и от некоего внутреннего состояния сов. В частности, возможное долгое предыдущее негнездование может стимулировать гнездование при малой численности леммингов или, наоборот, — гнездование в течение нескольких сезонов подряд может обусловить пропуск сезона вне зависимости от численности леммингов. Среди сов могут быть такие категории особей, как “индивидуалисты” и “коллективисты”, отмеченные у других видов птиц (Сапельников и др., 2006, 2007). Из-за кочевой образа жизни (Hutchison et al., 2020) в какой-либо местности в разные годы могут оказываться разные категории сов. Можно допустить даже такое явление, как смена состояния одних и тех же особей в разные сезоны — один год они индивидуалисты, в другой год — коллективисты, причем эта смена может быть слабо связана с численностью и распределением леммингов. Вычисленные коэффициенты корреляции показывают, что более плотное поселение смотрится более выгодным, поскольку в плотных поселениях достоверно большие кладки. Тем не менее в отдельные годы поселение состояло из одних “индивидуалистов”. Например, 2019 г. все совы гнездились на больших расстояниях друг от друга при малой изменчивости этих расстояний (табл. 1), то есть территории соседних пар не соприкасались одна с другой.

На величине кладки сказывается не только балл численности леммингов, но и их доступность. Причина сильной отрицательной связи размера кладки с ошибкой среднего расстояния до ближайшего соседа фактически означает, что совы “не любят” большого разброса этих расстояний.

Объяснить это явление пока не представляется возможным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пространственной структуре популяций белых сов в совершенно разных ландшафтах тундры северо-западного Таймыра существуют постоянные территориальные ячейки, где в каждый конкретный год могут либо быть, либо могут не быть гнезда данного вида. Наличие этих территориальных ячеек не объясняется существующей теорией сигнального поля. В основе разделения пространства на территориальные ячейки и выбора определенных мест для отправления жизненных функций лежит нечто более сложное, чем ориентация на чисто экологические характеристики среды и следы предыдущей активности животных.

В результате анализа можно заключить, что белые совы, хотя и занимают гнездовые места рано, когда еще не стаял снег, тем не менее, в тундре всегда много пригодных для гнездования белых сов бесснежных мест, экологические особенности конкретного места гнездования большого значения не имеют. Выбор места в данном районе Таймыра — иногда то же самое, что и в прошлые года, однако чаще в другой точке гнездования в пределах виртуально наличествующих в тундре одних и тех же территориальных ячеек. На выбор места гнездования заметное влияние оказывают не только численность леммингов, но и индивидуальные или групповые особенности сов, которые при своем кочевном образе жизни оказались в данном районе тундры. Кроме того, возможно, от физиологического состояния (готовность гнездиться в разные сезоны может быть разной) сов в конкретный сезон зависит их реакция на численность леммингов и выбор конкретного места гнездования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность директору заповедника “Большой Арктический” В.Л. Чупрову и директорам “Объединенной дирекции заповедников Таймыра” В.В. Матасову и К.А. Просекину за предоставленную возможность работать на северо-западном Таймыре и поддержку данных исследований. Большую признательность выражаем инспекторам отдела охраны вышеуказанных заповедников — С.А. Дудко, А.А. Белешову и И.Н. Корниенко, которые в разные годы непосредственно помогали нашим исследовательским группам во время полевых сезонов 2000–2020 гг. Без их помощи и поддержки данное исследование едва ли было возможно.

Большое спасибо всем товарищам по экспедиции, сначала российско-голландской (2000–2007 гг.), затем коллегам из разных организаций (2012–2019 гг.).

Особая благодарность Hans Schekkerman, Ingrid Tulp, Damian Nowak, Даниилу Осипову, Ольге Натальской, Виктору Головнюку, Михаилу Соловьеву, Анастасии Поповкиной, с которыми шел постоянный обмен информацией во время совместных экспедиций с общей базой на станции им. Виллема Баренца.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

В 2000–2007 гг. работа проводилась в рамках совместной российско-голландской экспедиции на станцию им. Виллема Баренца, исследование поддерживалось Министерством сельского хозяйства, природы и качества продуктов питания Нидерландов. В 2012 гг. работа проводилась на личные средства автора, в 2014–2020 гг. исследование частично финансировалось ФГБУ “Заповедники Таймыра” по программе “Характеристики размножения и пространственное распределение птиц тундры в окрестностях станции им. Виллема Баренца”. Обработка и анализ собранного материала проводился за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют и экспериментальные, и лабораторные исследования человека и животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б., 2018. Характер пребывания и численность птиц в окрестностях арктической станции биологических исследований «Виллем Баренц» по наблюдениям 2015–2017 гг. // Научные труды Федерального государственного бюджетного учреждения “Объединенная Дирекция заповедников Таймыра”. Вып. 2. Норильск: АПЕКС. С. 79–105.
- Менюшина И.Е., Овсяников Н.Г., 2013. Роль биологического сигнального поля в формировании репродуктивных поселений белой совы (*Nyctea scandiaca*) // Биологическое сигнальное поле млекопитающих. (Никольский А.А., Рожнов В.В. ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 138–143.
- Наумов Н.П., 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93–110.
- Сапельников С.Ф., Сапельникова И.И., Харитонов С.П., Власов А.А., Сапельникова А.С., 2006. К вопросу о колониальности и успешности размножения

- лугового луна // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 530–552.
- Сапельников С.Ф., Сапельникова А.С., Харитонов С.П., 2007. Ворон в Каменной степи и его территориальные отношения с канюком, тетеревиатником и коршуном // Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах. Материалы международной конференции. VIII Международная конференция по врановым птицам, Якорная Шель, Краснодарский край, 21–25 сентября 2007 года, Москва-Ставрополь, Московский педагогический государственный университет. С. 163–166.
- Стишов М.С., 2004. Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия. Йошкар-Ола: Издательство Марийского полиграфкомбината. 596 с.
- Харитонов С.П., 1999. Компьютерная программа “Карта колонии”, исполняемый файл – colonmap.exe.
- Харитонов С.П., Бубличенко А.Г., Коркина С.А., 2005. Экология гнездования белых сов на северо-западном Таймыре: сопоставление с фазами динамики численности леммингов и пространственное распределение // Совы Северной Евразии (Волков С.В., Морозов В.В., Шарики А.В. ред.). Москва. С. 23–31.
- Харитонов С.П., 2007. Изучение пространственного распределения гнезд в колонии // Методы и теоретические аспекты исследований морских птиц. Материалы V Всероссийской школы по морской биологии (25–27 октября 2006 г., г. Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону. Издательство ЮНЦ РАН. С. 83–104.
- Харитонов С.П., Волков А.Е., Виллемс Ф., Клейф Х. ван, Клаассен Р.Х.Г. и др., 2008. Колонии черных казакров возле белых сов: расстояния между гнездами в зависимости от численности леммингов и песцов. // Известия РАН. Серия Биологическая. № 3. С. 313–323.
- Харитонов С.П., Иваненко Н.Ю., Чухарева И.П., Анисимов Ю.А., 2011. Использование GPS-навигатора для картирования колоний птиц: методическая проверка // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 59–69.
- Харитонов С.П., 2015. Птицы и млекопитающие окрестностей бухты Медуза, Диксонский район, северо-западный Таймыр // Научные труды Федерального государственного бюджетного учреждения “Объединенная Дирекция заповедников Таймыра”. Вып. 1. Норильск: АПЕКС. С. 173–200.
- Харитонов С.П., 2019. Предъявленные альтернативы – вероятный механизм ускоренного действия естественного отбора: к биологии зимняка *Buteo lagopus* на западном Таймыре // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск. Т. 28. № 1853. С. 5471–5480.
- Харитонов С.П., 2019а. “Рациональное” и “иррациональное” в поведении птиц: сочетание рационально-вероятностной и релизерной моделей поведения при принятии решения о выборе места гнездования // Вестник Тверского государственного университета. Биология и экология. № 1(53). С. 233–250.
- Харитонов С.П., 2022. Пространственная структура гнездовых поселений длиннохвостого (*Stercorarius longicaudus*) и среднего (*Stercorarius pomarinus*) поморников (Charadriiformes, Stercorariidae) в тундрах Таймыра // Зоологический журнал. Т. 101. № 9. С. 1015–1031.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ. 262 с.
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В., 1982. Популяционные циклы леммингов в Арктике. М.: Наука. 164 с.
- Clark P.J., Evans F.C., 1954. Distance to the nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations // Ecology. V. 35. № 4. P. 445–453.
- Ebbinge B.S., Bom R.A., Broekhuizen S., Cottaar F., Müskén G., 2021. Insights into the Impacts of Climate Change on a High Arctic Ecosystem // UILEN. V. 11. P. 134–160.
- Hutchison C., Guichard F., Legagneux P., Gauthier G., Bêty J., Berteaux D., Fauteux D., Gravel D., 2020. Seasonal food webs with migrations: multi-season models reveal indirect species interactions in the Canadian Arctic tundra. // Philosophical Transactions of the Royal Society A.V. 378. Iss. 2181. P. 1–20.
- Gauthier G., Therrien J.-F., 2020. Recent trends in Snowy Owl Breeding and lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada // The 5th meeting of International Snowy Owl Working Group (ISOWG) 9–13. March 2020 NIBIO Svanhovd Conference Centre, Pasvik, Norway. P. 15.
- Jeffers J.N.R. 1978. An introduction to systems analysis with ecological applications. Baltimore: University Park Press. 198 p.
- Khomenko S., Rosenfeld S., Dyluk S., 1999. Birds of Medusa Bay, NW Taimyr, in 1997 // Results of a Russian-Ukrainian expedition. WIWO-report-66. Zeist.: WIWO. P. 1–48.
- Potapov E., Sale R., 2012. The Snowy Owl. Chapter 6: Timing of hatching. London: T&ADPOYSER. P. 108–138.
- Seyer Y., Gauthier G., Frauteux D., Therrien J.-F., 2020. Resource partitioning among avian predators in the Arctic tundra // Journal of Animal Ecology. V. 29. P. 2934–2945.
- Therrien J.-F., Gauthier G., Pinaud D., Bêty J., 2014. Irruptive movements and breeding dispersal of snowy owls: a specialized predator exploiting

- a pulsed resource // *Journal of Avian Biology*. V. 45. P. 536–544.
- Tulp I., Bruinzeel L., Jukema J., Stepanova O.*, 1997. Breeding waders at Medusa Bay, Western Taimyr, in 1996 // *WIWO-report 57*. Zeist: WIWO. 92 p.
- Volkov A.E., Khomenko S., Kleef H. van, Willems F.*, 2000. Breeding of Brent Geese at Meduza Bay, Taimyr, and relation with lemming predators // *Casarca (Bulletin of the Goose and Swan study group of Eastern Europe and North Asia)*. № 10. C. 63–75.
- Willems F., Turnhout C. van, Kleef H. van, Felix R.*, 2002. Breeding Birds of Medusa Bay, Taimyr, Russia // *Methods for biological monitoring in the Arctic, with results of 1998 and 1999* // *WIWO-report 77*. Zeist: WIWO. 177 p.

SPATIAL STRUCTURE OF BREEDING SETTLEMENTS OF THE SNOWY OWL (*BUBO SCANDIACUS*, STRIGIFORMES, STRIGIDAE) IN THE TUNDRA OF THE TAIMYR PENINSULA

S. P. Kharitonov*

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

*e-mail: serpkh@gmail.com

Data on Snowy Owl breeding settlements and encounters in the tundra were analyzed for the periods of 1996–2007, 2012, 2014–2020 in the vicinities of the Medusa Bay (73°21'N, 80°32'E), northwestern Taimyr Peninsula, Siberia. Breeding Snowy Owls were detected in 1996, 1999, 2002, 2004, 2005, 2007, 2014, 2016 and 2019. The spatial distribution of nests, summarized for 9 breeding years, appear to be grouped (clustered). This means that the spatial population structure of Snowy Owls mostly consists of permanent breeding sites, or territorial cells. However, the distribution of these cells in the tundra area is uniform. The reasons for such an attraction to the same sites in the tundra that fail to differ from many others are not clear yet. The existing version of the “signal field” theory cannot account for this attraction: owls very rarely occupy previously used nest sites, definitely preferring new entire breeding places within these territorial cells. In fact the basis of so dividing the breeding area into permanent territorial cells and of choosing definite ones among them seems to indicate that birds are oriented to certain yet unknown features of the environment rather than only to the ecological characteristics of the habitat and/or to tracks from the previous bird activity. A summarized distribution of the Snowy Owl encounters of non-breeding birds was clustered, as well. The distribution of these clusters across the plain tundra (in rugged areas non-breeders occurred very rarely) appeared to be random. In different seasons, regardless of the breeding status, Snowy Owls may behave in very different ways: they may tend to pose closer to other owls or try to stay farther away; they may start breeding at very low lemming numbers or, vice versa, they do not breed in good nutritional conditions.

Keywords: distribution, lemming numbers score, Siberia

УДК: 591.477+591.478+599.322.2

КОЖНО-ВОЛОСЯНОЙ ПОКРОВ ТИБЕТСКОГО ХОМЯЧКА (*UROCRICETUS KAMENSIS*, CRICETIDAE, RODENTIA): СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

© 2024 г. О. Ф. Чернова^{a,*}, Н. Ю. Феоктистова^{a,**}, И. Б. Солдатова^{a,***},
А. В. Суров^{a,****}

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

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

** e-mail: Feoktistovanyu@gmail.com

*** e-mail: ira-soldatova@mail.ru

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

Поступила в редакцию 18.01.2024 г.

После доработки 25.02.2024 г.

Принята к публикации 08.03.2024 г.

Впервые с помощью световой и растровой электронной микроскопии изучена микроструктура кожи и ее дериватов (желез, волос, вибрисс) у взрослых самца и самки тибетского хомячка (*Urocricetus kamensis* Satunin 1903). Проведен сравнительно-морфологический анализ кожного покрова этого редкого вида хомячков, обитающего только в высокогорьях Тибетского плато. Показано, что наряду с чертами сходства с другими представителями подсемейства Cricetinae, у тибетского хомячка имеются характерные признаки строения кожи, способствующие адаптации к условиям сурового горного климата с резкими сезонными и суточными перепадами температур. Помимо обильной подкожной жировой клетчатки этот вид отличает особая структура волосяного покрова, обеспечивающая эффективную теплозащиту за счет увеличения объема инертного воздуха в шерсти (значительная густота шерсти, волнистое расположение рядов волос и профиль нижних отделов остевых волос). Присутствие в шерсти относительно длинных и толстых направляющих волос может способствовать защите шерсти у этого обитателя скальных биотопов. Набор специфических кожных желез невелик по сравнению с другими Cricetinae, среднебрюшная и боковые железы не обнаружены, что уникально для представителей подсемейства, однако требует подтверждения на более многочисленном материале.

Ключевые слова: микроструктура, кожные железы, гистология, РЭМ, межвидовые сравнения

DOI: 10.31857/S0044513424050098, **EDN:** URFILU

В последнее время в зоологии преобладают молекулярно-генетические исследования, включающие протеомику и транскриптомику, что, безусловно, формирует не только основу для филогенетических построений, но и позволяет выявлять механизмы адаптаций живых организмов, реконструировать картину эволюционных преобразований и др. Не вызывает сомнений и представление о том, что морфология кожи млекопитающих и кожных дериватов — желез и волос — непосредственно связана с образом жизни и специфическими адаптациями вида к условиям среды, а также отражает степень филогенетического родства на уровне разных таксонов. Поэтому данные о морфологии органов и тканей, наряду с молекулярно-генетическими данными,

по-прежнему не менее важны и необходимы при изучении любого таксона.

Настоящая работа является развитием ставших классическими исследований по сравнительной и функциональной морфологии кожно-волосяного покрова млекопитающих (Соколов, 1973; Соколов, Чернова, 2001; Чернова, Целикова, 2004) и трихоморфологии (Denforth, 1925; Hausmann, 1930, 1944; Teerink, 1991; Tóth, 2017) и посвящена микроструктуре кожи и ее дериватов (желез, волос, вибрисс) тибетского хомячка (*Urocricetus kamensis* Satunin 1903).

Род *Urocricetus* является отдельной кладой, филогенетически близкой к представителям рода *Phodopus* (Lebedev et al., 2018; Ding, Liao, 2019; Romanenko et al., 2021). Результаты молекулярного датирования позволяют предположить, что эти

два рода разделились в начале позднего миоцена (~ 10 млн лет назад). Однако, если представители рода *Phodopus* широко распространены в степях и полупустынях Монголии, Тувы, Забайкалья, Синьцзяна, Восточного Казахстана, Центрального и Северо-Восточного Китая, то род *Urocricetus* ограничен только Тибетским плато, обитает на высокогорных лугах, в кустарниковых болотах и открытых степях на высотах от 3300 до 4100 м над ур. м. Систематика рода является до сих пор дискуссионной (Lebedev et al., 2018). Традиционно тибетских хомячков рассматривали в рамках рода *Cricetulus* и признавали два вида: *C. kamensis* и *C. alticola* (Musser et Carleton 2005). Другие исследователи предлагают выделять четыре вида (Smith, Xie, 2013) либо объединять все формы в один полиморфный вид (Ding, Liao, 2019). Анализ ядерных и митохондриальных данных у представителей тибетских хомячков показал филогенетическую обособленность рода *Urocricetus*, т.е. скорее поддерживают представление о видовой самостоятельности *U. kamensis* и *U. alticola* (Lebedev et al., 2018; Romanenko et al., 2021)

Как сказано выше, *U. kamensis* – обитатель высокогорий, плотность населения обычно невелика, вид внесен в список МСОП в категории CR (виды, находящиеся под угрозой исчезновения) (Jiang et al., 2016). Длина (мм) тела от 88–112, хвоста 51–64, ступни 17–18, уха 16–18 (Smith, Hoffmann, 2008). Длина черепа 27–29 мм, вес тела 20–40 г. Окрас спины темно-коричнево-буро-серый, но возможно присутствие черных пятен или полос. На бедрах выделяются черные пятна. Нижняя сторона тела серовато-белая, волосы темные в основаниях, но с белыми кончиками. По бокам контрастная граница темной спины и светлого брюха образует волнообразный узор. Основание хвоста двухцветное с темной узкой полоской в дорсальной части, вентральная сторона и кончик хвоста полностью белые. Хвост довольно толстый и покрыт волосками (Smith, Hoffmann, 2008).

Кожно-волосистой покров тибетского хомячка ранее не исследовали. Вместе с тем сравнение особенностей его строения у этого горного вида с изученными ранее представителями подсемейства Cricetinae и, в частности, с представителями

сестринского рода *Phodopus* позволит оценить своеобразие *U. kamensis*, касающееся специфических адаптаций к обитанию в условиях высокогорья.

В связи с этим цель нашей работы состоит в детальном морфологическом описании кожно-волосистого покрова тибетского хомячка и проведении сравнительного анализа видов в рамках подсемейства Cricetinae для выявления морфологических адаптаций хомячков к условиям существования, в том числе возможного участия специфических кожных желез в химической коммуникации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для изучения микроструктуры кожи, волос, вибрисс и специфических кожных желез (далее СКЖ) послужили взрослые самец и самка тибетского хомячка, отловленные нами в Китае в провинции Цинхай, округ Нанкин в июле 2018 г. (31°52'56" с.ш., 96°33'16.2" в.д., 3900 м над ур. м.). Место поимки этих экземпляров расположено близко от терратипики *U. kamensis* Satunin 1902, которое описывалось как "...река Moktschjun, район Меконга, Северо-Восточный Тибет". В настоящее время образцы хранятся в коллекции Научно-исследовательского зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (табл. 1).

Морфологические исследования проводили в Центре коллективного пользования "Инструментальные методы в экологии" ИПЭЭ РАН с применением морфометрии, световой и растровой электронной микроскопии (РЭМ) и гистологии. У самки были взяты пробы кожного покрова с холки, крестца, бока, груди, из угла рта, ано-генитальной области и с подошв задних лап. Образцы фиксировали в 10% нейтральном формалине. Подготовку гистологических препаратов осуществляли по стандартным методикам (Соколов и др., 1988) с использованием полуавтоматического специализированного гистологического оборудования фирмы "Medite" (Германия) – гистопроцессор TPC-15, заливочная станция TES-99, микротом Meditome M530. Срезы толщиной 6–8 мкм последовательно окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином, заливали жидким стеклом LEICA CV

Таблица 1. Морфометрия (мм) изученных особей тибетского хомячка (*Urocricetus kamensis*), добытых в Китае на Тибетском плато

№	Пол, возраст	L	C	A	Pl	Место сбора материала, коллекторы	Дата сбора материала	Объект хранения	Кол. №, Зоомузей МГУ
1	Самец ad.	94.0	50.5	22.2	18.3	Китай, Тибетское	30.07.2018	Тушка	S-200977
2	Самка ad.	77.0	37.0	14.0	18.0	нагорье, Суров А.В., Феоктистова Н.Ю.		Спиртовой материал	S-200979

MOUNT. Микрофотографии препаратов получали с помощью моторизованного микроскопа Keyence Bioevo BZ-9000 (“Keyence”, Япония). К сожалению, сохранность этого уникального материала была крайне плохой (спиртовой материал), что отразилось на качестве препаратов.

Наиболее крупные вибриссы (из группы “усов”) выбирали из мистациальной области (вибриссной подушки). Образцы волос обеих особей разбирали на категории и порядки под бинокулярной лупой. Для изучения волос в проходящем свете методами светлого и темного полей использовали светооптический микроскоп LEICA DMR (Leica Microsystems, Germany), оснащенный фотокамерой JVC3 CCD C—MOUNT: волосы монтировали на предметные стекла. Для исследования материала в РЭМ изготавливали, помимо тотальных препаратов, препараты продольных и поперечных сечений волос. Для этого волосы очищали в шампуне, промывали в воде, проводили через спирты возрастающей концентрации и ацетон, высушивали в критической точке на установке Hitachi Critical Point Dryer HCP-1 (Hitachi, Япония), наклеивали на предметные столики. Затем для создания токопроводящей поверхности образцы напыляли золотом на оборудовании Q150R ES Plus (Quorum Technologies Ltd., Великобритания, ОКСМ-826). Полученные изображения (электронограммы) изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа Tescan MIRA3 LMN ОКСМ-203 (Brno, s.r.o., Чешская Республика), оснащенного катодом Шоттки. Электронограммы получали с поверхности волос и с трансверсальных и сагиттальных сечений стержня. Все рисунки были масштабированы, скомпонованы и отредактированы в программе Adobe Photoshop 11 (“Adobe”, США), но изменения касались лишь масштаба, контрастности и резкости изображений. Морфометрию структур кожи и волос анализировали в программах ATLAS (Tescan, Чехия) и ImageJ (Abramoff et al., 2004). Описательная статистика морфометрических данных сформирована с помощью программы STATISTICA 10 (StatSoft, США).

Для морфологического описания кожных структур и волос применили общепринятую терминологию (Соколов, 1973; Соколов и др., 1988, рис. 83; Чернова, Целикова, 2004). Описана полиморфность (“дифференцировка” по: Церевитинов, 1951) волосяного покрова (категории и размерные порядки волос). Термин “архитектура” волос обозначает трехмерную структуру наружных и внутренних компонентов волоса, полученных на объемных электронограммах. “Кольцевидная кутикула” отличается тем, что одна длинная чешуйка полностью оборачивает стержень, “лентовидная кутикула” лежит поперек стержня в виде узкой

ленты, а “коронная” кутикула состоит из высоких чешуек, “вставленных” одна в другую наподобие стопки чашек (Чернова, Целикова, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Волосяной покров. *Окрас шерсти и волос.* Окрас шерсти различается на спинной и брюшной сторонах тела (рис. 1А–1Е). На спине шерсть буро-коричневая с более темной полосой, проходящей по хребту, и более темным оттенком в области плеч и бедер. Брюхо серовато-белое. Мордочка белая в области вибриссных подушек и на щеках, незначительно темнее над глазами, между ушами и на дорсальной стороне ушных раковин. Лапки белые, сверху с густыми и относительно длинными белыми волосками, покрывающими кончики пальцев и коготки, а волярная (рис. 1D) и плантарная подошвы лишены шерсти и имеют сильно развитые мозоли. Хвост длинный толстый и двухцветный: дорсальная сторона серая, а вентральная белая, прямая граница между ними проходит по латеральной стороне хвоста. Окрас волос изменяется от бесцветного (белого) до темно-серого и бурого. На вентральной стороне тела преобладают светлые волосы. Характерна “зонарная” окраска отдельных волос. На стержне имеются три примерно равные по высоте (вдоль стержня) цветовые зоны: как правило, белое основание, срединная часть темно- или светло-серая, или бурая, а вершина — белая или белая с черным, или с желтоватым кончиком.

Расположение волос. Волосы растут поодиночке на дорсальной поверхности тела (холка, крестец), образуя волнообразные ряды. На груди они формируют группы по 6–12 волосков в каждой, объединяясь в волнистые ряды, расположенные на расстоянии 245–350 мкм друг от друга. Среди этих волос четко выделяются волосы двух типов — более толстые с хорошо развитой двурядной лестничной сердцевинкой и более тонкие с однорядной лестничной сердцевинкой. Большинство волос пигментированы, но присутствуют и бесцветные. На площади 1 мм² кожи холки располагается 180 ± 10 волос, что в расчете на 1 см² равно 18000 волосам, на груди на 1 см² присутствует около 8000 волос. Луковицы крупных волос залегают глубоко в толстой подкожной жировой клетчатке, а луковицы мелких волосков не выходят ниже дермального слоя.

Полиморфность и архитектура волос. Туловище (холка, крестец, бок, грудь). У обеих особей волосяной покров длиннее на груди (11–12 мм), чем на спине и боку (8–10 мм), не имеет длинного ворса и густой подпуши, не разделен четко на ярусы. Шерсть дифференцирована слабо, но все же содержит редкие крупные направляющие волосы (толщиной 30.0–38.9 мкм) и более мелкие остевые трех

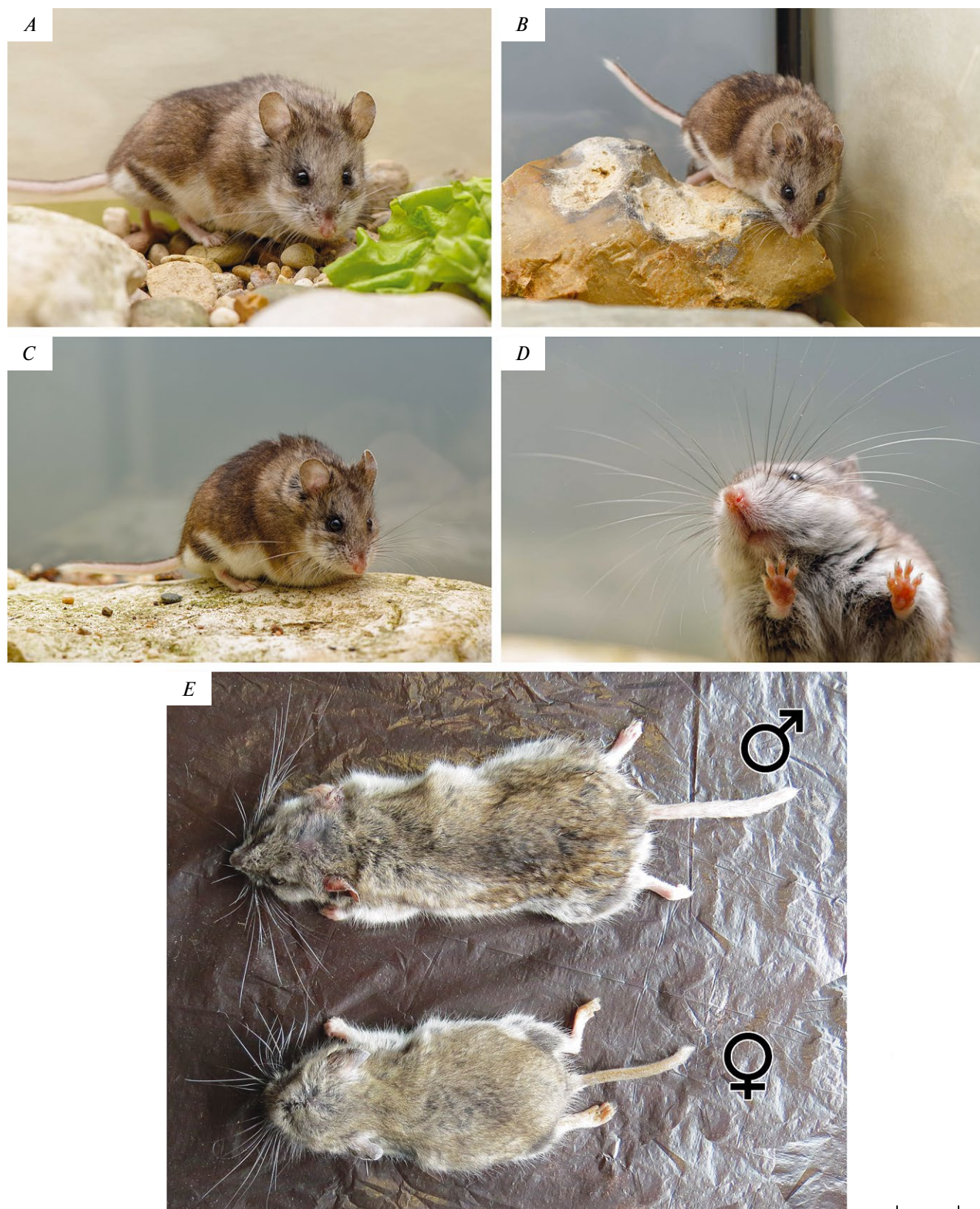


Рис. 1. Внешний вид взрослых особей *Urocricetus kamensis*: A–D – самка в условиях вивария ИПЭЭ РАН (D – фотоснимок через стекло вольера, хорошо различимы крупные подошвенные мозоли кисти); E – тушки изученных особей. Масштаб 10 мм. Фото А.В. Сурова.

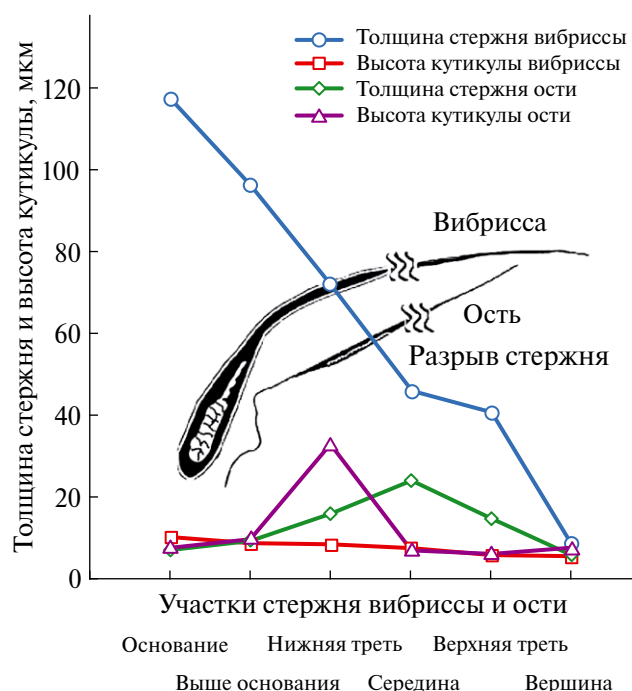


Рис. 2. Изменение толщины волос и высоты кутикулы вдоль стержня остевого волоса и вибриссы у взрослой самки *Urocrinetus kamensis*.

размерных порядков (ость I толщиной 22.6–23.0 мкм, ость II — 16–18 мкм и ость III — 6–8 мкм). Более крупные волосы имеют сходный профиль: длинное и тонкое основание, лишенное пигмента и сердцевины, постепенно переходит в слегка волнистую центральную часть стержня, в которой имеется или отсутствует пигмент, но присутствует лестничная сердцевина. Степень развития и пигментация различаются у волос разных категорий и размерных порядков. Выше центральной части стержень переходит в длинную и тонкую пигментированную или бесцветную вершину, которая лишена сердцевины. В местах изгибов стержень незначительно сужается. Профиль тонкого остевого волоса отличается слабо извитым основанием (две волны) и присутствием незначительного утолщения — гранны на участке, расположенном немного выше середины стержня (рис. 2). На разных участках туловища остевые волосы короткие, темные и светлые со слабо извитым тонким основанием, незначительно выраженной гранной в верхней трети стержня и длинным острым кончиком. Судя по форме поперечного сечения стержня, направляющие волосы незначительно уплощены в дорсо-вентральном направлении (рис. 3A, 3D, 3G, 3J). В волосах холки у самки сердцевина занимает 37% площади поперечного сечения волоса, а в волосах груди — 25% (у самца этот показатель 32.5%). Особенно хорошо

развита сердцевина у волос на боку у самца — 45%. На продольных сечениях толщина сердцевины изменяется от 42.4% у самца до 70.5% у самки. В направляющих же волосах пигментированная сердцевина лестничная двурядная, причем ее перегородки (“диски”) лежат не на одном уровне, а чередуются. Перегородки сердцевины окрашенных волос содержат многочисленные плотно упакованные овальные пигментные гранулы (рис. 3A, стрелка). Размеры гранул значительно варьируют, например, у волос холки самки — от 0.6×0.8 до 1.5×1.5 мкм, а у волос середины спины самца — от 0.7×0.8 до 0.9×1.5 мкм. Более крупных гранул мы не наблюдали. Толщина самих перегородок-дисков незначительно изменяется в разных участках волоса. У самца в направляющем волосе бока в основании стержня, где сердцевина однорядная, высота дисков составляет 4.6 ± 0.9 мкм, а в срединной расширенной части стержня, где сердцевина двурядная, но с чередующимися дисками, она равна 4.8 ± 0.3 мкм.

Орнамент кутикулы однообразный ленточный у направляющих волос, но на наиболее расширенном участке стержня (гранна, “shield”, англ.) чешуи ориентированы под углом 29.4° – 34.6° к поперечной оси волоса (рис. 3C). У остевых волос орнамент кутикулы более разнообразен (рис. 3F, 3H, 3I, 3L). В основании стержня кутикула коронная (полукольцевидная), состоит из высоких чешуек, свободные края которых незначительно отходят от стержня под углом 33.5° – 42.5° к его поперечной оси. Выше по стержню перед началом гранны чешуйки значительно вытягиваются вверх, располагаются под углом 58.1° – 68.1° к поперечной оси волоса и образуют специфический орнамент (рис. 3L). В гранне орнамент кутикулы становится обычным, кутикула уплотщается и ленточные чешуйки вытягиваются поперек стержня (рис. 3L).

Кисть. Тонкие (17–22 мкм) волоски в основном белые, дуговидно изогнутые, длиной до 5 мм, волосные пучки покрывают пальцы и коготки, выступая за их кончики. Короткие вершины волосков очень тонкие (не более 5.6 мкм), копьевидные, но без следов потертостей или деформации. Однорядная лестничная пигментированная сердцевина присутствует лишь в некоторых волосках, занимая до 50% толщины стержня. Кутикула коронная.

Хвост. Волосы короткие (5–7 мм) с толстым (30.0–40.5 мкм) прямым основанием, занимающим до половины длины правильного цилиндрического стержня, и длинным тонким кончиком (до 6.4 мкм). Их стержни немного уплощены в дорсо-вентральном направлении. Однорядная лестничная сердцевина этих волос развита слабо, составляет 0.1–0.8% площади поперечного среза и до 30% на продольном срезе (при толщине

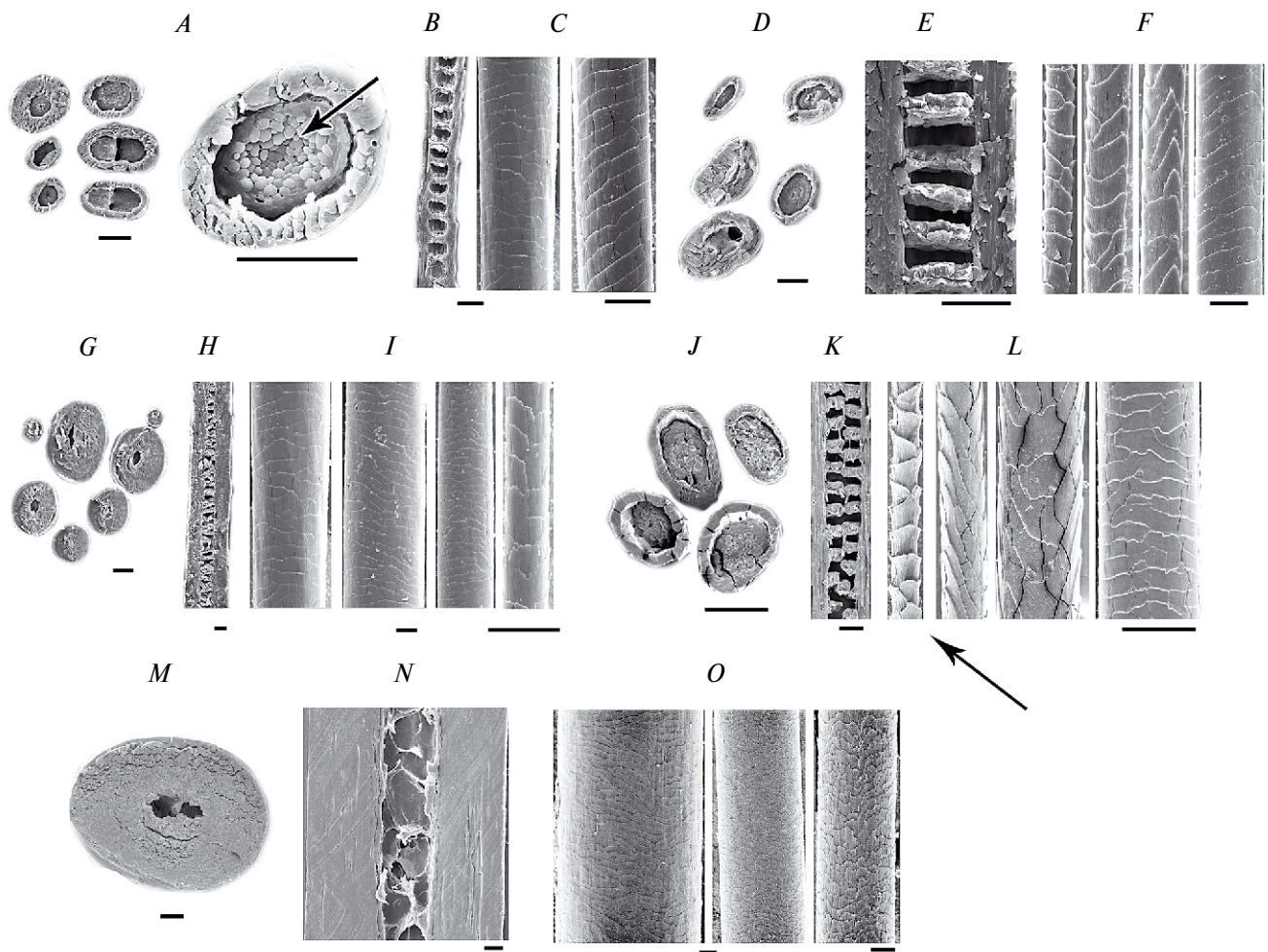


Рис. 3. Микроструктура волос (A–L) и вибриссы (M–O) взрослой самки *Urocricetus kamensis*. Волосы холки (A–C), груди (D–F), хвоста (G–I) и бока (J–L); вибрисса (M–O). A, D, G, J, M – поперечные сечения стержня, на A стрелкой указаны пигментные гранулы. B, E, H, K, N – продольные сечения стержня. C, F, I, L, O – орнамент кутикулы по стержню от основания к середине (слева направо), на L стрелкой указаны коронная кутикула и специфическая кутикула. Данные РЭМ. Масштаб, мкм: A – 10 и 5, B–O – 10.

волоса 43.1 мкм), располагается по середине стержня. Кутикула высокая в прикорневой зоне и в срединной части стержня (30.0–40.5 мкм), от середины до вершины стержня кутикула становится ниже (13.9–6.4 мкм).

Вибриссы и их архитектура. Длинные и многочисленные вибриссы в основном белые, но встречаются и темные (рис. 1A–1E). Самая крупная вибрисса у самца белая и толстая, длиной 42 мм, с утолщенным основанием (117.3 ± 0.6 мкм) и длинным и тонким (18 ± 5 мкм) немного загнутым кончиком, который имеет закругленную вершину. Профиль вибриссы имеет типичную “арочную конфигурацию” (рис. 2). Он незначительно уплощен в дорсо-вентральном направлении, что заметно на поперечном сечении (рис. 3M). Большой диаметр равен 94.8 мкм, а меньший – 70.5

мкм, соотношение этих величин составляет 1.3. Сердцевинный слой развит слабо, он занимает лишь 7.9% площади поперечника и 33% толщины вибриссы на продольном сечении (рис. 3N), т.е. сердцевинный канал имеет разную толщину на разных участках стержня и наиболее широк на участке, расположенном выше основания стержня. Сердцевинный тяж не пустой, а содержит тонкие перегородки пленочного типа (рис. 3N), разделяющие его на пустотелые ячейки. Перегородки могут располагаться строго поперек стержня или под небольшим углом в 30° – 40° к поперечной оси стержня. Кутикула имеет вполне сходный орнамент по всему стержню, включая основание и место перехода в вершину (рис. 3O). Она ленточная, состоит из невысоких чешуек с волнистым свободным краем, который ориентирован по стержню таким

образом, что в основании вибриссы ленты вытянуты по поперечной оси, а выше они могут быть ориентированы под углом 30° – 40° к поперечной оси. Сама ленточная чешуя уплощается в направлении от основания к вершине (рис. 2). Абсолютная высота чешуек в этом направлении меняется от 10.8 ± 1.1 до 6.7 ± 0.4 мкм. Однако относительная высота чешуек (к толщине стержня), напротив, незначительно растет, соответственно от 0.09 до 0.17. Таким образом, более тонкие участки стержня покрыты относительно более высокими чешуйками, т.е. здесь площадь перекрытия черепичной кутикулы больше.

Микроструктура кожи. Строение кожных слоев и желез различается на разных участках тела тибетского хомячка. *Покров туловища* (кожа вместе с подкожной жировой клетчаткой) утолщен только за счет подкожной клетчатки, которая составляет 55.2–64.0% его толщины на холке и крестце и до 83.6% на груди, клетчатка четко отделена от дермального слоя кожи. Снизу жировую клетчатку подстилает слой подкожной мускулатуры, толщина которого гораздо больше на груди (до 175 мкм), чем на холке (33.9 мкм) и крестце (67.8 мкм). Собственно кожа (эпидермис с роговым слоем, сосочковый и сетчатый слои) гораздо тоньше. Так, толщина кожи на холке не превышает 65.2 мкм, на груди – 67.8 мкм, но на крестце немного больше – 82.7 мкм. Роговой слой и эпидермис очень тонкие (соответственно до 5.6 и 11.3 мкм). Роговой слой сильно отслаивается. Сосочковый и сетчатый слои не выражены. Кожа груди отличается сильной складчатостью. Все слои кожи лишены пигмента. Мелкие однодольчатые сальные железы в числе одной-двух имеются не у всех волос. Фолликулы волос, как указывалось выше, располагаются волнистыми рядами (рис. 4С), поодиночке или группами, среди них присутствуют крупные ости с двурядной лестничной сердцевинкой.

Строение кожи своеобразно на таких участках тела, как углы рта, вибриссная подушка, верхняя и нижняя губы, подошвы лап, которое мы опишем ниже при рассмотрении вибрисс и специфических кожных желез.

Вибриссная подушка. Микроструктура мистациальной кожи (рис. 4D) отличается от таковой на туловище как по метрическим параметрам, так и по степени развития структур. Здесь кожа сильно утолщена (1169.0 ± 28.1 мкм), в основном за счет сетчатого слоя. В этом слое присутствуют многочисленные крупные (толщиной до 102 мкм) пучки поперечнополосатой мускулатуры, которые ориентированы перпендикулярно поверхности кожи (рис. 4G, 4, 7). Роговой слой толстый (до 26 мкм), рыхлый и сильно отслаивается. Эпидермис без него тонкий (не более 12 мкм) и не образует

сосочков. Подкожная клетчатка почти не содержит жировых клеток. В коже эти клетки встречаются только в виде небольших кластеров и находятся глубже луковиц волос и вибрисс. Размеры жировых клеток не более 33.9×42.1 мкм. Кожа обильно иннервирована, в ее нижних отделах располагаются многочисленные пучки нервных волокон, толщина которых изменяется от 36.4 до 53.5 мкм. Кожа васкуляризована, присутствуют многочисленные сосуды, диаметр артериол достигает 57 мкм. Слой подкожной мускулатуры довольно тонкий (29.7–39.5 мкм). Фолликулы волос крупные (27.2–41.1 мкм), снабжены крупными (86.3×22.4 , 93.3×26.1 мкм) однодольчатыми сальными железами, которые, разрастаясь, полностью окружают волосную фолликул. Фолликулы вибрисс очень крупные, на поперечных срезах кожи они имеют размеры 477.0×907.2 , 824×418.7 мкм, снабжены толстой соединительнотканной капсулой (рис. 4G). При этом толщина капсулы неравномерная, изменяется от 27.0 до 116.0 мкм. В основании вибриссной сумки в нее проникает мощный (толщиной до 50.9 мкм) пучок нервных волокон, который делает характерный изгиб перед вхождением в фолликул. Поперечнополосатая мышца вибриссной сумки толстая (до 63 мкм), разветвляется на несколько пучков, которые охватывают нижнюю часть фолликула. Кавернозный синус хорошо развит (толщиной до 81 мкм), имеет типичное сетчатое строение. Сальные железы не крупные (72.6×30.2 ; 70.7×35.3 мкм), лежат по две в верхней части фолликула, но почти окружают фолликул.

Специфические кожные железы. Интересно, что у исследуемого вида не удалось обнаружить крупные СКЖ на туловище, такие как боковые (БЖ) и среднебрюшные железы (СБЖ), которые характерны для других видов подсемейства Cricetinae. Однако хорошо развиты сальные железы в углах рта, на губах, веках, а также мерокриновые потовые железы подошвенных мозолей.

Сальные железы углов рта. Железистое поле располагается в углах рта (рис. 4D, стрелка) и со стороны мездры имеет форму треугольника размером 8.1×7.6 мм (ширина к длине) и площадью 28.7 мм^2 , содержит 168 мелких (площадью 0.01 – 0.02 мм^2) округлых сальных желез (рис. 4E, 4F). Каждая железка может быть связана с одним белым тонким волоском (длиной 1.1–1.3) или может быть “свободной”. Кончики волосков обломаны. Толщина кожи вместе с подлежащим мощным мышечным слоем достигает 1232.5 ± 52.5 мкм. Волосные фолликулы диаметром 44–55 мкм могут залегать на такой глубине. Эпидермис незначительно утолщен (38–44 мкм), содержит слой зернистых клеток. Роговой слой толщиной до 34 мкм интенсивно отслаивается. Диаметр очень крупных сальных

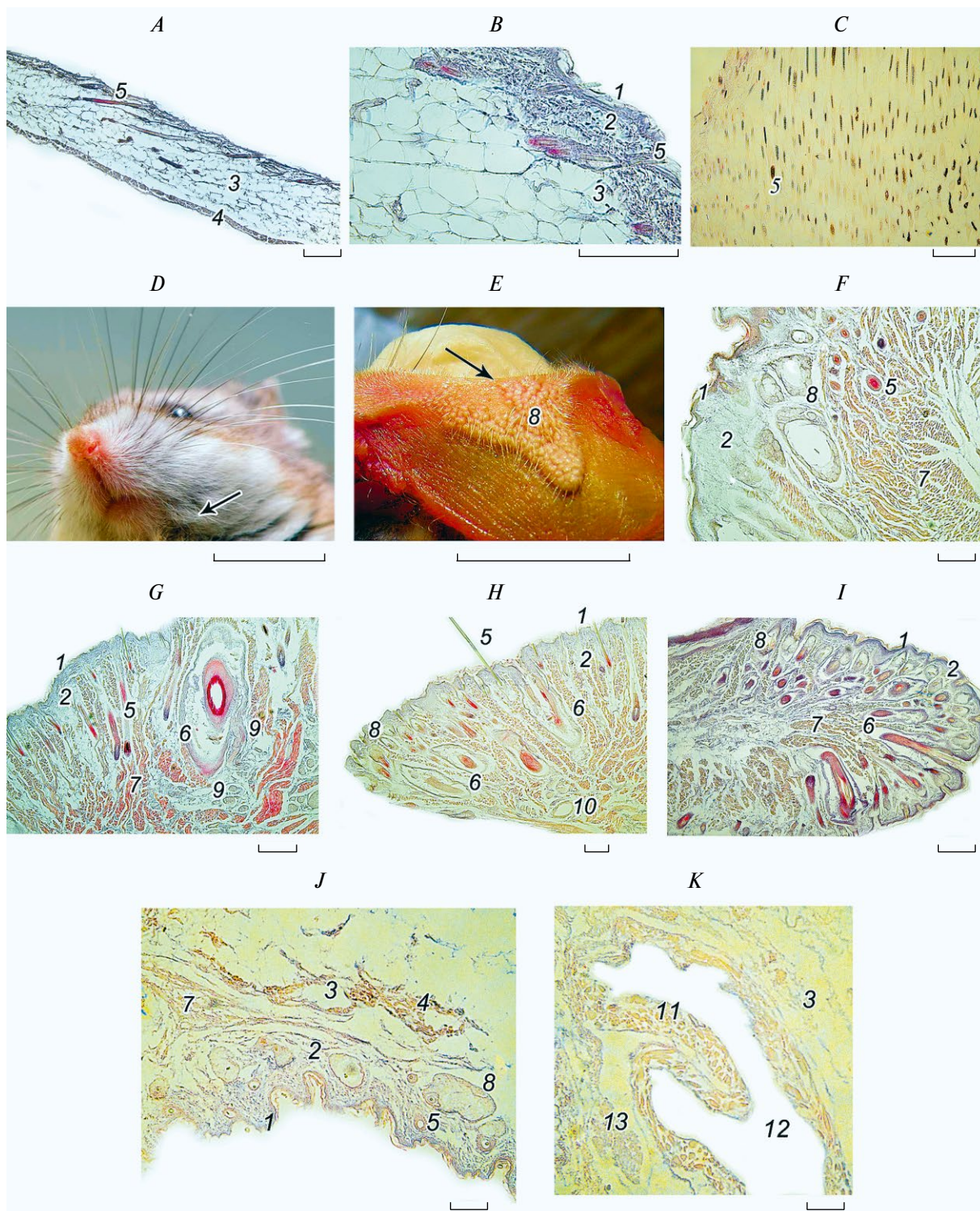


Рис. 4. Внешний вид кожи и микроструктура ее компонентов у взрослой самки *Urocrinetus kamensis*. *A, B* – кожа холки на продольном сечении; *C* – то же на поперечном сечении; *D* – морда хомячка, стрелкой указан угол рта; *E* – железистое поле угла рта; *F* – слюнные железы угла рта; *G* – вибриссная подушка; *H* – верхняя губа; *I* – нижняя губа; *J* – циркумвагинальная кожа; *K* – проктодеальная кожа. Окраска гистологических срезов гематоксилин-эозином. 1 – эпидермис; 2 – дерма; 3 – подкожная клетчатка; 4 – подкожная мускулатура; 5 – волосяной фолликул, волос; 6 – фолликул вибриссы; 7 – пучок мышечных волокон; 8 – слюнная железа; 9 – нерв; 10 – кровеносный сосуд; 11 – анальный сфинктер; 12 – анальный канал; 13 – проктодеальная железа. Микрофото. Масштаб: *A–C, F–I, L* – 100 мкм; *D–E, J, K* – 10 мм.

желез на поперечном срезе составляет 117–439 мкм. Железы активно секретируют, отличаются сильно расширенными центральными резервуарами, в которых присутствуют стержни некрупных волосков, и мелкими округлыми секреторными долями, располагающимися в ряд по периферии полости (рис. 4Н, 8).

Сальные железы нижней губы. Кожа нижней губы также утолщена (в среднем 512.0 ± 22.7 мкм) за счет проникновения в дерму мощной поперечнополосатой мускулатуры (рис. 4I, 7). Ее отличает наличие мелких, неглубоко залегающих волосков и вибрисс. Диаметр вибриссной сумки не превышает 100 мкм, кровеносные синусы хорошо развиты. Строение эпидермиса такое же, как в углах рта. Сальные железы волос некрупные, располагаются по две у каждого волосяного фолликула (рис. 4I, 8). Подкожная жировая клетчатка не развита, имеются лишь отдельные небольшие кластеры жировых клеток.

Мейбомиевые железы век. Кожа век тонкая не пигментированная и складчатая, с редкими мелкими и короткими ресницами. Подкожная жировая клетчатка и подкожная мускулатура развиты слабо. Мейбомиевые железы располагаются в ряд вдоль

ресничного края века, вытянуты поперек него. Железы имеют большие размеры (до 1.9×0.2 мм), открываются протоками на краю века. Они состоят из мелких долей и лишены крупных полостей.

Подошвенные эккриновые железы. Кожа подошв сильно отличается от кожи туловища, но в целом сходна с таковой у других млекопитающих, имеющих подошвенные мозоли и неоволощенную волярную и плантарную кожу. Подошвенные мозоли (*tori metatarsales*, *central pad*, *thenar*, *hypothenar*) и пальцевые мозоли (*tori digitalis*) крупные, хорошо сформированные, овальные или округлые (рис. 5А, 5В). На кисти тенар и центральная мозоль наиболее велики, их площадь равна соответственно 38.6 и 20.8 мм², а пальцевые мозоли почти в два раза мельче (11.1–12.5 мм²). На кисти площадь подошвы, занимаемая мозолями, составляет 43% от общей площади подошвы. На стопе толщина кожи максимальна в центральной части метатарзальной мозоли. Она достигает 5% толщины мозоли за счет толстого и слоистого эозинофильного рогового слоя и нижележащих слоев эпидермиса. Внутренняя поверхность эпидермиса представляет собой короткие сосочки (рис. 5С, 7, 8), внедряющиеся в сетчатый слой дермы, что формирует прочное сочленение по типу “замка” между эпидермисом и дермой.

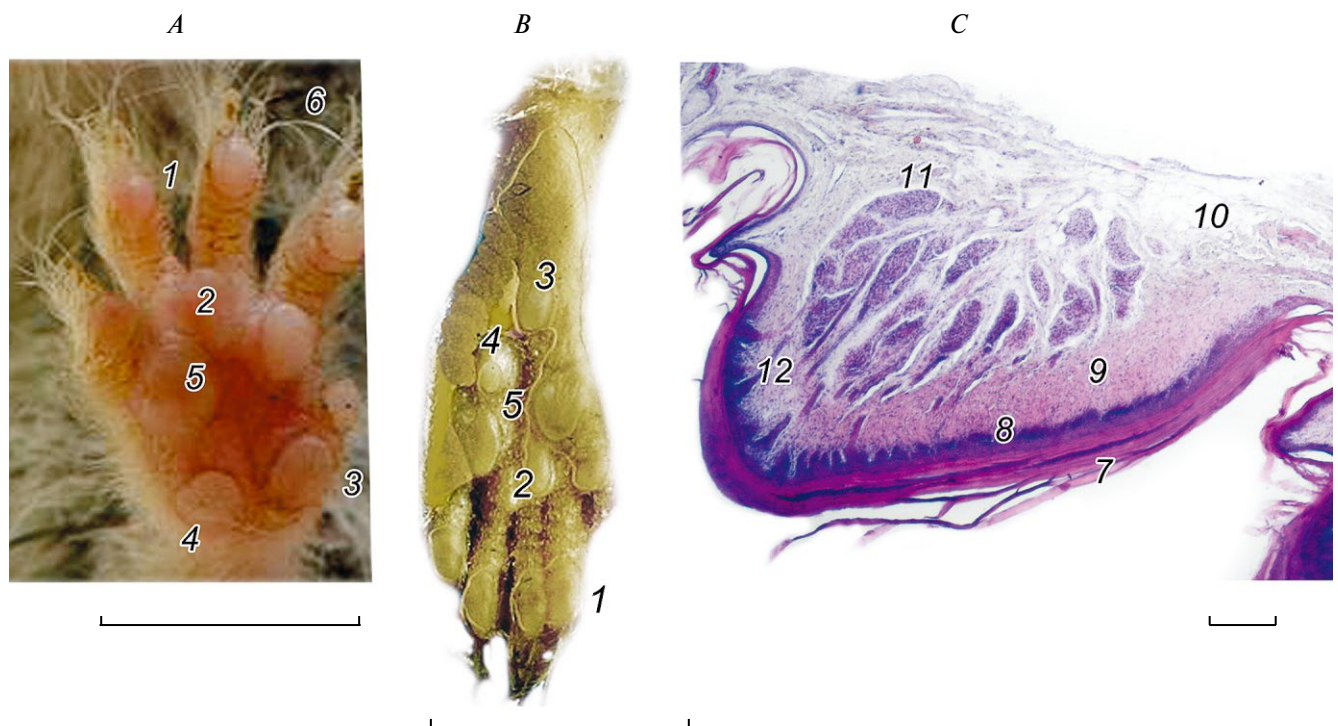


Рис. 5. Расположение и микроструктура подошвенных мозолей у взрослой самки *Urocrinetus kamensis*. А – волярная поверхность кисти; В – плантарная поверхность стопы; С – продольное сечение подошвенной мозоли кисти, окраска гематоксилин-эозином. Мозоли: 1 – пальцевые; 2 – метакарпальные/метатарзальные; 3 – тенар; 4 – гипотенар; 5 – центральная; 6 – волос; 7 – роговой слой; 8 – сосочковидный эпидермис; 9 – дерма; 10 – подкожная жировая клетчатка; 11 – эккриновая железа; 12 – проток эккриновой железы. Микрофото. Масштаб: А, В – 10 мм; С – 100 мкм.

В эти сосочки открываются протоки эккриновых желез (рис. 5С, 12). Сосочковый слой дермы эластичный, так как состоит из очень тонких коллагеновых и эластиновых волокон. Сетчатый слой, напротив, плотный, поскольку образован тесно переплетающимися толстыми пучками коллагеновых волокон. Основная масса эккриновых желез располагается глубоко в центральной части мозоли. На сагиттальном срезе центральной мозоли площадь железистого поля, образованного 10–12 вытянутыми в дорсо-вентральном направлении трубчатыми железами, составляет 177178.6 мм^2 , что занимает 30.4% площади всего продольного сечения мозоли (рис. 5С, 11). Секреторные отделы эккриновых желез свернуты в плотные сжатые с боков клубки, длинная ось которых проходит перпендикулярно поверхности мозоли. Размеры клубков изменяются от 420×57 до 244×69 мкм. Диаметр секреторной трубки колеблется от 10 до 16 мкм. Секреторный эпителий активно функционирует. Жировые клетки образуют небольшие скопления в донной части мозоли (рис. 5С, 10), а не сплошной слой, как в коже туловища (рис. 4А, 4В, 3). Кожа между мозолями очень тонкая, складчатая и не пигментированная, покрыта тонким роговым слоем, не содержит желез и волос. Волосы, снабженные незначительно увеличенными сальными железами, обрамляют подошву и пальцы. По две крупные мешотчатые сальные железы полностью окружают некоторые волосы.

Железы генитальной области. Значительно увеличенные, но однодольчатые сальные железы кольцевидно окружают анальное отверстие и вагину (рис. 4J, 8). В толстой (236.2 ± 22.0 мкм) и складчатой не пигментированной коже вагины их размеры достигают 106.5×63.4 , 208.6×100.8 мкм. Крупные сальные железы активно функционируют и связаны протоками с мелкими (диаметром 38–65 мкм) волосными фолликулами. Пигмент в этих железах отсутствует. Роговой слой очень тонкий (23 мкм) и активно десквамирующий. Кожа подстилается нетолстым слоем подкожной мускулатуры (рис. 4J, 7). Подкожная клетчатка развита очень сильно и содержит крупные кластеры жировых клеток (рис. 4J, 3).

Железы проктодеума. Кожа анальной области покрыта тонким эпидермисом с тонким роговым слоем. Сетчатый слой сильно развит, но жировая ткань отсутствует. На уровне сильно складчатого и толстого анального сфинктера располагаются типичные альвеолярно-трубчатые проктодеальные железы (рис. 4K, 13). Размеры доли железы равны 275.0×124.5 мкм, диаметр альвеол составляет 50–60 мкм. Узкие протоки желез открываются в проктодеум.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительно-морфологический анализ. *Волосяной покров.* Ранее мы исследовали кожу, волосы и специфические кожные железы у девяти видов, принадлежащих к шести родам подсемейства Cricetinae (*Cricetus*, *Nothocricetulus*, *Allocricetulus*, *Phodopus*, *Mesocricetus* и *Cricetulus*). Были описаны особенности строения кожи и волос, а также специфических кожных желез у представителей каждого рода. Выявлены три морфотипа СБЖ: железа-сумка без волос (у представителей рода *Allocricetulus*), железа-поле со специализированными волосами (у представителей рода *Nothocricetulus*) и железа-сумка, покрытая специализированными волосами (у представителей родов *Phodopus* и *Cricetulus*) (Чернова и др., 2022). Впервые у взрослых особей *A. curtatus* и *A. eversmanni* изучены специфические БЖ, располагающиеся в виде железистых полей билатерально на уровне косто-verteбрального угла (Чернова и др., 2021). Показано, что у представителей рода *Phodopus* имеются также специфические железистые комплексы в углах рта (Феоктистова, 2008). Причем у представителей этого рода присутствуют только СБЖ, а БЖ отсутствуют. Сочетание БЖ и СБЖ отмечается у эволюционно близких родов *Allocricetulus* и *Cricetus*. Однако, если у двух видов рода *Allocricetulus* боковые железы выражены слабо, а СБЖ — хорошо, то у обыкновенного хомяка (*C. cricetus*) — единственного представителя рода *Cricetus* — железы обоих типов хорошо развиты и активно используются зверьком при маркировочном поведении (Чернова и др., 2022). У представителей рода *Cricetulus* развиты СБЖ, а БЖ наряду с СБЖ обнаружены нами у *Cricetulus sokolovi* (Чернова и др., 2022). У представителей рода *Mesocricetus* имеются только БЖ, которые играют существенную роль в межвидовой коммуникации.

Таким образом, у всех изученных нами ранее представителей Cricetinae присутствуют либо СБЖ, либо БЖ, либо оба типа желез. Однако в данном исследовании, проведенном на тибетском хомячке, мы не обнаружили ни СБЖ, ни БЖ, что требует подтверждений на более обширной выборке.

Полиморфность шерсти. Сравнительно-морфологический анализ показал, что волосяной покров тибетского хомячка в целом сходен с таковым у других представителей Criceninae. Например, пестрый окрас шерсти *U. kamensis* также обусловлен зонарным окрасом волос разных категорий. Как и у представителей рода *Phodopus*, у тибетского хомячка отмечаются слабая дифференциация волосающего покрова, отсутствие ворса, мягкость и пушистость остей, неразвитая подпушь. Волосы средней длины (8–10 мм), пигментированные или бесцветные, напоминают пуховые. Однако в волосяном покрове тибетского хомячка отмечен

и ряд особенностей. Так, у этого вида направляющие волосы хорошо выражены и достигают толщины 38.9 мкм, что больше, чем у других представителей подсемейства. В то же время у *Phodopus* крупные направляющие волосы не обнаружены, а остевые условно разделяются на три размерных порядка, толщина самых крупных волос в зимней шерсти не превышает 34 мкм (Феоктистова, 2008, табл. 7.1). У *Nothocricetulus migratorius* самые толстые волосы достигают всего лишь 27–28 мкм (Соколов, 1973, вид указан как *Cricetulus migratorius*, с. 188). У *Allocricetulus* короткие направляющие волосы имеют толщину 34 мкм (Чернова и др., 2021, с. 1292).

Мы полагаем, что относительно толстые и длинные волосы у тибетского хомячка обеспечивают хорошую защиту покровов от механических повреждений, особенно предохраняя вентральную поверхность тела от истирания о каменистый субстрат. Эти волосы защищают и тонкие ости, прикрывая их сверху, что также обеспечивает эффективную теплозащиту, особенно необходимую при обитании в горах.

Расположение волос в целом сходно у большинства представителей сравниваемых таксонов: волосы растут пучками и группами (Феоктистова, 2008; Феоктистова, Чернова, 2008). Однако у тибетского хомячка они растут в основном поодиночке, образуя волнистые ряды, разделенные относительно большими промежутками безволосой кожи. Эту особенность можно связать с созданием объемной воздушной прослойки в шерсти. Шерсть у этого вида способна сильно распушаться, буквально превращая зверька в надутый “шарик”, что значительно усиливает теплозащитные свойства его волосяного покрова. Кроме этого, число волос на единицу площади у тибетского хомячка достигает 18000 на 1 см² на холке и 8000 на 1 см² на груди. Для сравнения у *N. migratorius* плотность волос почти вдвое меньше — 10000 на 1 см² (Соколов, 1973, с. 188), а у крупного *Cricetus cricetus*, у которого волосы растут пучками и имеются не только направляющие и остевые, но и многочисленные пуховые волосы, число волос на холке составляет всего лишь 2140 на 1 см² и на брюхе — 1255 на 1 см² (Чернова и др., 2022, табл. 2). Таким образом, шерсть тибетского хомячка служит ему отменной защитой от неблагоприятных погодных условий.

Волярная и плантарная кожа подошв лапок исследуемого вида лишена волос. Однако густые и длинные волосы растут на наружной поверхности лапок. Они покрывают сверху пальцы и коготки. На подошвах хорошо выражены мозоли (рис. 5А, 5В). У *Cricetulus* подошвы лап голые или покрыты волосами (Млекопитающие фауны СССР, 1963, с. 269), у *Cricetus cricetus* волосы растут лишь на задней части стопы (Соколов, 1977,

с. 198, 202), а у *Allocricetulus* подошвы лап не только имеют хорошо выраженные мозоли, но и опушены (Чернова и др., 2021).

Интересным представляется сравнение характера опушения подошв, микроструктуры подошвенных волос, расположения и степени развития подошвенных мозолей у всех рассмотренных видов с целью выявления адаптивных особенностей к обитанию на разном субстрате, а также особенностей пахучего следа, оставляемого эккриновыми железами, развитыми в мозолях. Поскольку разные виды имеют разное расположение мозолей на подошвах лап, то ожидается, что рисунок их пахучих отпечатков будет различаться, как и характер нанесения секрета (оттиском или при помощи волосяной кисточки) на субстрат.

Профиль остевого волоса тибетского хомячка такой же, как у других представителей подсемейства. Однако помимо характерного для большинства видов хомячков незначительного уплощения и утолщения стержня в верхней его части, а также тонких и лишенных сердцевин основания и вершины волоса, волосам тибетского хомячка присуща слабая волнистость (две-три перетяжки) нижней части стержня, напоминающая волнистость пуховых волос (рис. 2). У *Allocricetulus* и *Cricetulus* стержень остевого волоса прямой и без изгибов и перетяжек (Чернова и др., 2021, с. 2021), аналогичный волос *Nothocricetulus migratorius* имеет до двух перетяжек (Соколов, 1973, с. 188). У *Phodopus* самые тонкие ости также имеют три-четыре изгиба (Феоктистова, 2008, с. 92). Извитость тонких остей у хомячков, вероятно, восполняет отсутствие настоящей пуховой подпуши, так как, помимо усиления демпфирующих свойств волос, волнистое основание способствует распушению или сжатию шерсти и соответственно, увеличению или уменьшению объема воздушной прослойки.

Серцевина волос. Толщина сердцевин изменяется в зависимости от толщины волоса и участка, на котором проводятся измерения, максимальна в расширенной части стержня. У тибетского хомячка, содержащегося в виварии и погибшего весной, сердцевина развита так же (70% толщины волоса), как и у других представителей подсемейства Cricetinae, добытых весной или летом (*N. migratorius* — 76.5%) (Соколов, 1973, с. 188), *P. sungorus* (40–60%) (Феоктистова, 2008, табл. 7.1). В зимнее время толщина сердцевин больше примерно на треть, достигает 90% (Соколов, 1973, с. 188; Феоктистова, 2008, табл. 7.1). К сожалению, у нас не было зимней и летней особей тибетского хомячка из природы. Все же можно утверждать, что у этого вида относительно слабое развитие сердцевин сопровождается усилением механических

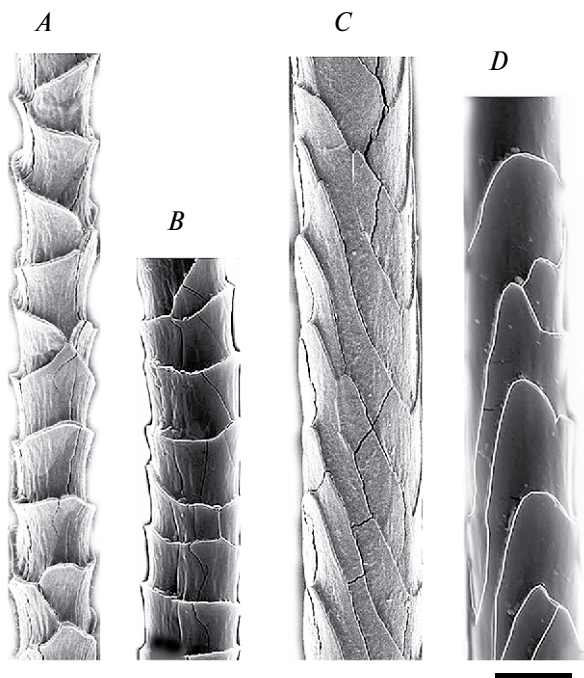


Рис. 6. Сходство орнамента кутикулы остевых волос холки *Urocricetus kamensis* (A, C), *Phodopus sungorus* (B) и *Ph. campbelli* (D). A, B – основание волоса; C, D – выше по стержню перед гранной. Данные РЭМ. Масштаб 10 мкм.

свойств стержня волоса, противостоящего механическому воздействию на волосяной покров и кожу.

Сердцевина лестничная одно- или двухрядная в зависимости от толщины волоса у всех хомячков. Перегородки сердцевин (диски) одинаковой толщины располагаются через равные промежутки в один ряд или двумя рядами. Видимо, имеется корреляция между толщиной сердцевинного канала и толщиной дисков, лимитирующая размеры последних: смещение дисков относительно друг друга происходит из-за того, что они просто не умещаются по два в один ряд поперек канала. Как и у других видов хомячков, диски сердцевин окрашенных волос содержат многочисленные пигментные гранулы типичных размеров и формы. Требуется специальное исследование на многочисленном сравнительном материале для выяснения разницы в толщине дисков в разных волосах, у разных особей (в зависимости от сезона, возраста) и у разных видов.

Орнамент кольцевидной или полукольцевидной кутикулы постепенно меняется по стержню – становится более плоским в толстой середине стержня, что вполне обычно для тонких волос млекопитающих в целом (Чернова, Целикова, 2004) и для хомячков, в частности (Феоктистова, 2008; Чернова и др., 2021). Известно, что для межвидового

сравнения обычно наиболее информативен участок стержня, расположенный выше основания волоса. Например, у *Allocricetulus* он покрыт вытянутыми вертикально крупными чешуйками, полностью или наполовину охватывающими стержень (Чернова и др., 2021, рис. 2D, 3D). Однако у тибетского хомячка этот участок имеет квадратные чешуйки (коронная кутикула) с сильно отодвинутыми от стержня краями, лежащими в один ряд (рис. 6A) и выше по стержню формирующими шевронный орнамент (рис. 6C). Сходный орнамент был найден нами на аналогичных участках стержня волос *Phodopus sungorus* (рис. 6B) и *P. campbelli* (рис. 6D), что может свидетельствовать о филогенетической близости родов *Urocricetus* и *Phodopus*.

Видоизменение орнамента по стержню направлено на обеспечение механической защиты волоса, в первую очередь его тонких участков (лишенных сердцевин и толстого коркового слоя), на которых размеры чешуи и площадь перекрытия между чешуйками велики. Возможно, такая кутикула способствует самоочищению волоса (“направленный эффект трения” по: Fraser, MacRae, 1980; Swift, 1999). Интересно, что сходная кутикула типична для волос летучих мышей и функции ее разнообразны (Чернова, Целикова, 2004, с. 194–207).

Вибриссы. Профиль вибриссы тибетского хомячка и степень развития в ней сердцевин вполне обычны для хомячков (рис. 2), а микроструктура (рис. 3M, 3N) сходна с таковой у *Phodopus* (Феоктистова, 2008, рис. 7.8). Сердцевина крупночешуйчатая, с тонкими и толстыми перегородками между полостями, и в некоторых отделах стержня отличается от сердцевин обычных волос, что подтверждает самостоятельный путь происхождения вибрисс (Чернова, 2006). У *Phodopus* в вибриссе сильно развита сердцевина в нижних отделах стержня, где она занимает 40–60% толщины стержня (Феоктистова, 2008, с. 100), для у *Allocricetulus* – лишь 20% стержня (Чернова и др., 2021). У тибетского хомячка сердцевина составляет до 33% стержня, т.е. хомячки этого вида по степени развития сердцевин занимают промежуточное положение среди других хомячков. У тибетского хомячка микроструктура волос хвоста напоминает таковую у вибрисс. Эти волосы обеспечивают не только механическую защиту хвоста, но, возможно, участвуют в тактильной ориентации, которая важна для тибетского хомячка, обитающего в норах и расщелинах скальных пород.

Микроструктура кожи. Кожа туловища хомячков тонкая и складчатая, непигментированная, с тонким эпидермисом, а если утолщена, то за счет жировой клетчатки. Граница между сосочковым, сетчатым слоями и жировой клетчаткой нечеткая. Крупные волосяные фолликулы могут залегать

в подкожной жировой клетчатке. Сальные железы развиты слабо, потовые апокриновые железы отсутствуют. Строение кожи и специфических желез варьируется в зависимости от участков тела.

Строение кожи тибетского хомячка сходно с таковым у других представителей подсемейства *Cricetinae* (Феоктистова, 2008; Чернова и др., 2021). Кожа тонкая и складчатая, непигментированная, а подкожная жировая клетчатка очень толстая, примерно в пять раз толще собственно кожи. Таким образом, как и у других хомячков, покровы (волосы, кожа, подкожная клетчатка и подкожная мускулатура) тибетского хомячка должны обладать хорошими теплозащитными свойствами, что важно для обитания в горных условиях (Smith, Hoffmann, 2008).

Тибетский хомячок обладает набором специфических кожных желез, в целом типичным для большинства грызунов и представителей семейства *Cricetidae* (Соколов, Чернова, 2001). К таким железам относятся (1) гипертрофированные сальные железы, образующие поверхностные железистые поля на губах, в углах рта, циркуманальной и вагинальной коже, (2) потовые эккриновые железы, собранные в железистые кластеры в толще волярных и плантарных мозолей, (3) мерокриновые альвеолярно-трубчатые проктодеальные железы, окружающие неплотным кольцом зону проктодеума анального канала. Однако, насколько нам позволяет судить изучение ограниченного материала (самца и самки), у тибетского хомячка отсутствуют крупные специфические железистые органы (непарная СБЖ и парные БЖ, характерные для других представителей подсемейства *Cricetinae* (*Phodopus*, *Allocricetulus*, *Cricetulus* и *Cricetus*) (Феоктистова, 2008; Чернова и др., 2021; Суров, Феоктистова, 2023). Для окончательного выяснения этого вопроса необходимо изучить более многочисленный материал. Железистое поле углов рта у тибетского хомячка по размеру и внешнему виду очень похоже на аналогичное поле хомячка Роборовского, наиболее древнего представителя рода *Phodopus*. У двух более молодых видов этого рода (джунгарского хомячка и хомячка Кэмпбелла) железистое поле углов рта устроено более сложно и имеет еще дополнительные мешотчатые структуры (Феоктистова, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный морфологический анализ кожного покрова и его дериватов у тибетского хомячка, наряду с чертами сходства их с таковыми у других представителей подсемейства *Cricetinae*, выявил ряд характерных признаков, участвующих в адаптации этого вида к условиям сурового

горного климата с резкими сезонными и суточными перепадами температур. Помимо обильной подкожной жировой клетчатки, это, например, изменение объема инертного воздуха в шерсти за счет структуры волосяного покрова, что обеспечивает эффективную теплозащиту при отсутствии многочисленной пуховой подпуши и яркого полиморфизма волос. Эффективную теплозащиту обеспечивает значительная густота шерсти, механизмы запасаения и увеличения объема воздушной прослойки в шерсти за счет волнистого расположения рядов волос и волнистого профиля нижних отделов остевых волос. Кроме того, присутствие в шерсти относительно длинных и толстых направляющих волос служит защитным механизмом для волосяного покрова этого обитателя скальных биотопов. Набор специфических кожных желез невелик по сравнению с таковым у других представителей подсемейства. Сильное развитие неопушенных подошвенных мозолей и присутствие в них комплексов активно секретирующих потовых эккриновых желез предполагают участие этих желез в химической коммуникации путем оставления мозаичного пахучего следа.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (FFER-2021-0002; FFER-2021-0004). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Исследование проводилось в соответствии с рекомендациями ARRIVE. Все эксперименты были одобрены Комитетом по этике исследований на животных и человеке при ФИЦ ИЦиГ СО РАН, Россия (протокол № 01/20 от 11 февраля 2020 г.), с соблюдением всех соответствующих инструкций и правил. Данная статья не содержит экспериментов на человеке, проведенных кем-либо из соавторов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Млекопитающие фауны СССР, 1963. Ч. 1 / Под общим руководством И.И. Соколова. Москва-Ленинград: Издательство Академии наук. 482 с.
- Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.

- Соколов В.Е., 1977. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Издательство “Высшая школа”. 494 с.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В., Шабдаш С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 280 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 2001. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС. 647 с.
- Суров А.В., Феоктистова Н.Ю., 2023. Обыкновенный хомяк. М.: Академия наук. 374 с.
- Феоктистова Н.Ю., 2008. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, химическая коммуникация. М.: Товарищество научных изданий КМК. 444 с.
- Феоктистова Н.Ю., Чернова О.Ф., 2008. Глава 7. Кожно-волосая покров / Н.Ю. Феоктистова. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, химическая коммуникация. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 89–133.
- Церевитинов Б.Ф., 1951. Дифференцировка волосяного покрова пушных зверей // Вопросы товароведения пушно-мехового сырья. Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего промысла. Вып. 10. С. 6–17.
- Чернова О.Ф., Куприянов В.П., Феоктистова Н.Ю., Суров А.В., 2021. Особенности строения кожи и ее дериватов у некоторых представителей подсемейства Cricetinae (Cricetidae, Rodentia): почему это важно знать // Зоологический журнал. Т. 100. № 11. С. 1288–1304.
- Чернова О.Ф., Хацаева Р.М., Куприянов В.П., Феоктистова Н.Ю., Суров А.В., 2022. Структурные особенности кожи, волос и специфических желез обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*, Cricetidae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 101. № 1. С. 101–116.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н., 2004. Атлас волос млекопитающих (Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе). М.: Товарищество научных изданий КМК. 428 с.
- Chernova O.F., 2006. Evolutionary aspects of hair polymorphism // Biology Bulletin. V. 33. № 1. P. 43–52.
- Abràmoff M.D., Magalhães P.J., Ram S.J., 2004. Image processing with ImageJ // Biophotonics International. V. 11. № 7. P. 36–42.
- Danforth C.H., 1925. Hair in its relation to questions of homogeneity and phylogeny // American Journal of Anatomy. V. 36. P. 47–68.
- Ding L., Liao J., 2019. Phylogeography of the Tibetan hamster *Cricetulus kamensis* in response to uplift and environmental change in the Qinghai – Tibet Plateau // Ecology and Evolution. V. 9. № 46. P. 7291–7306.
- Fraser R.D.B., MacRae T.P., 1980. Keratins // Symposium of the Society for Experimental Biology. V. 34. P. 211–246.
- Musser G.G., Carleton M.D., 2005. Superfamily Muroidea / In: D.E. Wilson, D.M. Reeder (Eds). Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. 3-rd. edition. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 894–1531.
- Hausmann L.A., 1930. Recent studies of hair structure relationships // Scientific Monthly. V. 30. P. 258–277.
- Hausmann L.A., 1944. Applied microscopy of hair // Scientific Monthly. V. 59. P. 195–202.
- Jiang Zh., Wang Y., Zhang E., et al., 2016. Red List of China's Vertebrates // Biodiversity Science. V. 24. № 5. P. 500–551.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Neumann K., et al., 2018. Molecular phylogenetics and taxonomy of dwarf hamsters *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867 (Cricetidae, Rodentia): Description of a new genus and reinstatement of another // Zootaxa. № 4387. P. 331–339.
- Romanenko S.A., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Pavlova S.V., 2021. Karyotypic and molecular evidence supports the endemic Tibetan hamsters as a separate divergent lineage of Cricetinae // Scientific Reports. V. 11. P. 10557.
- Swift J.A., 1999. Human hair cuticle: Biologically conspired to the owner's advantage // Journal of Cosmetic Science. V. 50. P. 23–47.
- Smith A.T., Hoffmann R.S., 2008. Subfamily Cricetinae / In: A.T. Smith, Xie Yan (eds). A Guide to the Mammals of China. Princeton. Oxford: Princeton University Press. P. 239–247.
- Smith A.T., Xie Y., 2013. Mammals of China. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 400 p.
- Teerink B.J., 1991. Hair of West-European Mammals: Atlas and Identification key. Cambridge University Press. 224 p.
- Tóth M., 2017. Hair and Fur Atlas of Central European Mammals. Nagykovácsi, Hungary. Pars. Ltd. www.hairatlas.hu.
<https://doi.org/10.18655/hairatlas>. 307 p.

**SKIN AND HAIR OF THE TIBETAN HAMSTER
(*UROCRICETUS KAMENSIS*, CRICETIDAE, RODENTIA):
A COMPARATIVE MORPHOLOGICAL ANALYSIS**

O. F. Chernova^{1,*}, N. Yu. Feoktistova^{1,}, I. B. Soldatova^{1,***}, A. V. Surov^{1,****}**

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

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

^{**}*e-mail: Feoktistovanyu@gmail.com*

^{***}*e-mail: ira-soldatova@mail.ru*

^{****}*e-mail: allocricetulus@gmail.com*

For the first time, using light and scanning electron microscopy, the fine structure of the skin and its derivatives (glands, hairs, whiskers) was studied in adult male and female Tibetan hamsters (*Urocricetus kamensis* Satunin 1903), a unique species of the subfamily Cricetinae that lives only in the highlands of the Tibetan Plateau. A comparative morphological analysis of the skin, along with features of its similarity with the skin of other hamsters, revealed a number of characteristic features in the Tibetan hamster that contribute to the adaptation of this species to the harsh mountain climate conditions with sharp seasonal and daily temperature fluctuations: abundant subcutaneous fatty tissue, a special hair structure that provides effective heat protection due to a significant change in the volume of inert air in the fur: significant hair density, wavy arrangement of rows of hairs and the profile of the lower sections of the guard hairs. The presence of relatively long and thick guide hairs in the fur serves to protect the coat in rocky habitats. The array of specific skin glands is little compared to other Cricetinae; no mid-ventral and flank glands were found, this being unique for representatives of the subfamily, but this requires confirmation based on more abundant material.

Keywords: fine structure, skin glands, histology, SEM, interspecific comparisons

УДК 599.323.45

КЛЮЧИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА MURIDAE (RODENTIA) УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА ПО ОДОНТОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

© 2024 г. С. В. Зыков^{а,*}

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

*e-mail: svzykov@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.12.2023 г.

После доработки 27.02.2024 г.

Принята к публикации 08.03.2024 г.

Для повышения точности видовой диагностики изолированных моляров представителей семейства Muridae проведен сравнительный анализ морфотипических и линейных одонтологических характеристик основных видов мышей фауны Уральского региона. Выявлены видоспецифичные типы строения первого и второго верхних и нижних моляров исследованных видов. На основании собственных и литературных данных по диагностике уральских видов Muridae составлены дихотомические диагностические ключи для изолированных моляров. Ключи позволяют проводить таксономическую идентификацию в тех случаях, когда применение краниальных и экстерьерных показателей невозможно. Диагностика мышей по одонтологическим признакам необходима для решения задач палеонтологии, палеоэкологии и биостратиграфии, а также в неонтологических исследованиях, направленных на определение спектров питания хищных млекопитающих и птиц.

Ключевые слова: мыши, диагностика, морфология, щечные зубы, Россия

DOI: 10.31857/S0044513424050102, **EDN:** UREXZC

Грызуны семейства Muridae широко распространены в Палеарктике и являются важным компонентом сообществ мелких млекопитающих. В Старом Свете мыши — одна из доминирующих групп грызунов как по числу видов, так и по численности. Эти грызуны приурочены преимущественно к лесной зоне и разным типам лесостепных и лугово-степных ландшафтов тропического, субтропического и умеренного поясов (Аргиропуло, 1940; Громов, Ербаева, 1995; Krystufek, Vohralík, 2009). Высокая доля во многих сообществах млекопитающих позволяет использовать мышей как объект многочисленных зоологических и мониторинговых исследований (Григоркина, Пашнина, 2007; Ялковская и др., 2010; Большаков и др., 2012).

В ископаемой летописи мыши представляют собой элемент, маркирующий межледниковые, а также антропогенные сообщества, и могут быть использованы в биостратиграфии и палеогеографии в качестве маркера палеоклиматических изменений. Вместе с другими элементами фауны ископаемые остатки мышей отражают разные этапы формирования лесных биотопов межледниковий (Мотузко, 2007; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

На основании молекулярных данных установлено, что масштабная колонизация мышей, в результате которой сформировались современные границы ареалов, прошла в постледниковые (Latrine et al., 2020; Kozyra et al., 2021; Yalkovskaya et al., 2022). Однако подробности о ходе колонизации и голоценовой истории отдельных видов не подтверждены фактами описания ископаемых остатков, отчасти из-за отсутствия надежных критериев идентификации представителей Muridae в ископаемой летописи.

В диагностике рецентных видов семейства Muridae чаще всего используются экстерьерные параметры и признаки краниального скелета (Аргиропуло, 1940; Загороднюк, Федорченко, 1993; Громов, Ербаева, 1995; Большаков и др., 2000). Несмотря на высокую эффективность, использование этих параметров осложняется большим количеством близких видов и высоким уровнем внутривидовой изменчивости. Кроме того, использование экстерьерных характеристик ограничивается лишь диагностикой современных животных и не применимо в палеонтологических исследованиях. Поскольку ископаемый материал чаще всего представлен изолированными молярами или

отдельными элементами краниального скелета, поиск одонтологических параметров для точной диагностики мышей является важным направлением в четвертичной палеонтологии (Мотузко, 2007; Aguilar et al., 2008; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

При определении мышей наиболее сложно провести дифференциацию видов, относящихся к одному размерному классу (Aguilar et al., 2008), линейные параметры зубной системы зачастую сильно перекрываются, и диагностика таких видов возможна только с привлечением многомерного анализа (Лашкова, Дзевеин, 2002; Aguilar et al., 2008; Knitlová, Horáček, 2017). Зачастую сложные в определении экземпляры в видовых списках фигурируют в ранге семейства, рода или группы видов *Apodemus* ex gr. *Agrarius*–*sylvaticus* (=ex gr. *Apodemus*–*Sylvaemus*) (Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1993). Для точной диагностики ископаемых остатков мышей, принадлежащих одному размерному классу, необходимы поиск и уточнение видо-специфичных признаков, пригодных для использования на ископаемом материале (Мотузко, 2007; Aguilar et al., 2008; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

На территории Уральского региона в настоящий момент семейство Muridae представлено шестью видами (Шварц, Павлинин, 1960; Большаков и др., 2000; Изварин и др., 2013): серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout 1769), домовая мышь (*Mus musculus* Linnaeus 1758), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas 1771), малая лесная мышь (*Apodemus uralensis* Pallas 1811), желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis* Melchior 1834) и мышь-малютка (*Micromys minutus* Pallas 1771).

В четвертичных отложениях Уральского региона обилие остатков мышей сильно варьирует в зависимости от географического положения местонахождения и возраста отложений. Показано, что наиболее обильно ископаемые остатки мышей представлены в местонахождениях Южного Урала. С данной территории, а также с территории Южного Предуралья известны и самые ранние находки ископаемых остатков мышей *Apodemus flavicollis*, датируемые поздним плейстоценом (Смирнов и др., 1990). На Среднем Урале единичные остатки мышей встречаются в позднелайстоценовых отложениях. Обильно остатки мышинных в ископаемых отложениях Среднего Урала начинают встречаться со второй половины среднего голоцена (Смирнов, 1993).

Цель данной работы — систематизировать и обобщить имеющиеся данные по диагностическим структурам коренных зубов мышей и составить определительные ключи, позволяющие проводить диагностику изолированных моляров представителей семейства Muridae Уральского региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал

Разработка определительных ключей выполнена на основании изучения изменчивости представителей семейства Muridae Уральского региона (Зыков и др., 2010; Зыков, 2011) с привлечением собственных сборов и коллекций Музея Института экологии растений и животных УрО РАН, а также обзора литературных данных о классических и современных подходах к диагностике мышей (Miller, 1912; Аргиропуло, 1940; Storch, 1987; Ларина, Еремина, 1988; Kawamura, 1989; Мотузко, 2007; Aguilar et al., 2008; Krystufek, Vohralík, 2009; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

С целью выявления диагностических признаков моляров для анализа линейных и морфотипических характеристик в общей сложности были использованы моляры 509 особей различных представителей Muridae Уральского региона из Свердловской, Оренбургской и Тюменской областей, а также с территории Башкортостана. Объем выборки (экз.) составил: *M. musculus* 142, *A. flavicollis* 84, *A. agrarius* 123, *A. uralensis* 160. Видовую принадлежность исходного материала определяли по экстерьерным параметрам.

Учитывая тот факт, что мышь-малютка и серая крыса хорошо диагностируются по размерным характеристикам, специальные исследования изменчивости данных видов не проводились и в качестве диагностических параметров использовали литературные данные. В рамках данной работы основное внимание уделено поиску признаков для надежной диагностики среднеразмерных представителей семейства Muridae, а именно видов родов *Apodemus* и *Mus*. Основное внимание при разработке определительных ключей было уделено первому и второму верхним и нижним молярам, поскольку по третьим верхним и нижним молярам диагностика затруднена.

Систематика исследованных видов на сегодняшний день не имеет однозначного трактования, в частности дискуссионным остается родовой или подродовой статус *Sylvaemus* (Musser, Carleton, 2005; Павлинов, Хляп, 2012). Учитывая равноправность использования обоих вариантов (Лисовский и др., 2019), в данной работе мы принимаем подродовой статус *Sylvaemus* (Wilson et al., 2017).

Морфологические особенности моляров и подходы к диагностике представителей семейства Muridae

Коренные зубы представителей Muridae брахиодонтные с хорошо развитыми корнями. Зубная формула: I1/1, C0/0, P0/0, M3/3 = 16. Верхние моляры (M1, M2, M3) имеют три ряда бугорков, расположенных в поперечных гребнях (лофах). На

нижних молярах (m1, m2, m3) находятся два ряда бугорков, как у *Cricetidae*, но многие мышинные имеют дополнительный буккальный ряд. Если у некоторых видов мышей дополнительный ряд бугорков на нижних молярах редуцирован, то ключевым отличием этих мышей от хомяков является наличие дистальных непарных бугорков на m1 и m2. В некоторой степени морфологические признаки моляров мышей схожи с молярами мышовок (*Sicista*), однако моляры мышовок характеризуются более сложной структурой, т.к. на окклюзионной поверхности имеют дополнительные гребни, соединяющие бугорки (шпоры) (рис. 1).

В качестве основных диагностических структур моляров мышей обычно используют линейные размеры, морфологию бугорков жевательной поверхности, а также количество и расположение корней.

Наиболее точными морфологическими структурами, позволяющими надежно диагностировать представителей семейства *Muridae*, является морфология бугорков жевательной поверхности. Конфигурация бугорков жевательной поверхности так же подвержена изменчивости, причем нижние зубы более консервативны, чем верхние (Несин, 2013). Во избежание путаницы в номенклатуре бугорков, необходимо использовать унифицированную схему. В настоящее время в литературе встречается различные варианты номенклатуры бугорков жевательной поверхности мышей. Детальный анализ различных подходов к обозначению элементов жевательной поверхности выполнен Несиным (2013). Мы в своей работе следуем рекомендациям

этого автора, принимаем номенклатуру бугорков по Сторху (Storch, 1987) (рис. 2).

Для сравнительного анализа межвидовых различий в конфигурации бугорков жевательной поверхности современных моляров модельных видов использовали комплекс из вариаций 23 неметрических признаков (рис. 3). Для формирования набора неметрических признаков использовались собственные наработки (Зыков и др., 2010; Зыков, 2011; Zыkov, Izvarin, 2020), а также имеющиеся в литературе данные по изменчивости моляров различных видов *Muridae* (Kawamura, 1989; Krystufek, Vohralík, 2009; Jeannet, Mein, 2016; Knitlová, Horáček, 2017).

Высокую эффективность в диагностике представителей семейства *Muridae* показывает метод оценки линейных характеристик моляров. Для идентификации морфологически близких видов мышей применяются линейные промеры длины и ширины моляров (Лашкова, Дзевеин, 2002; Jeannet, Mein, 2016), схемы промеров также могут быть дополнены линейными характеристиками отдельных бугорков (Aguilar et al., 2008; Knitlová, Horáček, 2017). Многомерный анализ хорошо зарекомендовал себя в сложных случаях видовой диагностики. Применение многомерных методов особенно актуально для диагностики *Muridae* европейской части Евразии, где наблюдается значительное перекрывание ареалов нескольких морфологически близких видов.

Учитывая отсутствие в фауне Уральского региона видов-двойников, диагностика которых вызывает сложности, в данной работе использовалась

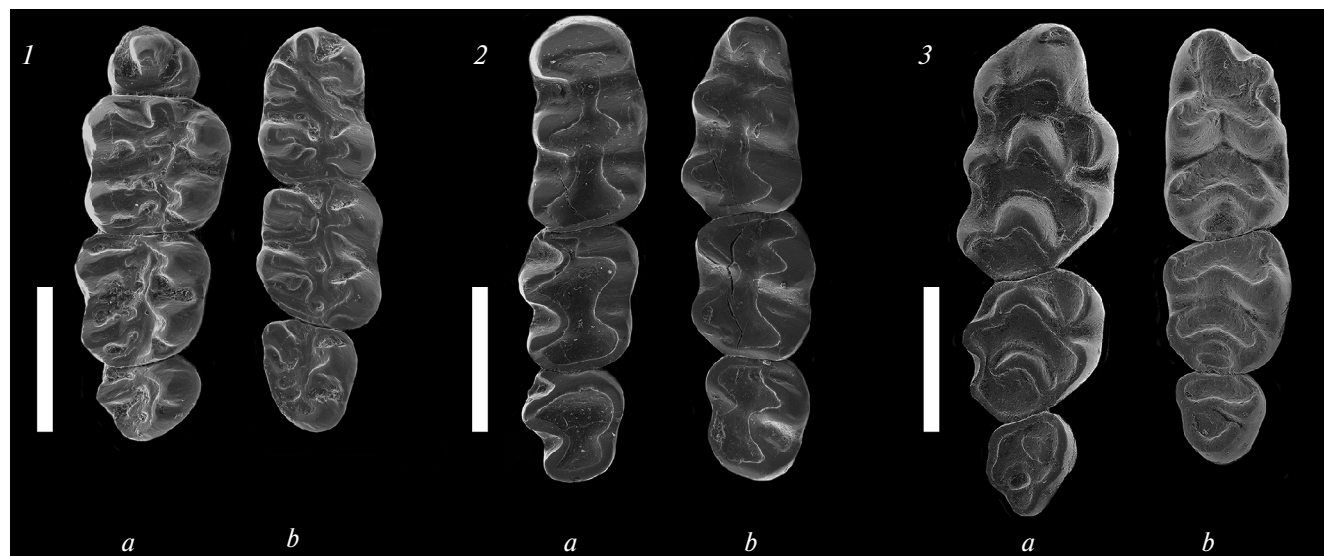


Рис. 1. Структура жевательной поверхности верхнего (a) и нижнего (b) зубного ряда лесной мышовки (*Sicista betulina* Pallas 1779) (1), хомячка роборовского (*Phodopus roborovskii* Satunin 1903) (2) и домового мыши (*M. musculus*) (3). Масштаб 1 мм.

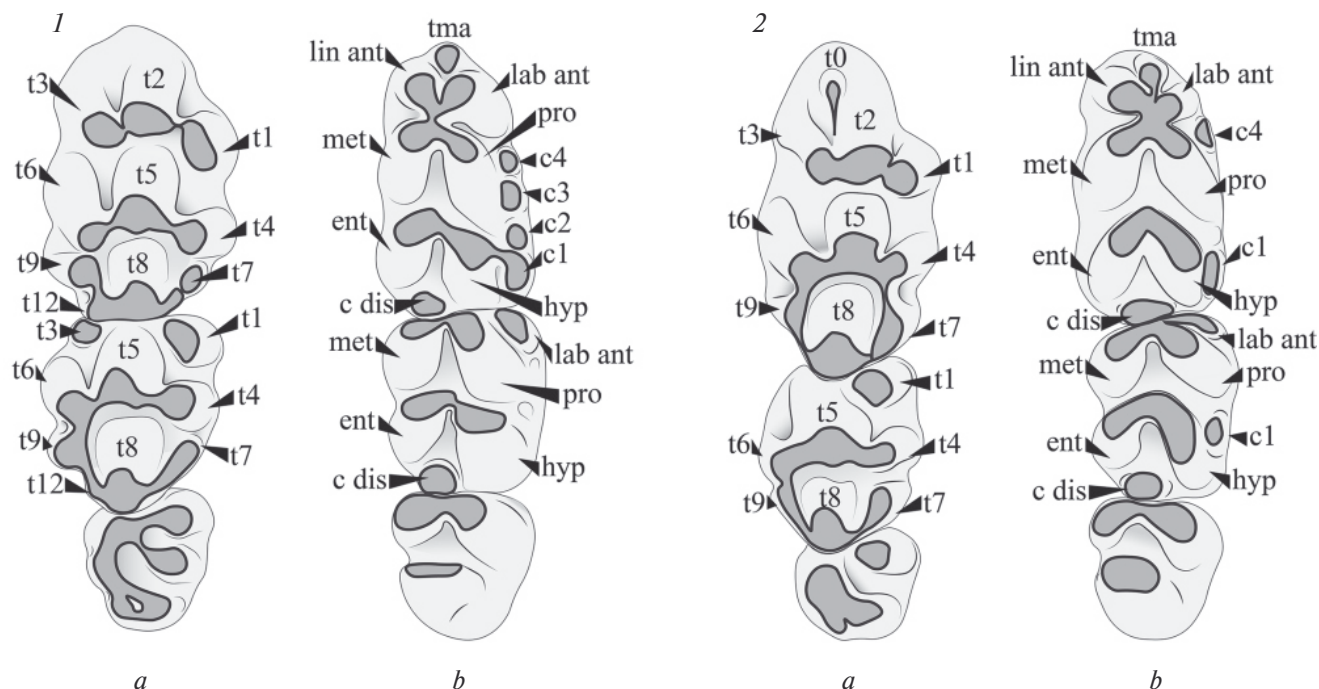


Рис. 2. Номенклатура бугорков жевательной поверхности (по: Storch, 1987) на примере верхнего (а) и нижнего (б) зубного ряда малой лесной (1) и полевой (2) мышей. t0–t12 – tubercule (бугорок), tma – медиальный антероконид, lab ant – лабиальный антероконид, lin ant – лингвальный антероконид, met – метаконид, pro – протоконид, ent – энтоконид, hyp – гипоконид, c dis – задний цингулид, c1–c4 – бугорки дополнительного буккального ряда (цингулярные конулы).

только коронарная длина коренных зубов. При анализе размерных характеристик моляров может быть использована коронарная либо альвеолярная длина. Поскольку данная работа направлена, в первую очередь, на диагностику изолированных моляров, мы используем максимальную коронарную длину, измеренную между самыми крайними точками коронки (рис. 2). Промеры выполнены на стереомикроскопе Leica с помощью окуляр-микрометра с точностью 0.01 мм.

Анализ неметрических и линейных признаков моляров проводили с учетом индивидуального возраста особей. Весомый вклад в морфологическую изменчивость моляров мышей вносит ярко выраженная возрастная изменчивость жевательной поверхности, вызванная стиранием коронки. По степени стирания моляров выделяют несколько возрастных классов, количество которых может варьировать у разных исследователей (Adamczewska-Andrzejewska, 1973; Клевезаль, 2007; Карасева и др., 2008; Колчева, 2009; Knitlová, Hořáček, 2017). Поскольку для диагностики мышей вопрос определения календарного возраста не является критичным, разброс в количестве стадий стирания у различных видов, описанных в литературе, можно обобщить до пяти базовых стадий: 1 – третий

моляр не прорезался; 2 – третий моляр прорезался, наблюдается незначительная стертость бугорков; 3 – бугорки стерты, значительно наблюдается слияние бугорков; 4 – бугорки сильно стерты, в поперечных рядах сливаются, образуя единый эмалевый контур; 5 – бугорки стерты полностью, жевательная поверхность моляра представлена единым эмалевым контуром по периметру зуба. Сильно стертые моляры не включались в анализ.

Статистическую оценку межвидовых различий по линейным и неметрическим характеристикам моляров мышей проводили с помощью U-критерия Манна – Уитни и дисперсионного анализа (ANOVA), используя программу STATISTICA 8.0.

Для диагностики изолированных моляров и фрагментов краниального скелета представителей семейства Muridae также используется метод учета количества корней моляров и анализа формы альвеолярного рисунка верхней и нижней челюстей. Морфологическая структура корней не всегда позволяет точно определить видовую принадлежность и является вспомогательной, однако дает возможность довольно точно дифференцировать мышей на уровне рода (Zimmermann, 1962; Zejda, 1965; Lawrence, Brown, 1967; Görner, Hackethal,

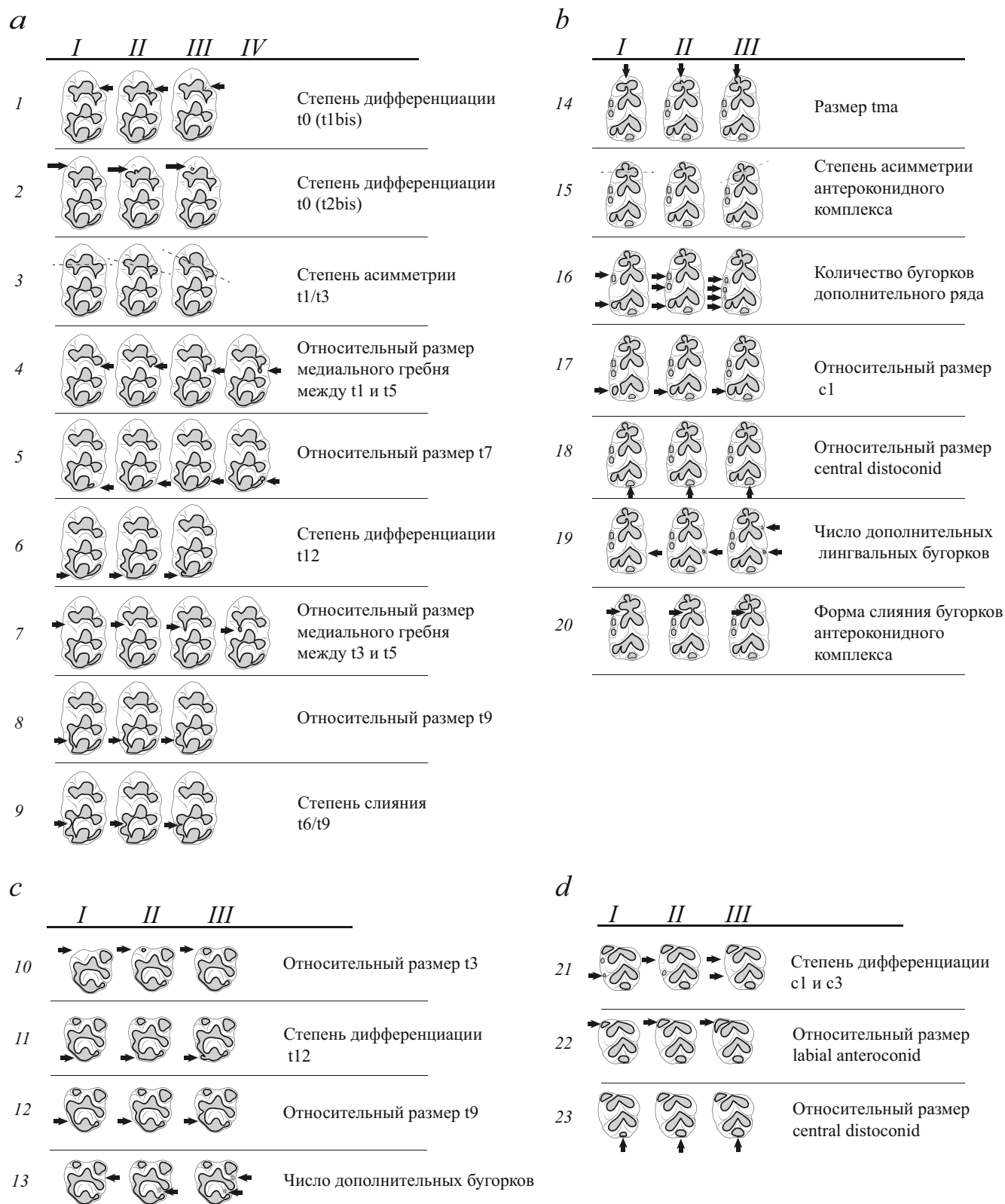


Рис. 3. Список неметрических признаков первого и второго верхних моляров и первого и второго нижних моляров Muridae (1–23), а также диапазон их вариаций (I–IV): *a* – первый верхний моляр (M1), *b* – первый нижний моляр (m1), *c* – второй верхний моляр (M2), *d* – второй нижний моляр (m2).

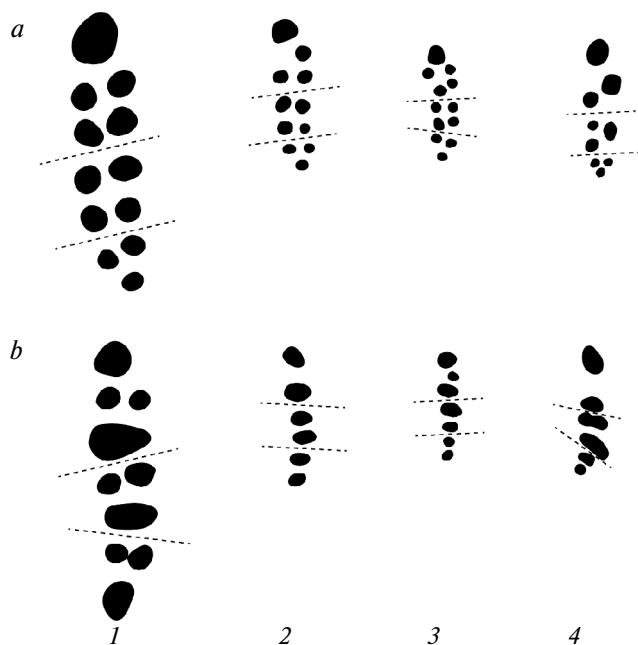


Рис. 4. Альвеолярный рисунок верхнего (а) и нижнего (б) зубного ряда для рода *Rattus* (1), рода *Apodemus* (2), *M. minutus* (3) и *M. musculus* (4) (по: Görner, Hackethal (1988) с изменениями). Пунктирной линией обозначена граница между молярами.

1988) (рис. 4). Также альвеолярный рисунок корней на костях верхней и нижней челюстей позволяет определить родовую принадлежность элементов краниального скелета в отложениях в случае, когда зубы отсутствуют. Несмотря на высокую консервативность числа корней на разных молярах, присутствует некоторая вариабельность альвеолярного рисунка, которая проявляется в числе и форме альвеол дополнительных корней, а также в форме слияния альвеол основных корней. Доля встречаемости каждого альвеолярного рисунка, а также наличие уникальных вариантов могут быть видоспецифичными признаками в пределах рода *Apodemus* (Zejda, 1965). Специальное исследование этого признака в рамках данной работы не проводилось, однако при изучении ископаемого материала нередко приходится обращаться к структуре альвеолярного рисунка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Линейные промеры и морфотипические характеристики моляров имеют разную эффективность при проведении таксономической идентификации видов мышей, поэтому наилучший результат дает совместное использование данных параметров. В фауне Уральского региона присутствуют контрастные по размеру виды семейства Muridae, в частности серая крыса как самый крупный и мышь

малютка как самый мелкий представители. В диагностике данных видов в качестве основных признаков мы используем размерные характеристики моляров. Для остальных видов мышей наблюдается перекрытие в размерах моляров, в связи с чем в их диагностике преимущественно использовались морфотипические характеристики моляров. Особое внимание в данной работе уделено морфологическим особенностям моляров рода *Apodemus*, т. к. данная группа в большей степени вызывает трудности при диагностике.

В сложных случаях диагностики, кроме определительных таблиц, можно использовать эталонные коллекции различных видов Muridae или графическое изображение конфигурации жевательной поверхности (рис. 5).

Линейные характеристики моляров, а именно максимальная длина, слабо подвержены влиянию возрастной изменчивости после полного формирования зубного ряда, исключением являются размеры сильно стертых коронок. С учетом отсутствия в анализируемых выборках старых и очень молодых животных данные по разным возрастным группам объединялись. В результате анализа межвидовых различий среднеразмерных родов *Apodemus* и *Mus* Уральского региона было показано наличие ярко выраженного хиатуса по длинам моляров лишь для желтогорлой мыши, у остальных видов наблюдалось значительное перекрывание размеров моляров (табл. 1).

Перед оценкой степени межвидовой дифференциации по комплексу неметрических признаков была проведена оценка взаимосвязи изучаемых параметров со степенью стертости коронки. При сравнении различных стадий стертости моляров было показано, что значимые различия наблюдаются по признакам: 4 — относительный размер медиального гребня между $t1$ и $t5$ и 7 — относительный размер медиального гребня между $t3$ и $t5$ на $M1$, 18 — относительный размер central distoconid на $m1$, 23 — относительный размер central distoconid на $m2$ (Mann–Whitney U Test, $p < 0.05$).

Анализ межвидовых различий неметрических характеристик проводился попарно между разными видами, в результате были выявлены значимые структурные различия между молярами исследованных видов. В результате выявленных различий можно составить морфооблик каждой категории моляра, характерного для исследуемых видов.

На всех молярах домовой мыши отмечена наибольшая редукция бугорков. При анализе частот встречаемости различных качественных характеристик моляров было отмечено отсутствие $t7$ на $M1$ и $M2$, редукция tma и дополнительных бугорков на $m1$, а также редукция добавочных структур

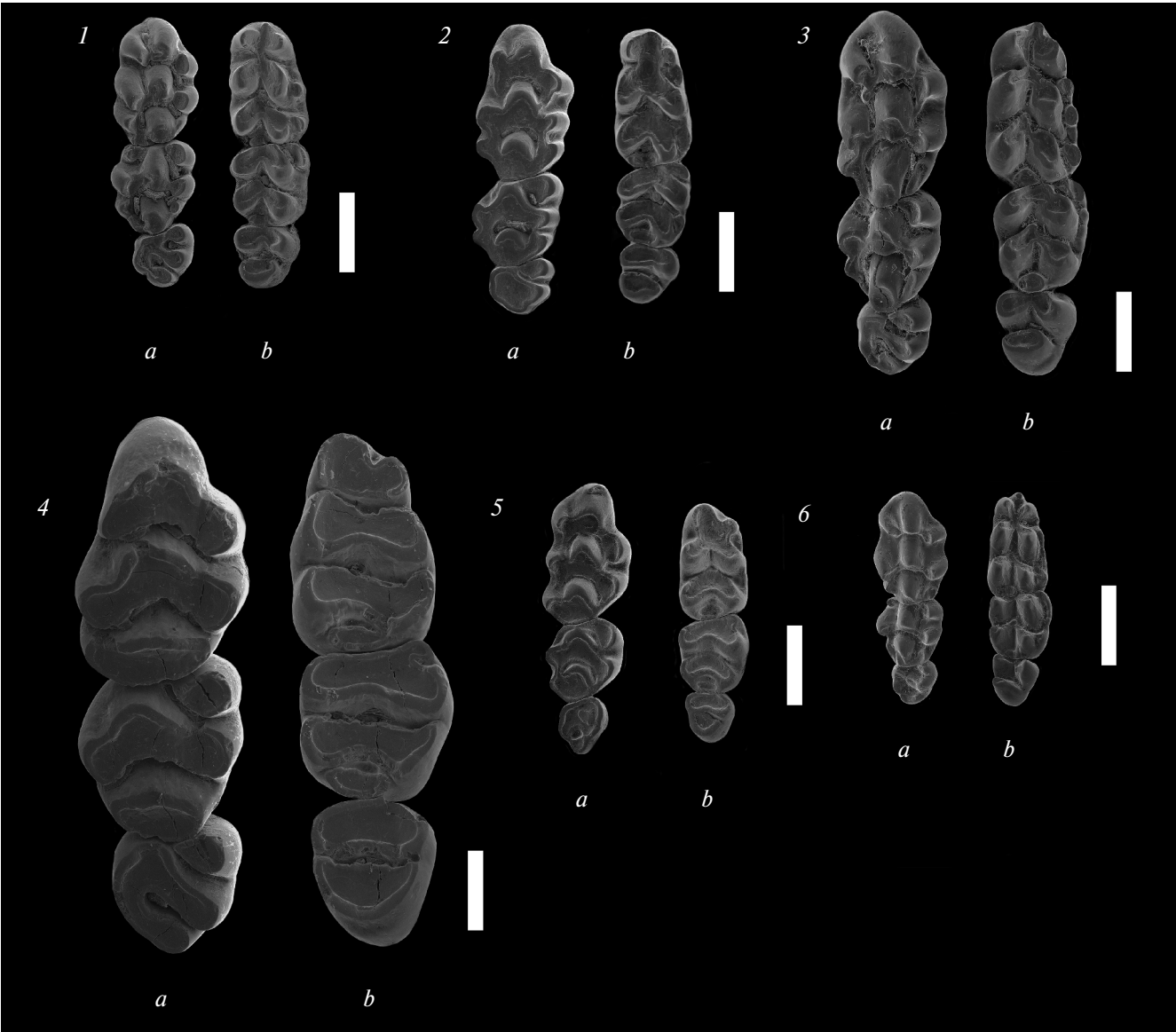


Рис. 5. Конфигурация жевательной поверхности верхнего (a) и нижнего (b) зубного ряда представителей семейства Muridae Уральского региона: 1 – *A. uralensis*, 2 – *A. agrarius*, 3 – *A. flavicollis*, 4 – *R. norvegicus*, 5 – *M. musculus*, 6 – *M. minutus*. Масштаб 1 мм.

Таблица 1. Коронарная длина первого и второго верхних моляров, а также первого и второго нижних моляров некоторых видов фауны мышей Уральского региона

Вид	n	M1		M2		m1		m2	
		Min–Mean–Max	SD	Min–Mean–Max	SD	Min–Mean–Max	SD	Min–Mean–Max	SD
<i>A. agrarius</i>	96	1.80–1.96–2.13	0.095	0.98–1.10–1.23	0.059	1.51–1.60–1.72	0.055	0.90–1.10–1.20	0.061
<i>A. flavicollis</i>	80	2.04–2.26–2.40	0.063	1.28–1.45–1.58	0.062	1.84–2.02–2.25	0.063	1.28–1.37–1.53	0.048
<i>A. uralensis</i>	89	1.36–1.49–1.66	0.066	0.92–1.04–1.15	0.045	1.33–1.49–1.62	0.069	0.91–1.07–1.12	0.057
<i>M. musculus</i>	75	1.48–1.61–1.75	0.078	0.78–0.98–1.04	0.111	1.44–1.52–1.64	0.053	0.82–1.01–1.12	0.091

Примечания. Min – минимальное значение, Mean – среднее, Max – максимальное значение, SD – стандартное отклонение.

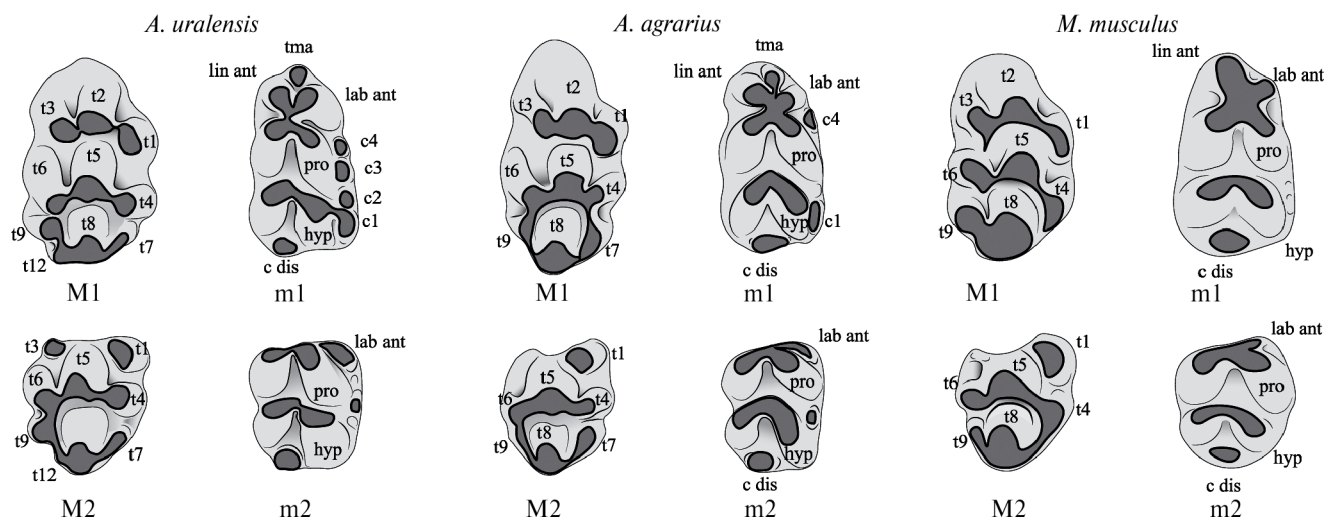


Рис. 6. Наиболее часто встречаемые конфигурации бугорков жевательной поверхности первого и второго верхних моляров, а также первого и второго нижних моляров *A. uralensis*, *A. agrarius*, *M. musculus*

на всех молярах. Характерным признаком для M2 также стоит отметить отсутствие t3 в 70% случаев, у остальных особей этот бугорок выражен слабо и может быть представлен в виде гребня. Лабиальный антероконид на m2 маленький и в большинстве случаев не заходит больше чем на половину протокониды (рис. 6).

Наименьшая степень редукции как основных, так и дополнительных бугорков отмечена у представителей подрода *Sylvaemus*. В данном подроде часто представлены t0 (t1bis и t2bis), а также t12 (60–84% случаев). Однако наблюдается относительное уменьшение размеров t7 на M1 и M2. Бугорки буккального дополнительного ряда m1 и m2 хорошо выражены у всех анализируемых особей малой лесной и желтогорлой мышей (рис. 6). В ряде случаев дополнительные бугорки m2 могут иметь вид эмалевого валика.

У полевой мыши отмечено отсутствие t3 на M2 в 88% случаев. Кроме того, для данного вида специфична значительная асимметрия ряда бугорков t1–t3 на M1, причем t3 небольшой и сильно прижимается к t2. Такая же асимметрия выражена и у домовых мыши, но обусловлена отсутствием t7. В случае полевой мыши такая асимметрия вызвана смещением t3 и t2 вперед за счет сильно выдающегося вперед корня. На молярах полевой мыши наблюдается увеличение относительных размеров t7 на M1 в отличие от видов подрода *Sylvaemus*. На втором верхнем моляре в 80% случаев наблюдается уменьшение размеров t9. Нижние моляры характеризуются частичной редукцией бугорков дополнительного буккального ряда. Отличительная особенность полевой мыши — отсутствие дополнительных структур в основании протоконидов на m1 и m2, при этом основание протокониды фактически выходит на край зуба. Лабиальный

антероконид на m2 узкий и вытянутый. Между прото- и гипокониды присутствует дополнительный бугорок (c1), в некоторых случаях сильно редуцированный, но его можно обнаружить. В случае сильной редукции лабиального антероконида, которая встречается в 9% случаев, наличие c1 позволяет различить m2 полевой и домовых мыши. В редких случаях (менее 1%) фиксируется отсутствие tma на m1, при этом усиливается асимметрия антероконидного комплекса (рис. 6).

Диагностические ключи щечных зубов видов Muridae M1 (первый верхний моляр)

- 1(2) Максимальная длина моляра превышает 2.5 мм. Бугорок t3 слабо развит и сливается с t2 *R. norvegicus*
- 2(1) Максимальная длина не превышает 2.5 мм.
- 3(4) tb7 отсутствует, на лингвальной стороне зуба только два бугорка (tb1 и tb4) (рис. 6) *M. musculus*
- 4(3) tb7 имеется, на лингвальной стороне зуба три бугорка (tb1, tb4 и t7).
- 5(6) Размеры моляра маленькие, обычно не превышают 1.4 мм *M. minutus*
- 6(5) Размер моляра обычно превышает 1.4 мм.
- 7(8) t3 небольшой и сильно прижимается к t2, вследствие чего моляр выглядит асимметрично. t7 хорошо развит, на ранних стадиях стирания соединяется с t8 и t4. Моляр вытянут в длину, передний корень сильно выступает вперед (рис. 6) *A. agrarius*
- 8(9) t3 по размеру сопоставим с t1, моляр выглядит симметричным. t7 небольшой, узкий, сливается

с t8 и t4 на поздних стадиях стирания коронки. Моляр не имеет сильно выдающегося вперед корня.

- 9(10) Размеры крупные, превышает 1.9 мм *A. flavicollis*
 10 Размер не превышает 1.9 мм. *A. uralensis*

M2 (второй верхний моляр)

- 1(2) Максимальная длина моляра превышает 1.7 мм *R. norvegicus*
 2(1) Максимальная длина не превышает 1.7 мм.
 3(4) tb 7 отсутствует, на лингвальной стороне зуба только два бугорка (tb1 и tb4) (рис. 6) *M. musculus*
 4(3) tb 7 имеется, на лингвальной стороне зуба три бугорка (tb1, tb4 и t7).
 5(6) Размеры моляра маленькие, обычно не превышают 0.9 мм *M. minutus*
 6(5) Размер моляра обычно превышает 0.9 мм.
 7(8) t3 обычно отсутствует или сильно редуцирован *A. agrarius*
 8(9) t3 всегда присутствует, нормального размера.
 9(10) Размеры моляра крупные, обычно превышают 1.3 мм *A. flavicollis*
 10 Размер не превышает 1.3 мм *A. uralensis*

m1 (первый нижний моляр)

- 1(2) Максимальная длина моляра превышает 2.3 мм *R. norvegicus*
 2(1) Максимальная длина не превышает 2.3 мм.
 3(4) m1 без бугорков дополнительного ряда. tma отсутствует *M. musculus*
 4(3) m1 с дополнительным буккальным рядом бугорков. tma имеется.
 5(6) Размеры моляра маленькие, обычно не превышают 1.3 мм. Буккальный дополнительный ряд представлен в виде непрерывного эмалевого гребня *M. minutus*
 6(5) Размеры обычно больше 1.3 мм. Буккальный ряд представлен в виде хорошо дифференцированных бугорков.
 7(8) Наружный ряд дополнительных бугорков развит слабо, с2 и с3 отсутствуют, основание протокониды (pro) выходит на край коронки. с1 небольшой, чаще всего изолирован, с гипоконидом (hyp) сливается только при значительном стирании (рис. 6) *A. agrarius*

8(9) Наружный ряд дополнительных бугорков хорошо развит, состоит обычно из трех и более бугорков, в основании протокониды (pro) лежит с3.

- 9(10) Размеры моляра крупные, обычно превышают 1.7 мм *A. flavicollis*
 10 Размер не превышает 1.7 мм *A. uralensis*

m2 (второй нижний моляр)

- 1(2) Максимальная длина моляра превышает 1.7 мм *R. norvegicus*
 2(1) Максимальная длина не превышает 1.7 мм.
 3(4) m2 без дополнительных латеральных структур. Лабиальный антероконид (lab ant) слабо дифференцирован, рано сливается с протоконидом (pro) (рис. 6) *M. musculus*
 4(3) m2 с дополнительными структурами в виде бугорков или лабиальной складки. Лабиальный антероконид (lab ant) хорошо дифференцирован, сливается с протоконидом (pro) на поздних стадиях стертости моляра.
 5(6) Размеры моляра маленькие, обычно не превышают 1.1 мм. На буккальной стороне имеется лабиальная складка *M. minutus*
 6(5) Размеры обычно больше 1.1 мм. На буккальной стороне присутствуют хорошо дифференцированные бугорки.
 7(8) На m2 лабиальный антероконид (lab ant), как правило, развит слабо, с1 присутствует, вследствие чего гипоконид (hyp) смещен вниз и к центру (рис. 6) *A. agrarius*
 8(9) На m2 лабиальный антероконид (lab ant), как правило, хорошо развит, с1 отсутствует. Также могут быть развиты другие бугорки дополнительного ряда.
 9(10) Размеры моляра крупные, обычно превышают 1.2 мм *A. flavicollis*
 10 Размер не превышает 1.2 мм *A. uralensis*

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на высокую эффективность представленных определительных ключей, в некоторых случаях диагностика может быть затруднена. Это вызвано в первую очередь широким размахом изменчивости линейных промеров и морфотипических характеристик. Представленные в Уральском регионе виды Muridae имеют широкие ареалы и захватывают различные природные зоны. Для некоторых видов показаны клинальные закономерности изменчивости краниальных и одонтологических параметров (Renaud, Michaux, 2003; Balčiauskas et al., 2020), отмечаются высотные градиенты в изменчивости размеров (Koh,

1985), специфика островных популяций (Renaud, Michaux, 2007; Шереметьева и др., 2017), изменчивость в геологических масштабах времени (Michaux, Pasquier, 1974; Zikov, Izvarin, 2020). В редких случаях размерные характеристики моляров могут перекрываться у видов, хорошо различающихся по размерам. Например, в некоторых популяции желтогорлой мыши (Frynta et al., 2001) отмечены линейные размеры моляров, которые могут соответствовать очень крупным особям малой лесной мыши.

Изменчивости подвержены даже классические диагностические признаки жевательной поверхности, например частота встречаемости t_3 на втором верхнем моляре полевой мыши имеет клинальную изменчивость с тенденцией к увеличению случаев присутствия с запада на восток ареала (Miller, 1912; Ruprecht, 1978; Krystufek, Vohralík, 2009), а в некоторых островных популяциях Дальнего Востока случаи отсутствия t_3 вообще не зафиксированы (Шереметьева и др., 2017). Описанные примеры указывают на необходимость использования при диагностике видов Muridae комплекса признаков как размерных, так и морфотипических. Высокая полиморфность признаков не обязывает исключать их из определительных таблиц, а лишь требует большее внимание уделять размаху и закономерностям изменчивости морфологических характеристик.

Представленные ключи могут быть использованы для проведения с высокой точностью диагностики мышей Уральского региона, а также в неонтологических исследованиях, посвященных питанию хищников-миофагов, и палеонтологических исследованиях, что позволит в значительной степени повысить количество идентифицированных остатков. Кроме того, представленные материалы по морфологическим характеристикам мышей Уральского региона могут использоваться при анализе изменчивости и для составления диагностических ключей видов семейства Muridae других районов Палеарктики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность всем сотрудникам лаборатории филогенетики и биохронологии Института экологии растений и животных УрО РАН за всестороннюю помощь на разных этапах исследования. Особую благодарность автор выражает анонимным рецензентам за конструктивные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (РНФ), грант № 22-14-00332.

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

- Аргиропуло А.И., 1940. Мыши // Фауна СССР. Млекопитающие. Изд. АН СССР. Т. 3. № 5. 169 с.
- Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А., 2000. Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель. Екатеринбург: Екатеринбург. 240 с.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Колчева Н.Е., Любашевский Н.М., Чибиряк М.В., 2012. Техногенная морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) на Урале // Экология. № 6. С. 427–433.
- Григоркина Е.Б., Пашнина И.А., 2007. К проблеме радиоадаптации мелких млекопитающих: (экологическая специализация вида, радиорезистентность, гемопоэз, иммунитет) // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 47. № 3. С. 371–378.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. 522 с.
- Загороднюк И.В., Федорченко А.А., 1993. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 1. Таксономия и диагностика // Вестник зоологии. № 3. С. 41–49.
- Зыков С.В., 2011. Внутривидовая изменчивость и межвидовая дифференциация мышей родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus* Уральского региона по краниальным признакам: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН. 20 с.
- Зыков С.В., Струкова Т.В., Рупышева Т.А., 2010. Диагностика представителей семейства Muridae из голоценовых фаун Среднего Урала // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы Всерос. науч. конф. Екатеринбург. Челябинск: Рифей. С. 77–81.
- Изварин Е.П., Зыков С.В., Фоминых М.А., 2013. Желтогорлая мышь (*Sylvaemus flavicollis*, Muridae) — новый вид в фауне млекопитающих Свердловской области // Зоологический журнал. Т. 92. № 3. С. 371–374.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: изд-во ЛКИ. 416 с.

- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.
- Колчева Н.Е., 2009. Стертость зубов как критерий возраста малой лесной мыши при анализе возрастной структуры популяции // Вестник Оренбургского гос. ун-та. (спецвып.: Проблемы экологии Южного Урала: Материалы IV Всероссийской научно-практической конференции). С. 77–80.
- Ларина Н.И., Еремина И.В., 1988. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8–52.
- Лашкова Е.И., Дзеверин И.И., 2002., Одонтометрическая изменчивость и идентификация видов лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины // Вестник зоологии. Т. 36. № 3. С. 25–33.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М., 2019. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. М.: Товарищество научных изданий КМК. 191 с.
- Мотузко А.Н., 2007. Ископаемые остатки семейства Muridae антропогенных отложений Беларуси и Литвы // Літасфера. Т. 27. № 2. С. 37–49.
- Несин В.А., 2013. Неогеновые Murinae (Rodentia, Muridae) Украины. Сумы: Университетская книга. 176 с.
- Павлинов И.Я., Хляп Л.А., 2012. Отряд Rodentia // Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Отв. ред. Павлинов И.Я., Лисовский А.А. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 142–312.
- Смирнов Н.Г., 1993. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука. 64 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И., Ольшванг В.Н.; Ерохин Н.Г.; Быкова Г.В., 1990. Историческая экология животных гор южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР. 248 с.
- Шварц С.С., Павлинин В.Н., 1960. Опыт глирографического районирования Урала // Труды Ин-та биологии УФАН СССР. Проблемы флоры и фауны Урала. Вып. 14. С. 83–96.
- Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В., Костенко В.А., Шереметьев И.С., Катин И.О., Косой М.Е., 2017. Морфологическая и генетическая изменчивость малых островных популяций полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 129–141.
- Ялковская Л.Э., Григоркина Е.Б., Тарасов О.В., 2010. Цитогенетические последствия хронического радиационного воздействия на популяцию грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 50. № 4. С. 466–471.
- Adamczewska-Andrzejewska K.A., 1973. Growth, variations and age criteria in *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) // Acta Theriologica. V. 18. № 19. P. 353–394.
- Aguilar J.-P., Péliissié T., Sigé B., Michaux J., 2008. Occurrence of the Stripe Field Mouse lineage (*Apodemus agrarius* Pallas 1771; Rodentia; Mammalia) in the Late Pleistocene of southwestern France // Comptes Rendus Palevol. V. 7(4). P. 217–225.
- Balčiauskas L., Amshokova A., Balčiauskienė L., Benedek A.M., Cichocki J., Csanády A., DE Mendonça P.G., Nistoreanu V., 2020. Geographical clines in the size of the herb field mouse (*Apodemus uralensis*) // Integrative Zoology. V. 15(1). P. 55–68. doi: 10.1111/1749-4877.12407
- Frynta D., Mikulová P., Suchomelová E., Sádlová J., 2001. Discriminant analysis of morphometric characters in four species of *Apodemus* (Muridae: Rodentia) from Eastern Turkey and Iran // Israel Journal of Zoology. V. 47(3). P. 243–258.
- Görner M., Hackethal H., 1988. Säugetiere Europas. Leipzig: Radebeul, Neumann. 372 p.
- Jeannet M., Mein P., 2016. Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène moyen de l'Igüe des Rameaux (Tarn-et-Garonne, France) // Paléo. V. 27. P. 177–205. <https://doi.org/10.4000/PALEO.3222>
- Kawamura Y., 1989. Quaternary Rodent Faunas in the Japanese Islands. Part 2 // Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of geology and mineralogy. V. 54(1–2). P. 1–235.
- Knitlová M., Horáček I., 2017. Late Pleistocene-Holocene paleobiogeography of the genus *Apodemus* in Central Europe // PLoS ONE. V. 12(3): e0173668. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173668>
- Koh H.S., 1985. Systematic studies of Korean Rodents: I. Geographic Variation of Morphometric Characters in Striped Field Mice, *Apodemus agrarius corae* Thomas // Korean Journal of systematic zoology. V. 3. P. 24–40.
- Kozyra K., Zajac T.M., Ansorge H., Wierzbicki H., Moska M., Stanko M., Stopka P., 2021. Late Pleistocene Expansion of Small Murid Rodents across the Palearctic in Relation to the Past Environmental Changes // Genes. V. 12(5):642. <https://doi.org/10.3390/genes12050642>
- Krystufek B., Vohralík V., 2009. Mammals of Turkey and Cyprus: Rodentia II: Cricetinae, Muridae, Spalacidae, Calomyscidae, Capromyidae, Hystriidae, Castoridae. Zgodovinsko društvo za južno Primorsko. 372 p.
- Latinne A., Navascués M., Pavlenko M., Kartavtseva I., Ulrich R.G., Tiouchichine M.-L., Catteau G., Sakka H., Quéré J.-P., Chelomina G., Bogdanov A., Stanko M., Hang L., Neumann K., Henttonen H., Michaux J., 2020. Phylogeography of the striped field mouse, *Apodemus agrarius* (Rodentia: Muridae), throughout its distribution range in the Palearctic region // Mam-

- malian Biology. V. 100. P. 19–31.
<https://doi.org/10.1007/s42991-019-00001-0>
- Lawrence M.J., Brown R.W., 1967. Mammals of Britain: Their Tracks, Trails and Signs. London: Blandford Press. 223 p.
- Michaux J., Pasquier L., 1974. Dynamique des populations de Mulots (Rodentia, *Apodemus*) en Europe durant le Quaternaire; premieres donnees // Bulletin de la Société Géologique de France. V. S7-XVI(4). P. 431–439.
- Miller G.S., 1912. Catalogue of the mammals of western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. London: British Museum. 1019 p.
- Musser G.G., Carleton M.D., 2005. Superfamily Muroidea // Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). Baltimore, MD: John Hopkins Univ. Press. P. 894–1531.
- Renaud S., Michaux J., 2003. Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice // Journal of Biogeography. V. 30(10). P. 1617–1628.
- Renaud S., Michaux J., 2007. Mandibles and molars of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* (L.): integrated latitudinal pattern and mosaic insular evolution // Journal of Biogeography. V. 34(2). P. 339–355.
- Ruprecht A.N., 1978. Taxonomic value of t3 meso-labial cone in M2 of *Apodemus* Kaup, 1829 // Acta Theriologica. V. 23. № 37. P. 546–550.
- Storch G., 1987. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 7. Muridae (Rodentia) // Senckenbergiana Lathaea. V. 67. P. 401–431.
- Wilson D.E., Lacher T.E., Mittermeier R.A. eds, 2017. Handbook of the Mammals of the World. V. 7. Rodents II. Barcelona: Lynx Edicions. 1008 p.
- Yalkovskaya L., Sibiryakov P., Borodin A., 2022. Phylogeography of the striped field mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) in light of new data from central part of Northern Eurasia // PLoS ONE. V. 17(10). e0276466. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0276466>
- Zejda J., 1965. Zur variabilität der Molarenwurzeln des Oberkiefers von vier *Apodemus*-Arten (Mammalia) // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. V. 54. P. 699–706.
- Zimmermann K., 1962. Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. // Bonner Zoologische Beiträge. V. 13. P. 198–208.
- Zykov S., Izvarin E., 2020. Variations in dental morphologies of yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) from Nizhneirginsky Grotto sediments (Middle Urals) in a phylogeographical context // Quaternary International. V. 546. P. 152–159.

IDENTIFICATION KEYS TO THE SPECIES OF MURIDAE (RODENTIA) FROM THE URAL REGION, BASED ON DENTAL CHARACTERS

S. V. Zykov^{1,*}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
 ul. 8 Marta, 202, Ekaterinburg, 620144 Russia*

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

To improve the accuracy of identification of isolated molars in Muridae species, a comparative analysis of morphotypic and linear dental characteristics of mice from the Ural region, Russia was carried out. Species-specific types of the first and second upper and lower molars of mice were revealed. Dichotomous keys to Muridae species were compiled, based both on original and literature data concerning the structure of isolated molars. The keys allow for a taxonomic identification to be achieved in those cases when the use of cranial and exterior characters appears impossible. Mice identification based on dental characters is necessary for solving certain problems of paleontology, paleoecology and biostratigraphy, as well as in neontological studies aimed at determining the diet of predatory mammals and birds.

Keywords: mice, diagnostics, morphology, cheek teeth, Russia

СРАВНЕНИЕ ДВУХ МЕТОДОВ АНАЛИЗА РАЗНООБРАЗИЯ ПЕРЕДНЕГО ОТДЕЛА m1 СЕРЫХ ПОЛЕВОК (RODENTIA, ARVICOLINI) НА МОДЕЛЬНОЙ ВЫБОРКЕ: ЧАСТОТНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОТИПОВ И ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ

© 2024 г. И. Я. Павлинов*

Научно-исследовательский зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

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

Поступила в редакцию 16.01.2024 г.

После доработки 13.02.2024 г.

Принята к публикации 29.02.2024 г.

Проведен анализ разнообразия строения переднего отдела m1 серых полевок на модельной выборке, включающей 5 групп с разным частотным распределением пяти морфотипов. Использованы два основных подхода: а) традиционный анализ частотного распределения дискретных морфотипов и б) геометрическая морфометрия, основанная на строго количественном описании строения переднего отдела. Показано, что оба подхода дают весьма сходные результаты, при этом геометрическая морфометрия имеет ряд важных преимуществ. Этот подход рекомендуется как основной вместо традиционного.

Ключевые слова: полевки, коренные зубы, геометрическая морфометрия, частотный анализ, метод тонких пластин, прокрустово наложение

DOI: 10.31857/S0044513424050117, **EDN:** URCTNA

В изучении систематики, эволюции, палеонтологии и популяционной морфологии подсемейства полеvoчых (Arvicolinae) традиционно большое значение имеет конфигурация переднего отдела 1-го нижнего коренного (m1). Публикаций по этой теме огромное количество, поэтому я позволю себе не загромождать статью длинным списком ссылок: специалисты и так их хорошо знают.

Конфигурация указанного элемента стандартно определяется как форма контура жевательной поверхности зуба, зависящая от числа и соотношения выступающих и входящих углов. До самого недавнего времени единственным средством описания этой конфигурации служил “полукачественный” подход, суть которого состоит в следующем: сначала выделяются “квазидискретные” морфотипы, т.е. варианты строения, соответствующие специфическому сочетанию выступающих и входящих углов; затем выборки (популяции, таксоны и т. п.) сравниваются по частотам морфотипов подходящими количественными методами. Очевидно, что на первом этапе происходит огрубление фактически непрерывной изменчивости строения переднего отдела m1, и это огрубление “наследуется” результатами количественных сравнений (сколько бы точными они ни были), тем самым давая в той или

иной степени смещенную оценку структуры исследуемого морфологического (популяционного, таксономического и т.п.) разнообразия.

В последние несколько десятилетий разрабатывается метод строго количественного сравнения морфологических объектов по их форме — геометрическая морфометрия (ГМ) (Павлинов, Микешина, 2002; Zetldich et al., 2004; Васильев и др., 2018). В его основе лежит специфический метод описания формы объекта совокупностью меток (landmarks), расставляемых согласно определенным правилам на его поверхности. В частности, в случае переднего отдела m1 полевок его форма описывается совокупностью меток, расставляемых вдоль его контура (Павлинов, 1999; Voyta et al., 2013; Войта и др., 2019; Pavlinov, 2022; Поздняков, Павлинов, 2023). Объекты специфическим образом сравниваются по некоторым количественным характеристикам меток — так называемым переменным формы, результаты сравнения затем обрабатываются стандартными методами многомерной статистики.

В настоящее время публикуются статьи, в которых проводятся межпопуляционные сравнения полевок по форме жевательной поверхности коренных, обработанных средствами ГМ. Но в них чаще всего рассматривается общая конфигурация

жевательной поверхности, описываемой небольшим количеством меток на вершинах выступающих и входящих углов (напр., McGuire, 2011; Cucchi et al., 2014; Souto-Lima, Millien, 2014; Navarro et al., 2018; Васильев и др., 2020). Поэтому остается открытым вопрос о том, насколько ГМ адекватно описывает разнообразие формы отдельных элементов зубной коронки полевок, которые характеризуются специфической и достаточно сложной конфигурацией эмалевой обкладки – прежде всего переднего отдела m1 и заднего отдела M3. Недавно была опубликована статья, в которой показано, что эти два подхода, примененные к разнообразию переднего отдела m1 у полевок, дают в чем-то сходные, а в чем-то различные результаты, причем методика ГМ позволяет получать количественные оценки сходства/различия, недоступные для традиционного подхода (Поздняков, Павлинов, 2023).

Среди российских специалистов по полевым ГМ не очень популярен; по-видимому, сказывается консерватизм в предпочтении традиционного подхода к описанию вариаций их зубной коронки. В связи с этим весьма важным оказывается вопрос о том, насколько совместимы результаты применения традиционных и ГМ методов. В данной статье на небольшой модельной выборке показаны возможности применения ГМ к разнообразию вариантов строения переднего отдела m1 у полевок и проведено сравнение его результатов с таковыми, получаемыми традиционным методом частотного анализа морфотипов. Основная задача – дать

принципиальную оценку пригодности ГМ как рабочего инструмента для проведения такого рода исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходную фактологическую основу исследования составили изображения пяти морфотипов переднего отдела m1 серых полевок рода *Alexandromys*, заимствованные (вместе с обозначениями) из статьи (Поздняков, Павлинов, 2023) (рис. 1). Каждый морфотип рассматривался как отдельный “экземпляр”. Из этих “экземпляров” было составлено пять искусственных групп одинакового объема (по 15 “экземпляров”) с идентичным набором морфотипов, группы различаются только соотношением их частот (табл. 1). Для этого в каждой выборке разные морфотипы дублировались необходимое количество раз, чтобы получить требуемое частотное распределение. В группе А морфотипы распределены с одинаковой частотой, в паре групп (В, С) заданы отрицательное и положительное асимметричные унимодальные распределения, в группе D задано унимодальное нормальное распределение, в группе Е – строго бимодальное распределение.

В сравнении со стандартными поисковыми исследованиями, которые основаны на полной симуляции исходных данных и поэтому имеют специфические ограничения (Lotterhos et al., 2022), наш “полуискусственный” подход в формировании модельной выборки отличает следующие достоинства. С одной стороны, использование реальных морфотипов, а не неких искусственно сконструированных “организмов” (вроде “кэминалькулей”, см. Sokal, 1983) делает весь анализ биологически вполне осмысленным. С другой стороны, составление групп с характерными частотными распределениями морфотипов позволяет четко интерпретировать итоговые количественные оценки структуры исследуемого разнообразия.

В рамках традиционного подхода группы количественно сравнивались по частотам морфотипов с помощью коэффициента Кавалли-Сфорца – Эдвардса R (Животовский, 1991).

Для решения задач ГМ контур жевательной поверхности переднего отдела m1 описывался совокупностью 200 полуметок (semilandmarks), расставляемых эквидистантно в программе tpsDig2 (Rohlf, 2017); каждая полуметка характеризуется парой x , y у координат (исходная “переменная формы”). Для анализа разнообразия вариантов формы переднего отдела, характеризующегося этими переменными, использовались следующие основные методы.

Анализ x , y координат методом тонких пластин (thin plate spline) проводился в программе tpsRelw (Rohlf, 2019). На совокупности всех пяти групп вычислялись относительные деформации (relative warps, производные “переменные формы”,

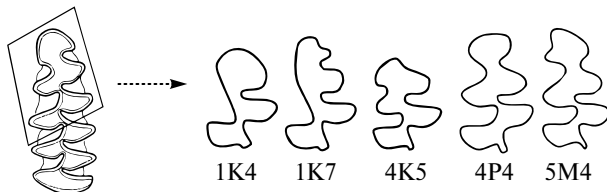


Рис. 1. Морфотипы переднего отдела (антероконид) m1 полевок, включенные в анализ модельной выборки.

Таблица 1. Основные характеристики модельной выборки

Группы	Морфотипы					Всего
	1K4	1K7	4K5	4P4	5M4	
А	3	3	3	3	3	15
В	5	4	3	2	1	15
С	1	2	3	4	5	15
Д	1	2	6	4	2	15
Е	4	2	1	3	5	15

Примечания. Обозначения морфотипов см. на рис. 1. Цифры указывают количество “экземпляров”.

аналогичны главным компонентам), для каждой группы вычислялась консенсусная конфигурация переднего отдела. Затем по значениям относительных деформаций проводились стандартные статистические анализы различий между группами в программе STATISTICA (StatSoft, 2014). С помощью одномерного дисперсионного анализа (ANOVA) определялась доля объясненной дисперсии при попарном сравнении групп, с помощью дискриминантного анализа вычислялась дистанция Махаланобиса DM между группами (фактически между их центроидами).

Анализ x , y координат методом прокрустовых наложений (Procrustes superimposition) проводился в программе PAST (Hammer et al., 2001). На основе его результатов вычислялись прокрустовы дистанции DP (аналогичны евклидовым дистанциям) в трех вариантах: а) между самими морфотипами, б) между консенсусными конфигурациями групп и в) между “экземплярами” в каждой группе.

Матрицы дистанций R , DM и DP численно сравнивались с помощью корреляционного анализа в программе ZT (Bonnet, Van de Peer, 2002).

Количественная оценка разнообразия морфотипов в каждой группе проводилась двумя методами. В рамках традиционного подхода на основе частотных распределений морфотипов вычислялась энтропия $H(X)$ по стандартной формуле Шеннона (Пузаченко, 2003), вычисления проводились в онлайн-сервисе PLANETCALC (<https://planetcalc.ru/2476/>). В рамках ГМ вычислялась усредненная прокрустова дистанция DP^* между “экземплярами” группы, она рассматривалась как количественная мера разнообразия внутри группы (Pavlinov, 2011).

Визуализация структуры разнообразия вариантов строения переднего отдела проводилась с помощью методов ординации. Результаты анализа частотного распределения (матрица дистанций R) и прокрустового анализа (матрица дистанций DP) представлялись в пространстве осей многомерного шкалирования. Результаты дискриминантного анализа значений относительных деформаций (матрица дистанций DM) представлялись в пространстве канонических переменных. Эти два варианта пространств конструировались в программах PAST и STATISTICA, соответственно.

Во всех сравнениях рассматривались только количественные показатели без оценки их статистической значимости (обоснование такого подхода дано в: Shrader-Frechette, 2008; Wasserstein et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение морфотипов в пространстве первых двух относительных деформаций (рис. 2) показывает, какие тенденции преобладают в разнообразии их формы. Вдоль первой деформации (RW1,

67% объясненной дисперсии) происходит общее упрощение/усложнение конфигурации переднего отдела $m1$, вдоль второй деформации (RW2, 16% объясненной дисперсии) – его продольное растяжение/сжатие. Прокрустовы дистанции между морфотипами (табл. 2) показывают, что наиболее сходны между собой 5M4 и 4P4, они же наиболее специфичны по отношению к прочим морфотипам: DP составляют 0.122 и 0.324–0.422 соответственно.

Дисперсионный анализ различий между группами по относительным деформациям показывает, что доля объясненной дисперсии составляет от 1.1 до 13.7% (табл. 3). Для всей совокупности групп этот показатель составляет 7.3%. Из попарных сравнений наименьшие различия отмечены между группой А и группами D, Е (1.1–1.6%), наибольшие – между группами В и С (13.7%). Две последние группы в среднем наиболее специфичны относительно других групп (6.5%).

Количественная оценка сходственных отношений с помощью трех разных коэффициентов дает следующие результаты (табл. 4). В каждом из

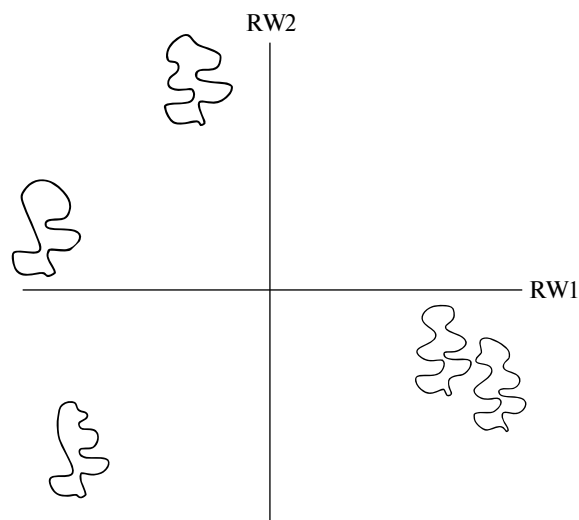


Рис. 2. Распределения морфотипов в пространстве первых двух относительных деформаций (RW1, RW2).

Таблица 2. Прокрустовы дистанции (DP) между морфотипами

Морфотипы	1K4	1K7	4K5	4P4
1K7	0.244			
4K5	0.276	0.280		
4P4	0.403	0.385	0.324	
5M4	0.422	0.389	0.336	0.122

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа различий между группами и двух способов оценки разнообразия в пределах групп

Группы	Доля объясненной дисперсии, %					Разнообразие	
	A	B	C	D	Средняя	$H(X)$	DP^*
A					2.4	2.32	0.27
B	3.5				6.5	2.15	0.25
C	3.5	13.7			6.5	2.15	0.25
D	1.6	5.7	5.7		5.0	2.07	0.24
E	1.1	3.3	3.3	7.1	3.7	2.15	0.27

Примечания. $H(X)$ – энтропия по Шеннону, DP^* – усредненная прокрустова дистанция.

Таблица 4. Дистанции (R , DP , DM) между группами

Группы	A	B	C	D	E
A		0.21	0.21	0.27	0.21
B	0.08 0.23		0.42	0.43	0.36
C	0.08 0.23	0.16 0.93		0.28	0.25
D	0.05 0.36	0.11 0.81	0.07 0.38		0.44
E	0.04 0.22	0.11 0.57	0.06 0.33	0.07 0.97	

Примечания. Над диагональю – R ; под диагональю: верхняя строчка – DP , нижняя строчка – DM .

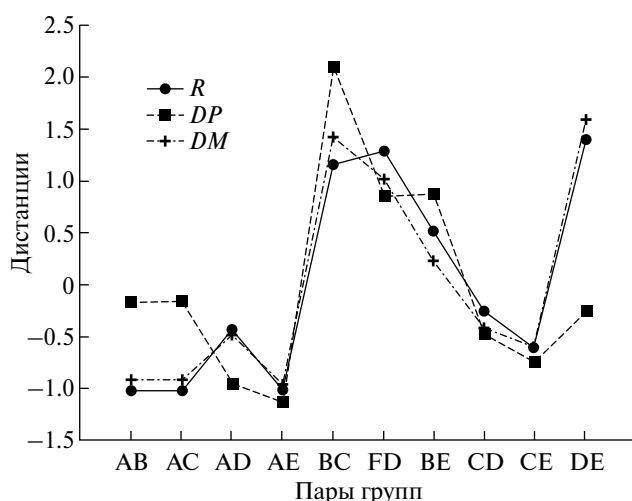


Рис. 3. Распределения стандартизованных значений трех дистанций (R , DP , DM) между группами (A–E). Обозначения дистанций см. в тексте.

сравнений группа А, в которой морфотипы распределены с одинаковой частотой, оказывается минимально отличной и при этом равно удаленной от прочих групп. В парах (В, С) и (D, E), в которых частотные распределения морфотипов противоположны (правая и левая скошенность в первой паре, бимодальность и унимодальность во второй), составляющие их группы наиболее отличны друг от друга. Распределение стандартизованных значений всех трех дистанций очень сходно (рис. 3), причем R и DM распределены практически идентично, распределение DP более специфично (за счет иной оценки отношений группы А с прочими): корреляция первых двух дистанций 0.98, корреляция третьей с ними 0.68.

Распределения групп в морфопространствах, заданных тремя указанными дистанциями, выглядят следующим образом (рис. 4). Во всех случаях группа А ожидаемо занимает центральное положение, остальные группы распределены по периферии морфопространств. В парах (В, С) и (D, E) соответствующие группы столь же ожидаемо занимают противоположные позиции относительно А.

Два метода оценки разнообразия групп – энтропии и усредненной прокрустовой дистанции – дают сходные результаты: корреляция распределений соответствующих показателей составляет 0.78. В обоих случаях наибольшее разнообразие показано для группы А (равновероятные события), наименьшее – для группы D (распределение вероятностей соответствует нормальному).

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На модельной выборке показано, что структура сходственных отношений между группами, различающимися частотой морфотипов переднего отдела m1, выявляется однотипно двумя сравниваемыми подходами – традиционным методом анализа частот “квазидискретных” морфотипов и на основе строго количественного описания последних средствами ГМ. При этом результаты прямого сравнения частот и дисперсионного анализа относительных деформаций практически идентичны, тогда как результаты применения прокрустовых дистанций более специфичны. Это лишний раз показывает, что методы тонких пластин и прокрустова наложения вскрывают несколько разные аспекты структуры морфологического разнообразия (Поздняков, Павлинов, 2023). Во всех случаях структура морфопространств имеет четкую биологическую интерпретацию, однозначно отражая специфические особенности групп по частотам морфотипов.

Количественной мерой разнообразия формы некоторого элемента зубной коронки (в нашем случае переднего отдела m1) в выборке (популяции и т.п.) может служить усредненная прокрустова дистанция различий между экземплярами.

Этот показатель, по-видимому, не требует дополнительной стандартизации, т.к. вычисляется после приведения сравниваемых форм к единичному стандарту. Для некоторых сравнительных исследований может иметь значение то, что при таком подходе внутри- и междувыборочные различия (как и в дисперсионном анализе) выражаются в одних и тех же единицах. В частности, в настоящей работе показано, что в значениях *DP* различия внутри групп равны 0.24–0.27, различия между группами 0.05–0.16.

Основные достоинства ГМ в сравнении с традиционным методом включают: а) количественное описание формы зубной коронки и ее отдельных элементов (в нашем случае переднего отдела m1) без огрубления до морфотипов и б) количественный анализ структуры разнообразия этой формы, включая оценку сходственных отношений между самими морфотипами и между выборками по совокупности морфотипов, а также оценку их разнообразия (индивидуальной изменчивости) в пределах выборок. Важно иметь в виду, что многие компьютерные программы для ГМ-анализа достаточно легки в обращении и находятся в открытом доступе. На этом основании можно заключить, что методы ГМ могут быть рекомендованы в качестве основных для изучения внутри- и межпопуляционного разнообразия полевков по конфигурации жевательной поверхности коренных зубов. Разумеется, это не означает, что традиционный частотный метод должен быть исключен — для него наверняка найдутся специфические задачи.

Для выявления межпопуляционных различий на основе ГМ оптимальным можно считать совместное использование двух базовых методов: тонких пластин и прокрустового наложения, которые выявляют несколько разные аспекты заполнения морфопространства. Анализ относительных деформаций дополняется дискриминантным и дисперсионным анализами, анализ прокрустовых дистанций дополняется многомерным шкалированием и кластерным анализом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен А.Г. Васильеву, А.А. Лисовскому и А.А. Позднякову за комментарии на предварительную версию текста статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Научно-исследовательского зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова в рамках выполнения Государственной темы 121032300105-0. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным исследованием получено не было.

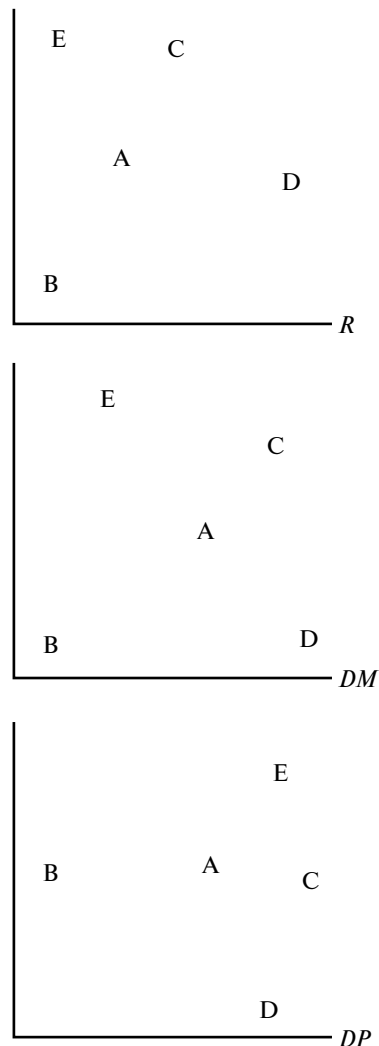


Рис. 4. Распределения групп А–Е в морфопространствах, полученных на основе дистанций *R*, *DM*, *DP*. Интерпретацию осей морфопространств см. в тексте.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующие критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., 2020. Внутри- и межпопуляционная одонтологическая изменчивость красно-серой полевки (*Craseomys rufocanus*) и принцип компенсации Ю.И. Чернова // Экология. № 1. С. 5–15.

- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О., 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 471 с.
- Войта Л.Л., Голенищев Ф.Н., Тиунов М.П., 2019. Дальневосточные полевки *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий клык Приморского края России // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 323. № 3. С. 313–346.
- Животовский Л.А., 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 270 с.
- Павлинов И.Я., 1999. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного зуба у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии // Зоологический журнал. Т. 78. № 1. С. 78–83.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Поздняков А.А., Павлинов И.Я., 2023. Разнообразие вариантов строения антероноида m1 полевок родов *Stenocranius* и *Alexandromys* (Arvicolini, Rodentia): качественный и количественный подходы // Зоологический журнал. Т. 102. Вып. 7. С. 815–825.
- Пузаченко А.Ю., 2003. Энтропия как мера морфологического разнообразия // Териологические исследования. Т. 3. СПб.: ЗИН РАН. С. 60–81.
- Bonnet E., Van de Peer Y., 2002. ZT: a software tool for simple and partial Mantel tests // J. Statistical Software. V. 7. Iss. 10. P. 1–12.
- Cucchi T., Barnett R., Martínková N. et al., 2014. The changing pace of insular life: 5000 years of microevolution in the Orkney vole (*Microtus arvalis orcadensis*) // Evolution. V. 68. № 10. P. 2804–2820.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P.D., 2001. PAST. PAleontological STatistics software package for education and data analysis // Palaeont. Electron. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Lotterhos K.E., Fitzpatrick M.C., Blackmon H., 2022. Simulation tests of methods in evolution, ecology, and systematics: pitfalls, progress, and principles // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 53. P. 113–136.
- Mcguire J.L., 2011. Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quaternary geographic range contractions // J. Mammal. V. 92. № 6. P. 1383–1394.
- Navarro N., Montuire S., Laffont R. et al., 2018. Identifying past remains of morphologically similar vole species using molar shapes // Quaternary. V. 1. Iss. 3. <https://doi.org/10.3390/quat1030020>
- Pavlinov I.Ya., 2011. Morphological disparity: An attempt to widen and to formalize the concept // I.Ya. Pavlinov (ed.). Research In Biodiversity: Models And Applications. Rijeca: InTech – Open Access Publ. P. 341–364.
- Pavlinov I.Ya., 2022. Variation and covariation of the molar crown elements in the genus *Ondatra* (Rodentia, Arvicolinae) // Russian J. Theriol. V. 21. № 2. P. 139–145.
- Rohlf F.J., 2017. tpsDig2, ver. 2.31. New York: State University at Stony Brook. (program).
- Rohlf F.J., 2019. TPSrelw32: relative warps, version 1.7. New York: State University at Stony Brook. (program).
- Sokal R.R., 1983. A phylogenetic analysis of the Caminalcules. I. The data base // Syst. Zool. V. 32. № 2. P. 159–184.
- Souto-Lima R.B., Millien V., 2014. The influence of environmental factors on the morphology of red-backed voles *Myodes gapperi* (Rodentia: Arvicolinae) in Québec and western Labrador // Biol. J. Linn. Soc. V. 112. № 1. P. 204–218.
- Shrader-Frechette K., 2008. Statistical significance in biology: Neither necessary nor sufficient for hypothesis acceptance // Biol. Theory. V. 3. № 1. P. 12–16.
- StatSoft Inc., 2014. STATISTICA (Data Analysis Software System), version 12. (program).
- Voyta L.L., Golenishchev F.N., Tiunov M.P., 2013. Analysis of shape and size variation of the first lower molar in Far-Eastern grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics // Russian J. Theriol. V. 12. № 1. P. 19–32.
- Wasserstein R.L., Schirm A.L., Lazar N.A., 2019. Moving to a world beyond “ $p < 0.05$ ” // Amer. Statist. V. 73. Supl. 1. P. 1–19.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W., 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier: Academic Press. 443 p.

**COMPARING TWO METHODS OF DISPARITY ANALYSIS
OF THE ANTERIOR PORTION OF m1 IN THE GRAY VOLES
(RODENTIA, ARVICOLINI) IN A MODEL SAMPLE:
FREQUENCY ANALYSIS OF MORPHOTYPES
AND GEOMETRIC MORPHOMETRICS**

I. Ya. Pavlinov*

Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

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

An analysis of disparity of the anterior portion of m1 shape in the gray voles in an artificial sample consisting of 5 groups with different frequency distributions of 5 morphotypes was carried out. Two main approaches were applied: (a) traditional analysis of frequency distribution of discrete morphotypes and (b) geometric morphometrics (GM) based on a strictly quantitative description of the shape of anterior portion of m1. The groups were compared quantitatively: Cavalli-Sforz–Edwards' coefficient was applied in the first case, while the thin plate spline and Procrustes analyses in the second; their results were analyzed using a number of standard statistical methods (dispersion analysis, discriminant analysis, multidimensional scaling). Disparity within the groups was assessed using Shannon entropy index and averaged Procrustes distance. Traditional and GM approaches were shown to provide very similar results, with GM having a number of important advantages by being strictly quantitative. The second approach is recommended as the basic to replace the traditional one for explorations in disparity of tooth crown shape in the voles.

Keywords: Voles, molars, geometric morphometrics, frequency analysis, thin plate spline analysis, Procrustes superimposition