

ISSN 0044-5134

Том 103, Номер 9

Сентябрь 2024



# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

# СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 9, 2024

В поисках компромисса: взаимоотношения фитопланктон – планктонные ракообразные – рыбы (памяти З. М. Гливича, 21.02.1939–2.06.2024)	
<i>И. Ю. Фенёва, Л. В. Полищук, В. Р. Алексеев, Ю. Ю. Дгебуадзе</i>	3
Additions to the oribatid mite fauna of Vietnam, with the description of a new species of <i>Peloribates</i> (Acari, Oribatida)	
<i>S. G. Ermilov</i>	17
Зообентос промерзающих водных объектов заповедника “Медвежьи острова” (Восточно-Сибирское море)	
<i>О. М. Потютко, Л. В. Шелоховская</i>	26
Метаморфоз центральной нервной системы <i>Habrobracon hebetor</i> (Hymenoptera, Braconidae)	
<i>Е. Н. Веко, А. А. Макарова, А. А. Полилов</i>	33
Исследование роста морской лилии <i>Helioметра glacialis</i> (Owen 1833 ex Leach MS) (Echinodermata, Crinoidea) по кольцеобразным меткам, формирующимся в структуре их брахиалий	
<i>Е. А. Стратаненко</i>	46
«Курьезы» в поведении взрослых птиц на гнезде у вида-жертвы как источник ошибочных суждений исследователей о разорении гнезд и «почерке» хищников	
<i>Н. С. Морозов</i>	53
Сравнительная микроанатомия остевых волос позднеплейстоценового волка ( <i>Canis lupus</i> ssp.) из позднечетвертичных отложений Якутии, по данным СЭМ	
<i>О. Ф. Чернова, А. И. Климовский, А. В. Протопопов</i>	83
<b>Методика зоологических исследований</b>	
Влияние внешних факторов на успешность передачи сообщений при мониторинге перемещений северных оленей ( <i>Rangifer tarandus</i> ) с использованием спутниковой системы “Argos”	
<i>В. Н. Мамонтов, А. Л. Сальман</i>	103
<b>Потери науки</b>	
Памяти З. М. Гливича (21.02.1939–2.06.2024)	
<i>И. Ю. Фенёва, Л. В. Полищук, В. Р. Алексеев, Ю. Ю. Дгебуадзе</i>	116

# Contents

---

---

Volume 103, № 9, 2024

---

---

In search of a trade-off: phytoplankton – planktonic crustaceans – fish relationships (in the memory of Z. M. Gliwicz, 21.02.1939 – 2.06.2024)	
<i>I. Yu. Feniova, L. V. Polishchuk, V. R. Alekseev, Yu. Yu. Dgebuadze</i>	3
Additions to the oribatid mite fauna of Vietnam, with the description of a new species of <i>Peloribates</i> (Acari, Oribatida)	
<i>S. G. Ermilov</i>	17
Zoobenthos of the freezing water bodies of the “Medvezh`i ostrova” Nature Reserve. East Siberian Sea	
<i>O. M. Potyutko, L. V. Shelokhovskaya</i>	26
Metamorphosis of the central nervous system in <i>Habrobracon hebetor</i> (Hymenoptera, Braconidae)	
<i>E. N. Veko, A. A. Makarova, A. A. Polilov</i>	33
A study on the growth of the unstalked crinoid <i>Heliometra glacialis</i> (Owen 1833 ex Leach MS) (Echinodermata, Crinoidea) based on ring-shaped bands formed in the brachials	
<i>E. A. Stratanenko</i>	46
“Strange behaviours” of parents at the nest in an avian prey species as a potential source of bias when studying nest predation and signs left by different predators	
<i>N. S. Morozov</i>	53
Comparative microanatomy of the guard hairs in the Late Pleistocene wolf ( <i>Canis lupus</i> ssp.) from the Late Quaternary deposits of Yakutia, based on SEM observations	
<i>O. F. Chernova, A. I. Klimovsky, A. V. Protopopov</i>	83
<b>Methods of Zoological Investigations</b>	
Influence of external factors on the success of transmitting messages during the monitoring of wild reindeer movements using the “Argos” satellite system ( <i>Rangifer tarandus</i> )	
<i>V. N. Mamontov, A. L. Salman</i>	103
<b>Obituary</b>	
In Memory of Z. M. Gliwicz (21.02.1939–2.06.2024)	
<i>I. Yu. Feniova, L. V. Polishchuk, V. R. Alekseev, Yu. Yu. Dgebuadze</i>	116

---

---

УДК 574.583:574.34

## В ПОИСКАХ КОМПРОМИССА: ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОН – ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ – РЫБЫ (ПАМЯТИ З. М. ГЛИВИЧА, 21.02.1939–2.06.2024)

© 2024 г. И. Ю. Фенева<sup>a,\*</sup>, Л. В. Полищук<sup>b</sup>, В. Р. Алексеев<sup>c</sup>, Ю. Ю. Дгебуадзе<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071

Россия

<sup>b</sup>Кафедра общей экологии и гидробиологии, Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

<sup>c</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 190121 Россия

\*e-mail: feniova@mail.ru

Поступила в редакцию 16.07.2024 г.

После доработки 03.08.2024 г.

Принята к публикации 04.08.2024 г.

В обзоре рассматриваются результаты основных работ выдающегося гидробиолога З. М. Гливича и освещаются его взгляды на эволюцию, биологию и экологию водных организмов. Оценен его вклад в развитие гидробиологии по вопросам, связанным с предсказанием исхода конкуренции между видами ветвистоусых ракообразных, с вертикальными и горизонтальными миграциями зоопланктона и рыб, пищевым поведением рыб, взаимоотношениями хищник–жертва, взаимодействиями между смежными трофическими уровнями в экосистемах и проблемами эволюционной экологии. Результаты исследований З. М. Гливича рассматриваются в контексте развития гидробиологии конца XX – начала XXI веков.

**Ключевые слова:** зоопланктон, ветвистоусые ракообразные, рыбы, кайромоны, миграции, пороговые концентрации пищи, эволюционная экология

**DOI:** 10.31857/S0044513424090016, **EDN:** tszxcv

2 июня 2024 г. ушел из жизни выдающийся польский гидробиолог, эволюционист, профессор Варшавского университета, действительный член Польской академии наук Збигнев Мачей Гливич.

Цель настоящего обзора – проследить на основе работ З. М. Гливича и других ученых этапы развития основных направлений пресноводной гидробиологии с середины прошлого века до наших дней.

### Смена парадигм

З. М. Гливич начал свою карьеру как гидробиолог в середине 1960-х годов, что совпало со значительными изменениями в подходах к изучению водных организмов, сообществ и экосистем. В это время стремительно происходила смена парадигм, обусловленная развитием гидробиологии как науки, занимающейся динамикой водных сообществ. На смену во многом описательного этапа в развитии гидробиологии пришли количественные методы, оценивающие потоки энергии и ее трансформации при переходе с одного трофического уровня на другой в соответствии с представлениями

Р. Линдемана (Lindeman, 1942). Одним из основателей продукционно-энергетического подхода и несомненным лидером в организации этих исследований в континентальных водоемах был советский ученый Г. Г. Винберг (Винберг, 1960; Winberg, 1971), основавший советскую школу изучения потоков энергии в пресных водах в рамках биопродукционного подхода, а его ученики были в авангарде мировых исследований по биоэнергетике водных сообществ континентальных водоемов. А. Ф. Алимов изучал в те годы продукционные возможности зообентоса и впоследствии создал школу продукционной гидробиологии (Алимов, 1989), исследователи которой продолжили разработку идей Г. Г. Винберга в новых гносеологических условиях (Алимов и др., 2013). С именем М. Б. Ивановой связан значительный прогресс в изучении роли зоопланктона в передаче энергии в трофических сетях пресноводных экосистем (Иванова, 1985). В. В. Бульон развивал исследование первичной продукции фитопланктона (Бульон, 1983).

Биопродукционные исследования стали доминирующим направлением в гидробиологии во второй трети XX века. В это время были достигнуты выдающиеся по масштабам результаты количественных оценок потоков энергии в таких крупных водоемах как Байкал и Ладожское озеро. На базе этих оценок были разработаны многоуровневые модели водных экосистем (Silow et al., 1995; Меншуткин и др., 2003); получены экспериментальные оценки скорости роста и потребления пищи у массовых видов гидробионтов, установлены связи рационов с концентрацией пищи у разных представителей трофических пирамид (Винберг, 1968). Однако по мере расширения исследований потоков энергии и вещества все чаще использовались усредненные суточные, сезонные и годовые *P/V* коэффициенты. Для расчета продукции все шире применялся так называемый “физиологический метод”. В его основе лежало использование усредненных показателей связи метаболизма особи с ее массой/размером или калорийностью. Использование этих методов для оценки роли гидробионтов в трансформации энергии и вещества нередко упрощало картину реальных процессов в водоемах, что было оправдано далеко не всегда. Критики, включая З.М. Гливича, не без оснований называли такой подход “механистическим”. Динамические отношения между популяциями, взаимодействия хищник–жертва, а также конкурентные отношения в рамках биопродукционного подхода не учитывались или учитывались слабо. Постепенно стали накапливаться случаи противоречий в оценках энергетического баланса водоемов, появлялись трудно объяснимые значения “отрицательной” продукции, полученные на основе продукционно-энергетических исследований; возникали случаи отсутствия статистически значимой связи в величинах продукции между смежными трофическими уровнями. Для разрешения возникающих противоречий требовались иные подходы и методы исследований. Т. Кун (Kuhn, 1962) в своей монографии отмечал, что появление противоречий в доминирующей парадигме – свидетельство прогресса науки, влекущее за собой смену парадигм. Именно в это время в гидробиологии наступил экспериментальный этап. З.М. Гливич, проведя свои первые исследования с использованием трофо-энергетического подхода (Gliwicz, 1969; Gliwicz, Hillbricht-Ilkowska, 1971; Bottrell et al., 1976), вскоре присоединился к исследованиям В. Ламперта (W. Lampert), посвященным экспериментальной экологии водных организмов.

На рубеже XX и XXI веков работы З.М. Гливича во многом определяли облик современной гидробиологии, основной целью которой стало исследование механизмов динамики водных сообществ и их взаимодействий с окружающей средой. Он прошел путь от простых описательных работ

до исследования каскадных эффектов (биомаанипуляций) в водных сообществах и построения моделей сезонной сукцессии озерного планктона в рамках работы Группы экологии планктона (PEG) (Sommer et al., 1986). Эта группа была организована в семидесятые годы прошлого века профессорами Лимнологического Института (Плен, Германия). Постоянным секретарем группы долгое время была Николь Лэр (Nicole Lair) (Университет Паскаля, Франция). Группа экологии планктона занималась изучением взаимоотношений в планктонных сообществах и была наиболее активна в семидесятые – восьмидесятые годы XX века. З.М. Гливич принимал в ее работе активное участие.

Отличительной чертой З.М. Гливича было умение видеть природные процессы широко. Так, в своей известной книге “Выбор между угрозой голодания и риском стать жертвой хищника. Экология пелагических животных” (“Between hazards of starvation and risks of predation. The ecology of offshore animals” (Gliwicz, 2003)) он поставил почти философский вопрос: что выгоднее для животных – быть съеденным или сохранить себе жизнь ценой энергетических потерь или даже голодания. Ответ был вполне оптимистический – лучше все-таки сохранить жизнь. Тем самым создается особый жанр написания научного текста, в который вплетается интрига.

#### **Пороговая концентрация пищи как мера конкурентной способности**

В 1965 г. была опубликована работа Дж. Брукса и С. Додсона (Brooks, Dodson, 1965), в которой была предложена гипотеза “размерной эффективности”. Согласно этой гипотезе, крупные виды ветвистоусых ракообразных – более сильные конкуренты, чем мелкие виды, т.к. крупные виды – более мощные фильтраторы и отфильтровывают более широкий спектр пищевых частиц, чем мелкие виды. Эта гипотеза привлекла внимание зоопланктологов, т.к., несмотря на свою простоту, открывала возможность прогнозировать динамику сообществ ветвистоусых ракообразных. Из нее следовало, что в отсутствие хищников крупные виды зоопланктона будут либо вытеснять мелкие, либо доминировать над ними. Согласно данным поисковой системы Google Scholar, статья Дж. Брукса и С. Додсона цитировалась 4624 раза. Несмотря на то, что это была всего лишь гипотеза, она открывала новый взгляд на динамику ветвистоусых ракообразных – переход к поиску механизмов динамики сообществ.

З.М. Гливич оставался до конца жизни последовательным сторонником этой гипотезы. Совместно с В. Лампертом он провел множество

исследований по оценке конкурентных способностей разных видов ветвистоусых ракообразных. В качестве меры конкурентной способности была выбрана пороговая концентрация пищи (threshold food concentration)  $R^*$  — такая концентрация, при которой смертность равна рождаемости и популяция находится в состоянии равновесия. Идея оценивать конкурентную способность по  $R^*$  принадлежала Д. Тильману и была подтверждена экспериментально (Tilman, 1981, 1982). Чем ниже  $R^*$ , тем вид более сильный конкурент, т.к. может наращивать свою численность при более низких концентрациях пищевого ресурса по сравнению с видом с более высокой  $R^*$ . Кратко эту идею можно выразить следующей максимой: у кого порог ниже, тот и победитель в конкурентной борьбе! Д. Тильман успешно подтвердил справедливость оценки конкурентной способности по  $R^*$  в экспериментах по конкуренции с диатомовыми водорослями (Tilman, 1981). Позже теория эксплуатационной конкуренции Д. Тильмана была подтверждена в экспериментах с коловратками (Rothhaupt, 1988). Идея пороговых концентраций стала очень популярна после работ Д. Тильмана и К.-О. Ротхаупта. Так, З.М. Гливич предположил, что не только  $R^*$ , но и концентрация пищи, при которой индивидуальная скорость роста молоди ( $g$ ) равна нулю, тоже может быть показателем конкурентной способности ( $R_g^*$ ). Получение  $R^*$  на основе скорости популяционного роста в лабораторных условиях трудоемко и требует больших временных затрат. Поэтому оценки конкурентной способности ветвистоусых ракообразных, которые были получены в работах З.М. Гливича по показателю  $R_g^*$ , имели определенные преимущества. Следует отметить, что прямых опытов по проверке того, насколько  $R_g^*$  отражает конкурентную способность, не проводили. Предполагалось, что вид, который прекращает соматический рост молоди при более высоких концентрациях пищи, — более слабый конкурент, чем вид, который при таких же концентрациях пищи продолжает индивидуальный рост.

В результате проведения серии экспериментов с восемью видами семейства Daphnidae З.М. Гливич установил, что  $R_g^*$  увеличивается с уменьшением размера тела (рис. 1 в публикации Gliwicz, 1990). Это означало возрастание конкурентной способности с увеличением размера тела. Данная работа была опубликована в журнале Nature, одном из самых престижных журналов для биологов. Такой результат окрылил зоопланктологов, поскольку показывал, что динамика водных сообществ подчиняется закономерностям, которые поддаются количественным оценкам.

Однако оказалось, что природа устроена сложнее. Во многих экспериментах по конкуренции

часто выигрывали мелкие виды ветвистоусых ракообразных. Дж. Бенгтсон (Bengtsson, 1987), проанализировав большое количество работ по конкуренции, подсчитал, что гипотеза “размерной эффективности” подтверждалась только в 60% случаев. В этой же работе Дж. Бенгтсон и еще раньше Ю.Э. Романовский и И.Ю. Фенева (Romanovsky, Feniova, 1985) обратили внимание на то, что выигрыш в конкуренции в сообществах ветвистоусых ракообразных зависит от уровня воспроизводства пищи (в лабораторных условиях — это количество подаваемой пищи в эксперименте). Оказалось, что при высоком уровне подаваемой в опыт пищи побеждал крупный вид, а при низком — мелкий вид. Причиной этому была более сложная возрастная структура ракообразных, чем у животных в экспериментах Д. Тильмана и К.-О. Ротхаупта, в которых использовались виды без значительных различий между особями разного возраста (водоросли и коловратки).

З.М. Гливич провел целую серию работ с целью объяснения различий, наблюдаемых в исходе конкурентной борьбы между мелкими и крупными видами ветвистоусых ракообразных. В одной из работ он предположил, что для предсказания исхода конкуренции, кроме  $R_g^*$ , требуется учет и других факторов, например, устойчивости к голоданию (Gliwicz, 1991). Он показал, что устойчивость к голоданию видоспецифична и зависит от количества запасов, доставшихся от матери. Он предположил, что мелкие виды могут быть более устойчивы к голоданию, чем крупные виды, если им достается относительно больше запасов от матери. З.М. Гливич явно не отмечал, но косвенно из его работы следовало, что для предсказания исхода конкуренции лучше определять  $R^*$ , а не  $R_g^*$ , т.е. учитывать помимо соматического роста еще смертность и репродуктивный потенциал ракообразных. Однако трудоемкость такой оценки вынуждала исследователей определять конкурентную способность по  $R_g^*$  и в дальнейшем.

В качестве одной из причин, по которой мелкие виды ветвистоусых ракообразных могут получать преимущества при конкуренции с крупными видами, З.М. Гливич называл разные фильтрационные возможности мелких и крупных видов по отношению к нитчатым цианобактериям. Так, в его работе с В. Лампертом (Gliwicz, Lampert, 1990) в экспериментах с зеленой водорослью *Scenedesmus acutus* согласно значениям  $R_g^*$  самая высокая конкурентная способность была у *Daphnia pulex* Forbes 1893 (самый крупный вид), промежуточная по значениям конкурентная способность была у *Daphnia hyalina* Leydig 1860 (средний по размерам вид) и наименьшая — у *Daphnia cucullata* Sars 1862 (самый мелкий вид). Однако в варианте с нитчатыми

цианобактериями *Cylindrospermopsis raciborskii* конкурентная способность менялась в обратном порядке, так что наиболее сильным конкурентом оказывался самый мелкий вид. З.М. Гливич объяснил преобладание мелкой *D. cucullata* в эвтрофных водах более сильным снижением конкурентной способности у крупных видов относительно мелких в присутствии нитчатых цианобактерий.

Недавно ученики З.М. Гливича провели эксперименты на базе кафедры гидробиологии Варшавского университета, которые показали, что как  $R_g^*$ , так и  $R^*$  зависят еще от качества пищи, выражаемого в содержании фосфора или полиненасыщенных жирных кислот. Было показано, что исход конкуренции может меняться на диаметрально противоположный при лимитировании ракообразных фосфором или полиненасыщенными жирными кислотами (в настоящее время эти работы находятся в печати). Для предсказания исхода конкуренции использовались значения пороговых концентраций пищи. Огромная заслуга З.М. Гливича состоит в том, что он привлек внимание к показателю  $R_g^*$ , определение которого является сравнительно нетрудоемким способом предсказания исхода конкуренции. Тем не менее зависимость между пороговой концентрацией пищи  $R^*$ , при которой скорость роста численности становится равной нулю, и пороговой концентрацией пищи  $R_g^*$ , при которой рост молоди прекращается, до сих пор не установлена.

### “Быть или не быть”

Именно такой вопрос поставил З.М. Гливич по отношению к ветвистоусым ракообразным, жизнь которых в озерах полна опасностей и рисков. Он пытался оценить относительную роль хищничества и конкуренции в природе. Привлекательной чертой З.М. Гливича было сочетание взгляда ученого и романтического отношения к своим объектам. Поэтому некоторые из его работ представляют захватывающую историю жизни планктонных ракообразных, которым приходится преодолевать разные трудности, чтобы избежать множество опасностей. В своей книге З.М. Гливич (Gliwicz, 2003) описывает жизнь планктонных ракообразных как поиск компромиссов между сытой жизнью и безопасностью. Отдать “обед” в обмен за “жизнь” — одно из ключевых представлений З.М. Гливича о стратегиях выживания планктонных ракообразных в природе (Gliwicz, 2002). По мнению З.М. Гливича, выработка оптимальных стратегий выживания происходит, скорее, в ходе “эволюционной пьесы”, чем на “экологической сцене”.

Позиция З.М. Гливича состояла в том, что живому организму за все надо платить. Для того чтобы не стать жертвой хищника, ракообразные

не могут расплатиться твердой валютой, т.к. не имеют счета в банке. Поэтому они должны платить энергозатратами в результате изменения поведения, модификации стратегий жизненных циклов, выработки морфологических средств защиты от хищников в виде шлема на голове или хвостовой иглы. Последний способ защиты действенен в основном против нападения беспозвоночных хищников. Поскольку стоимость снижения рисков велика, З.М. Гливич считал, что в природе действует не принцип максимизации, а принцип оптимизации (Gliwicz, 2003). Один из разделов книги З.М. Гливича (Gliwicz, 2003) называется “Нескончаемый поиск компромиссов”, что указывает на бесконечность пути к совершенству.

З.М. Гливич рассматривал механизмы защиты от хищника как способы увеличить выживаемость, которые были выработаны в процессе эволюции. Он рассматривал малый размер тела зоопланктона как защиту от хищников (Gliwicz, Maszczyk, 2007). По его мнению, малый размер представляет собой своего рода “убежище” от хищников, поскольку рыбы селективно выедают крупные виды (Ivlev, 1961). Этому же мнению придерживались многие исследователи, однако З.М. Гливич сделал шаг вперед в этом направлении. Он провел эксперименты с двумя видами дафний в градиенте концентраций пищи, показав, что голодные дафнии не реагировали на присутствие кайромонов рыб (реальные рыбы не участвовали в эксперименте), тогда как при высоких концентрациях пищи дафнии значительно снижали скорость роста в присутствии кайромонов (Gliwicz, Maszczyk, 2007). Таким образом, дафнии реагировали на риск быть съеденными в зависимости от сытости. Голодное животное склонно к большему риску и готово рисковать, чтобы получить дополнительные калории для воспроизводства своего потомства. Он также отмечал, что в природе могут быть чрезвычайно тонкие настройки в реакциях дафний на присутствие рыб. Например, *D. pulicaria* слабее реагировала на кайромоны, чем *D. hyalina* × *galeata*, поскольку первый вид редко встречается в местах, где обитают рыбы, и такой механизм не был выработан в процессе эволюции этого вида. З.М. Гливич рассматривал дафний как модельный объект для экспериментов, и во многих работах проводил аналогии с другими таксонами, вплоть до млекопитающих.

В качестве продолжения исследований по влиянию кайромонов на дафний З.М. Гливич (Gliwicz et al., 2012) провел эксперименты с целью определить, меняется ли влияние кайромонов рыб на демографические параметры в зависимости от плотности популяции ракообразных. Известно, что при высокой плотности дафний происходит снижение скорости их популяционного роста

(Boersma, 1999; Lürling et al., 2003). Это адаптивная реакция дафний проявляется перед неизбежным снижением численности, что сокращает потери от смертности. Оказалось, что эффект одинакового количества кайромонов усиливался при повышении плотности дафний: сильнее замедлялся их рост и увеличивалась глубина погружения дафний при вертикальных миграциях (избегание). Это означало, что при повышении плотности жертвы траты на защиту от хищника возрастали. Из этого следовало, что поскольку при высокой плотности риск пострадать от хищника более высок, то требуется затрачивать больше энергии на защиту. При низкой плотности популяции, которая сама по себе рассматривается как защита от хищника, такие сигналы как кайромоны могут даже игнорироваться. Поэтому при низких плотностях дафний появляется возможность больше энергии вкладывать в рост и репродукцию.

#### **Вертикальные миграции в аспекте эволюционной экологии**

Миграции – это эволюционно наиболее “естественный” способ избегания хищника, по мнению З.М. Гливича. Вертикальные миграции были одной из центральных тем его работ. История исследований этого явления насчитывает не менее двухсот лет. Известный французский зоолог Ж. Кювье еще в начале XIX века впервые описал суточные вертикальные миграции у дафний и указал на их связь с восходом и закатом солнца, посчитав избегание солнечного света главной причиной таких перемещений (Cuvier, 1817). Во второй половине XIX века основатель лимнологии Ф. Форель и знаменитый эволюционный биолог А. Вейсман указали на иные возможные причины вертикальных миграций: Ф. Форель (Forel, 1877) предполагал, что планктонные организмы уходят днем на глубину, чтобы избежать выноса на берег за счет ветрового перемешивания (такое объяснение было в русле научных интересов Ф. Фореля, поскольку он много занимался движением водных масс в озерах и, в частности, впервые научно описал сейши – стоячие волны, возникающие в замкнутых или частично замкнутых водоемах), в то время как А. Вейсман (Weissmann, 1877) считал, что вертикальные миграции, помимо ухода от яркого света, обеспечивают более эффективное использование пищевых ресурсов.

В монографии известного советского исследователя Байкала профессора М.М. Кожова еще в сороковые годы (Кожов, 1947) был подробно описан механизм избегания зоопланктерами в дневное время зон, где использующие зрение хищники, прежде всего рыбы-планктофаги, могли бы их обнаружить. Благодаря известному американскому

лимнологу Дж. Хатчинсону, который высоко ценил работы русских гидробиологов, книга М.М. Кожова о Байкале была переведена на английский язык (Kozhov, 1963). Она широко цитировалась Дж. Хатчинсоном, в том числе в его обзоре по суточным вертикальным миграциям (Hutchinson, 1967). Однако, не будучи подкреплена наблюдениями на других водоемах или экспериментально, эта идея не получила широкого признания, и только после проведения многочисленных полевых и лабораторных исследований, в которых активно участвовал З.М. Гливич, механизм, предложенный М.М. Кожовым для объяснения вертикальных миграций, был принят научной общественностью.

З.М. Гливич рассматривал вертикальные миграции как средство, выработанное в процессе эволюции для защиты от хищников. Здесь мы рассмотрим только некоторые из его работ на эту тему. Известно, что представители планктонных ракообразных в одних озерах совершают, а в других не совершают суточные вертикальные миграции. Характер этих миграций там, где они происходят, как правило, однотипен: ночью зоопланктеры поднимаются к поверхности, а с рассветом погружаются в более глубокие слои воды. У поверхности они кормятся, так как в поверхностном слое в силу его более высокой освещенности фитопланктон, которым питается зоопланктон, как правило, более обилен. Тем не менее с рассветом рачки покидают свои кормовые угодья, причем на погружение затрачивается энергия (рачки активно двигаются). Для того чтобы в ходе эволюции выработать такой тип поведения (зачем пускаться в бега из мест, где полно корма?), нужны веские причины. Наиболее естественным механизмом, объясняющим возникновение вертикальных миграций зоопланктона, представляется избегание хищников. Дело в том, что рыбы-планктофаги – визуальные охотники и ночью не столь эффективны в поиске жертв. Однако это лишь правдоподобная гипотеза по принципу “а что же еще?”. Для ее подтверждения или опровержения необходимы эксперименты или сравнительные данные полевых исследований.

Данные с использованием сравнительного анализа были собраны и представлены З.М. Гливичем (Gliwicz, 1986). В этой работе, помимо ее ценности для решения конкретной планктонологической проблемы, продемонстрированы возможности сравнительного метода в экологии. Как говорил, применительно к сравнительной анатомии, В.Н. Беклемишев (1964, с. 7), “будь у древних сравнительно-анатомическая точка зрения, они не могли бы вообразить драконов с крыльями на спине или змееногих гигантов”. З.М. Гливич с успехом применил этот метод в сравнительно-экологическом контексте. Изучая вертикальные

миграции веслоногого рачка *Cyclops abyssorum* Sars 1863 в горных озерах в Татрах, он обнаружил, что суточные вертикальные миграции наблюдаются только в озерах с рыбами, тогда как в озерах без рыб их нет. Этот результат выглядит интересным сам по себе, хотя всегда можно сказать, что озера как природные объекты различаются во многих отношениях, и, возможно, наличие или отсутствие вертикальных миграций связано не только с рыбами, но и с действием других, скрытых от нас факторов. Имея это в виду, З.М. Гливич сделал следующий шаг. Он обратил внимание, что озера, населенные рыбами, можно разбить на две группы: в некоторые озера рыбы были интродуцированы недавно, в последние десятилетия, а про другие известно, что в них рыбное население существовало в течение сотен и даже тысяч лет. Оказалось, что в первой группе озер миграции имели меньший, а во второй – больший размах. Таким образом, в согласии с принципами сравнительного подхода был построен ряд: озера без рыб – озера с рыбным населением, воздействующим на зоопланктон в течение относительно короткого отрезка времени, – озера с рыбным населением, взаимодействующим с зоопланктоном в течение гораздо более длительного времени. Этот сравнительный ряд стал весьма убедительным свидетельством роли рыб как фактора возникновения вертикальных миграций у зоопланктона.

Эту работу З.М. Гливича (Gliwicz, 1986) авторы статьи, опубликованной в журнале *Nature* (Huntingford, Metcalfe, 1986), поставили в один ряд с классическими исследованиями, выявившими роль хищников как фактора отбора при возникновении индустриального меланизма: рыбы-планктофаги запускают механизм вертикальных миграций в зоопланктоне точно так же, как насекомоядные птицы вызвали распространение темной формы у березовой пяденицы. В XIX веке в промышленных районах Англии из-за загрязнения воздуха стволы берез почернели и вдобавок лишились лишайников, придававших стволам светло-серый оттенок (лишайники, как известно, являются биоиндикаторами загрязнения воздуха). В этих условиях среди светлых или, точнее, бело-серых, с темными пятнами пядениц получила распространение сплошь темная форма, так как птицы избирательно склевывали именно представителей светлой формы, хорошо заметных на почерневших стволах (Krebs, 2014).

Однако причины вертикальных миграций планктонных ракообразных, по-видимому, сложнее, чем факторы индустриального меланизма у бабочек. В рассмотренной выше работе З.М. Гливич (Gliwicz, 1986), ссылаясь на данные своих учеников и коллег Петра Давидовича (Piotr Dawidowicz)

и Иоанны Пьяновской (Joanna Pijanowska), отметил, что даже при наличии рыб вертикальные миграции не должны происходить в водоемах, где нет вертикального градиента концентрации пищи (см. Pijanowska, Dawidowicz, 1987). Действительно, если пища равномерно распределена в столбе воды, отбор не будет способствовать вертикальным миграциям, поскольку при этом энергия рачками не приобретается (пищи наверху не больше, чем в глубине), а только расходуется (движение требует энергетических затрат). С другой стороны, в силу сказанного выше миграций не должно быть и в озерах, где нет рыб. Эти условия подробно обсуждались в работе З.М. Гливича и И. Пьяновской (Gliwicz, Pijanowska, 1988). Для облегчения восприятия логическое пространство возможностей, порождающих вертикальные миграции зоопланктона, можно представить в виде простой схемы (рис. 1).

З.М. Гливич и И. Пьяновска в указанной работе проанализировали данные по вертикальным миграциям зоопланктона в двух группах водоемов: озера, находящиеся в польских Татрах, и Мазурские озера. Материал по озерам Татр был использован и в предыдущей работе З.М. Гливича (Gliwicz, 1986). Для того, чтобы выделить “играющие” конформации (и для удобства чтения), мы повторим основные характеристики озер Татр в интересующем нас ключе. В озерах Татр в центре внимания был *C. abyssorum*, тогда как в Мазурских – *D. hyalina*. Циклопы и дафнии были представлены как мигрирующими (в одних озерах данной группы), так и немигрирующими (в других озерах данной группы) популяциями. Озера в Татрах различались присутствием или отсутствием рыб, а вертикальное распределение пищи для зоопланктеров в них было сходным и неравномерным. Наоборот, в Мазурских озерах рыбы присутствовали всегда, зато вертикальное распределение пищи в них было различным – в одних озерах менее, а в других более равномерным. Важно, что в случаях, когда распределение пищи было неравномерным, в эпилимнионе пищи всегда было больше, чем в гиполимнионе (необходимое условие для подъема наверх в поисках лучших условий питания). Сравнительный анализ показал, что в первой группе озер заметная миграция имела место только при наличии рыб (Gliwicz, 1986, см. выше), а во второй группе озер – только при наличии выраженного вертикального градиента концентрации пищи. Эти данные подтверждают представление о хищниках и пище как совместно действующих факторах вертикальных миграций зоопланктона; стоит, однако, заметить, что в каждом данном водоеме действовал только один фактор – либо хищники, либо пища.

		Рыбы-планктофаги	
		есть	нет
Вертикальный градиент концентрации пищи	есть	Вертикальные миграции возможны	Предпосылки для вертикальных миграций отсутствуют
	нет	Предпосылки для вертикальных миграций отсутствуют	Предпосылки для вертикальных миграций отсутствуют

**Рис. 1.** Схематическое представление основных факторов, необходимых для вертикальных миграций зоопланктона (по работам З.М. Гливица, его учеников и коллег; ссылки даны в тексте). Эта базовая схема не отражает некоторых дополнительных факторов вертикальных миграций. Дополнительный фактор (1): рыбы-планктофаги должны более эффективно охотиться днем и менее эффективно – ночью. Первое необходимое условие для реализации этого фактора – низкий уровень освещенности ночью. Если ночью недостаточно темно, рыбы-планктофаги, будучи визуальными хищниками, продолжают эффективно охотиться в ночное время суток; такие условия могут сложиться при обычном световом дне во время полнолуния или во время круглосуточного полярного дня в высоких широтах. Второе необходимое условие для реализации дополнительного фактора (1) – отсутствие хищников верхнего по отношению к рыбам-планктофагам трофического уровня, действующих в поверхностных слоях в дневное время. Если такие хищники есть и они достаточно эффективны, рыбы-планктофаги могут покидать верхний слой воды в дневное время, уходя либо на глубину, либо в прибрежье. Дополнительный фактор вертикальных миграций (2): вертикальный градиент концентрации пищи должен быть определенного знака – концентрация должна убывать от поверхностных к более глубоким слоям. Условия, препятствующие реализации дополнительных факторов (1) и (2), одновременно препятствуют вертикальным миграциям зоопланктона. Дальнейшие пояснения – в тексте.

В рассмотренной работе (Gliwicz, Pijanowska, 1988) вновь был с успехом использован сравнительный метод, который, как показали З.М. Гливич и его коллеги, является весьма плодотворным при изучении вертикальных миграций. Сравнительный метод является крупномасштабным по своей природе, поскольку в отношении вертикальных миграций сравниваются целые водоемы. Адекватной альтернативой сравнительному подходу могли бы быть крупномасштабные эксперименты, в которых в качестве объекта выступает целое озеро или его выделенная часть или же сравнимая по объему созданная в лаборатории водная масса. Отвечая на вопрос, заданный после доклада по материалам этой работы (материалы были доложены на симпозиуме по поведению зоопланктона, состоявшемся в апреле 1987 г. в г. Саванна, Джорджия, США; вопрос и ответ опубликованы в конце статьи З.М. Гливица и И. Пьяновской (Gliwicz, Pijanowska, 1988)), З.М. Гливич упомянул “планктонные башни Винфрида Ламперта” (Winfried Lampert’s plankton towers). Речь идет о новаторских попытках изучать вертикальные миграции зоопланктона в крупномасштабных экспериментах, предпринятых в Институте лимнологии Общества Макса Планка в ФРГ под руководством В. Ламперта. В здании института были установлены две полые стальные

колонны высотой 11.2 м и диаметром 86 см каждая, которые заполнялись водой из близлежащего озера. Для изучения вертикальных миграций в колоннах требовалось создать вертикальные градиенты экологических факторов – освещенности, температуры, концентрации фитопланктона и рыб. Для абиотических факторов эта задача была технически простой, для биотических факторов, и в особенности для рыб, – очень сложной (подробнее см: Lampert, Loose, 1992). Развитие экспериментальной экологии в части изучения вертикальных миграций пошло по другому пути – проведения мелкомасштабных экспериментов, в которых вместо рыб используются их кайромоны – химические вещества, выделяемые рыбами и играющие сигнальную роль для зоопланктеров. В творческом наследии З.М. Гливица, посвященном вертикальным миграциям, имеются работы, выполненные при использовании и этого подхода (например, Gliwicz et al., 2006). Однако в таких экспериментах без рыб невозможно воспроизвести их эффект как прямых потребителей зоопланктона – разный в зависимости от освещенности и глубины. Изучение вертикальных миграций в крупномасштабных экспериментах до сих пор остается трудной задачей.

Наряду с главными факторами вертикальных миграций – зрительно ориентирующимися

хищниками и вертикальным градиентом концентрации пищи определенного знака (таким, что вверху пищи много, а внизу мало, рис. 1) — З. М. Гливич учитывал и другие потенциально действующие факторы, которые могли модифицировать или даже вовсе устранить эффект хищников. В этой связи большой интерес представляет работа о влиянии на зоопланктон лунных циклов (Gliwicz, 1986a). Для того чтобы описанный выше механизм вертикальных миграций заработал, ночью должно быть темно. Если, с точки зрения хищника, ночью светло, то риск гибели от зрительно ориентирующихся хищников не зависит или не слишком зависит от времени суток, и энергозатратные суточные вертикальные миграции теряют смысл. В этом случае зоопланктон должен находиться в малокормных слоях на глубине круглые сутки, не поднимаясь к поверхности, или, наоборот, пребывать в верхних, богатых пищей слоях круглые сутки, компенсируя высокую смертность высокой рождаемостью. З. М. Гливич предположил, что в лунные ночи света может быть достаточно, чтобы эффективность охоты рыб оставалась высокой. Этот эффект должен быть особенно выражен в тропических широтах, где небо, как правило, безоблачно в любое время суток. В 1982–1983 гг. З. М. Гливич работал в Мозамбике и смог проверить это предположение (Gliwicz, 1986a). Оказалось, что в водохранилище на р. Замбези в периоды вблизи полнолуния, когда освещенность, создаваемая Луной, близка к максимальной или максимальная, зоопланктон испытывал повышенный уровень смертности, связанной с рыбами, а в периоды вокруг новолуния, когда освещенность, вызванная Луной, находилась в области минимальных значений, зоопланктон, напротив, испытывал экспоненциальный подъем численности, причем именно за счет низкой смертности (а не за счет высокой рождаемости). Эти наблюдения показали, что пресс рыб на зоопланктон в природных условиях зависит от лунного света. А раз так, то лунный свет может быть дополнительным, модифицирующим фактором вертикальных миграций. Эта идея присутствует в цитируемой работе (Gliwicz, 1986a, с. 897), хотя, насколько можно судить по приведенным данным, отчетливых изменений в характере вертикальных миграций в зависимости от фазы Луны обнаружить не удалось. Возможно, это связано с тем, что танганьикская сардина (*Limnothrissa miodon* (Boulenger 1906)), основной планктофаг в этом водоеме, сама совершала вертикальные миграции (фактор, не учитываемый стандартной моделью вертикальных миграций зоопланктона, рис. 1), а может быть — с тем, что отбор в этом случае оказался недостаточно сильным, поскольку имел не направленный, а флуктуирующий характер. Тем не менее сама эта идея З. М. Гливича, пусть и не вполне доказанная в его

работе, представляется необычайно красивой. И самое замечательное состоит в том, что эта красивая идея, исходно не имевшая надежного обоснования, находит подтверждение в недавних работах (Last et al., 2016).

Другой аспект влияния световых условий на вертикальные миграции — продолжительность темного времени суток. В уже цитированной работе З. М. Гливич и И. Пьяновска (Gliwicz, Pijanowska, 1988) отметили, что вертикальные миграции зоопланктона обычны в водоемах тропических широт и не столь распространены в водоемах умеренных широт, и связали это явление с длиной дня: в летнее время в тропиках ночи длиннее, чем в умеренных широтах. Если ночь коротка, энергетический выигрыш, обусловленный неизбежно непродолжительным пребыванием в верхних слоях с высокой концентрацией пищи, может не покрывать энергетических трат, связанных с подъемом вверх. Отсюда следует, что в водоемах, расположенных в высоких широтах, вблизи Полярного круга или за ним, в условиях круглосуточного полярного дня вертикальные миграции зоопланктона не должны происходить вовсе. Замечание, высказанное в работе З. М. Гливича и И. Пьяновской в общем-то мимоходом, представляет, на наш взгляд, гипотезу, заслуживающую дальнейшего рассмотрения. Некоторые подтверждения этой гипотезы можно найти в литературе (Bogorov, 1946; Blachowiak-Samoluk et al., 2006). Здесь, однако, необходима осторожность, поскольку для проверки этой гипотезы представляют интерес только ситуации, когда все главные условия существования вертикальных миграций выполнены (см. рис. 1), и нет иных причин, кроме полярного дня, которые могут объяснить отсутствие вертикальных миграций.

З. М. Гливич полагал, что эффект избегания хищников как причина миграционного поведения характерен также для рыб. З. М. Гливич и А. Яхнер (Gliwicz, Jachner, 1992) обнаружили, что в одном из озер (оз. Рос (Ros) на северо-востоке Польши из группы Мазурских озер) из года в год суточные миграции молоди рыб следуют определенному сценарию: европейская корюшка (*Osmerus eperlanus* (Linnaeus 1758)) мигрирует вертикально, поднимаясь к поверхности в сумерках и опускаясь глубже 10 м на рассвете, а речной окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus 1758) и плотва (*Rutilus rutilus* (Linnaeus 1758)) мигрируют горизонтально, из прибрежья в открытую воду в сумерках и в обратном направлении на рассвете. Оба типа миграции приводят к тому, что рыбы в пелагиали питаются преимущественно ночью, а днем укрываются либо на глубине, либо среди прибрежных макрофитов. Без привлечения дополнительных факторов такой характер миграций и сопряженного с ними питания

выглядит явно неадаптивным у визуально ориентирующихся хищников. Авторы предположили, что этот фактор — пресс рыбоядных птиц, в частности озерных чаек (*Larus ridibundus* (Linnaeus 1766)), которые во множестве обитают на этом озере и питаются в основном в светлое время суток. Таким образом, избегание хищников оказывается универсальной причиной миграционного поведения — не только для зоопланктона, но и для рыб.

В оз. Рос, на котором была выполнена рассмотренная выше работа З. М. Гливича и А. Яхнер, было установлено, что вертикальные миграции планктонных ракообразных отсутствуют (Gliwicz, Pijanowska, 1988, см. рис. 1; Gliwicz, Jachner, 1992; Gliwicz, Rykowska, 1992). Этот факт согласуется с объяснением вертикальных миграций, основанным на избегании визуально охотящихся хищников: если днем наверху нет планктофагов (они уходят под действием собственных хищников), значит, нет и причин для вертикальных миграций. При этом не все виды зоопланктона постоянно присутствовали в верхних слоях воды, как можно было бы ожидать, исходя из того, что верхние слои более богаты пищей. Из четырех видов дафний только два вида постоянно находились в верхних слоях, тогда как два других обитали на глубине (Gliwicz, Rykowska, 1992). Это можно объяснить вмешательством дополнительных факторов — конкуренцией за пищу в верхних слоях воды, в результате которой менее успешные конкуренты вытесняются в менее богатые пищей глубокие слои. Фактор конкуренции за пищу, как и фактор хищников, действующих против рыб-планктофагов (см. выше), не противоречит базовой схеме вертикальных миграций, а дополняет ее. Отсутствие предпосылок для миграций одновременно с их фактическим отсутствием в водоеме подтверждает базовый механизм вертикальных миграций зоопланктона (рис. 1), в разработке и обосновании которого З. М. Гливич, его ученики и коллеги сыграли выдающуюся роль.

#### **Роль хищника и жертвы в экосистеме: возможны ли успешные биоманипуляции?**

Под каскадным эффектом, или биоманипуляцией понимают явление, при котором изменение численности и биомассы организмов верхних (“top-down effect”) или нижних (“bottom-up effect”) звеньев пищевой пирамиды приводит к изменению структуры и функции всей экосистемы. В более узком смысле под биоманипуляцией понимают только воздействие со стороны верхних трофических уровней. Это явление впервые описал чехословацкий гидробиолог Я. Хрбачек (Hrbáček et al., 1961; Hrbáček, 1962). При биоманипуляции с “top-down” эффектом для водных экосистем ожидалось снижение численности рыб-планктофагов, а вслед

за ними и фитопланктонных организмов за счет роста численности зоопланктона. Таким образом стремились ликвидировать “цветение воды”, что особенно важно для питьевых водоемов.

Для того чтобы разобраться, может ли быть успешной биоманипуляция, З. М. Гливич проанализировал роль хищничества относительно роли эксплуатационной конкуренции. В водных экосистемах действует два мощных биотических фактора — конкуренция и хищничество. Но какой из них доминирующий, долгое время было неясно. На основании большого количества накопленных данных, применив сравнительный подход, З. М. Гливич, опираясь на собственные работы и работы коллег, пришел к выводу, что структура сообществ в значительно большей степени зависит от верхних трофических уровней, чем от нижних (Gliwicz, 2005). На примере 14 озер, различающихся своим трофическим статусом в диапазоне концентрации хлорофилла от 0.2 до 4.2 мкг×л<sup>-1</sup>, З. М. Гливич продемонстрировал, что в течение вегетационного периода плотность мелкой *D. cucullata* не различалась между озерами, несмотря на большую разницу в концентрации фитопланктона. То же самое оказалось верным для крупной *D. hyalina* (при этом ее плотность систематически была ниже, чем у *D. cucullata*). По-видимому, именно воздействие со стороны рыб-планктофагов определяло постоянство обилия зоопланктонов. Во всех озерах доминирующим видом среди планктоноядных рыб была плотва *R. rutilus*. Другой пример — это удивительная стабильность плотности 10 разных видов ветвистоусых ракообразных с мая по сентябрь в трех озерах Польши, несмотря на сильные колебания в обилии фитопланктона (Gliwicz et al., 2000). Видоспецифическая плотность дафний и постоянство соотношения между крупными и мелкими видами достигалась за счет избирательного выедания разных видов дафний планктоноядными рыбами. Плотность мелких видов была выше, чем плотность крупных видов.

Планктоноядные рыбы способны переключаться с одной жертвы на другую в зависимости от того, какая потенциальная жертва будет более выгодна и с точки зрения размеров, и с точки зрения плотности, обеспечивая сосуществование разных видов жертв и сохраняя постоянство соотношения между ними (Gliwicz et al., 2004). Поддержанию стабильной численности ракообразных способствовала еще компенсация за счет рождаемости (“birth-rate-compensation hypothesis”), которая увеличивалась в присутствии хищника благодаря более раннему достижению половой зрелости. Ранее З. М. Гливич и М. Боавида (Gliwicz, Boavida, 1996) показали, что в присутствии рыб размер тела рачков при достижении половой зрелости может

быть в 2 раза меньше, чем при их отсутствии, что вызвано влиянием кайромонов. При отсутствии рыб самый сильный конкурент монополизирует ресурс и вытесняет более слабых конкурентов (Gliwicz et al., 2001a). На основании собранных данных З.М. Гливич пришел к выводу, что воздействие “снизу” со стороны пищи (“bottom-up effect”) не приведет к существенным изменениям в структуре водных сообществ. Действительно, снижение фосфорной нагрузки в оз. Собигард (Jeppesen et al., 1999) не привело к увеличению прозрачности воды. В обзоре М.И. Гладышева (2001) собрано множество таких примеров.

Но и по поводу успешности собственно биоманипуляций (воздействий “сверху”, “top-down effect”) З.М. Гливич также выражал сомнение. Такие воздействия достигаются повышением численности ихтиофагов (хищных рыб) (Hrbáček et al., 1961; Hrbáček, 1962), которые в результате каскадного эффекта снижают численность планктоноядных рыб, увеличивая тем самым пресс зоопланктона на фитопланктон, а это, как ожидалось, должно было привести к увеличению прозрачности воды. Однако З.М. Гливич придерживался той точки зрения, что жизнь – дорогая штука, а смерть – некомпенсируемая утрата. Потенциальные жертвы выработали в процессе эволюции много защитных механизмов, чтобы сохранить жизнь. З.М. Гливич приводит в своей работе (Gliwicz, 2005) множество причин, но главные из них две. Первая группа механизмов касается снижения смертности от хищников. На индивидуальном уровне это может быть выработка морфологических средств защиты, например, хвостовой иглы или головного шлема у дафний, на видовом (популяционном) уровне – изменение видовой структуры сообщества, например, развитие малозаметных мелких видов. З.М. Гливич подчеркивал, что это относится не только к зоопланктону. У рыб в ответ на присутствие их собственных врагов, хищных рыб, могут развиваться шипы, а у фитопланктона происходит переход к видам, устойчивым к выеданию, например, к нитчатым водорослям. Вторая группа механизмов защиты от хищников связана с рождаемостью жертв. Хищник снижает биомассу жертв, однако никак не влияет на их продукцию, которая, как правило, возрастает при снижении плотности жертв, таким образом компенсируя потери от хищничества. Поэтому манипуляции “сверху” (“top-down effect”) с целью улучшить качество воды редко приводили к желаемым результатам. Например, по данным анализа 44 экспериментов, проведенных в 1961–1989 гг., уменьшение численности рыб-планктофагов только в 20% случаев приводило к уменьшению биомассы водорослей (De Melo et al., 1992). Этот и другие примеры каскадного эффекта в водоемах можно найти в обзоре

М.И. Гладышева (2001). З.М. Гливич провел подробный анализ, почему контроль “сверху” не может быть успешным, уделяя основное внимание взаимоотношениям хищник–жертва. М.И. Гладышев (2001) проанализировал и другие факторы, влияющие на успех биоманипуляций, включая качество пищи зоопланктона, влияние хищного зоопланктона на рачков-фильтраторов, влияние макрочлеников, придонных рыб, водоплавающих птиц и др. Более поздние обзоры работ, посвященных улучшению качества воды биологическими методами, также не давали однозначного ответа на вопрос об эффективности биоманипуляций (Jeppesen et al., 2012). Из этого следует, что проведение биоманипуляций далеко не всегда бывает успешным.

### Пищевое поведение рыб

Хотя зоопланктон был главным объектом исследований З.М. Гливича, планктоноядные хищники, в основном рыбы, также находились в фокусе его внимания. Очевидно, что выбор между возможностью быть съеденным или остаться голодным также касается и рыб. З.М. Гливич с соавторами (Gliwicz et al., 2001) провел оригинальные эксперименты с плотвой, где в одном из вариантов были рыбы, встревоженные от добавления сигнальных веществ, свидетельствующих об опасности, а в другом были рыбы без добавления сигнальных веществ (контроль). Эти сигнальные вещества выделяются поврежденной кожей убитой особи плотвы. Оказалось, что напуганная плотва значительно сокращала, но не прекращала совсем, потребление пищи по сравнению с контролем. В эксперименте З.М. Гливича с соавторами встревоженные рыбы чаще уходили на большую глубину вслед за мигрирующими дафниями, чем в контроле. Это свидетельствует о том, что рыбы часть своей энергии направляют на защиту от рыбацких хищников. Кроме того, проанализировав литературу, З.М. Гливич пришел к выводу, что голодные рыбы в природе незначительно меняют или вообще не меняют скорость потребления жертв, даже если они подвергаются опасности. Напротив, сытые рыбы в большей степени реагируют на присутствие хищников. Та же логика поведения наблюдалась у дафний (Gliwicz, Maszczyk, 2007). Таким образом, выбор между “обедом и безопасностью” не однозначен и зависит от степени сытости животного. Видимо, существует целая сигнальная система, которая помогает животному принять правильное решение.

З.М. Гливич провел еще ряд экспериментов по изучению выбора пищевых стратегий планктоноядными рыбами при угрозе нападения на них хищников, присутствие которых имитировалось наличием сигнальных химических веществ. Например, он и его коллеги определяли интервалы

между атаками рыб на жертву в зависимости от присутствия или отсутствия рыбоядного хищника с целью выяснить, что выгоднее для рыб с точки зрения питания – стайное или одиночное поведение (Bartosiewicz, Gliwicz, 2011). Результаты были неоднозначны. Оказалось, что имеет значение размер стаи: с одной стороны, рыбам проще защищаться от хищника в стае, а с другой – между ними возникает конкуренция. На этом примере видно, как мастерски З. М. Гливич умел поставить и интерпретировать эксперимент и тем самым найти ответы на сложные вопросы, касающиеся выбора рыбами оптимальной стратегии. Поскольку ответные реакции рыб зависят от множества факторов (например, не только от обонятельных реакций, но и от визуальных – вид ихтиофага), выбор оптимальной стратегии требует сложных поведенческих реакций, на исследование которых были направлены работы З. М. Гливича последних лет.

З. М. Гливич все накопленные данные пытался довести до логической схемы и неоднократно применял для анализа математические модели (Gliwicz et al., 2010, 2013). С помощью математической модели и экспериментального исследования З. М. Гливич с коллегами (Gliwicz, Maszczyk, 2016; Maszczyk, Gliwicz, 2014) выделили две основные стратегии пищевого поведения рыб-планктофагов, реализация которых зависела от плотности жертв (высокой и низкой). При высокой плотности жертв рыбы ищут добычу, медленно плавая и тем самым сохраняя энергию, охотясь при этом не за определенными индивидами, а скорее за агрегациями жертв. Следует отметить, что рачки собираются в стаи, образование которых стимулируется кайромонами рыб (Pijanowska, Kowalczewski, 1997). При низкой плотности жертв рыбы плавают с большей скоростью, расходуют больше энергии на поиск жертв, но при этом проявляют избирательность в потреблении жертвы, отдавая предпочтение более крупным самкам с яйцами и игнорируя молодь. Интересно, что в первом случае возрастает внутривидовая конкуренция между рыбами – кто быстрее встретит стаю рачков, тот и будет в выигрыше (Gliwicz, Maszczyk, 2016); прямо по поговорке “кто смел, тот и съел”.

Температура для эктотермных животных может сильно модифицировать их ответные реакции. На примере красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus 1758)), обитающей в озерах умеренных широт, и данио малабарского (*Devario malabaricus* (Jerdon 1849)), обитателя тропиков, З. М. Гливич с коллегами (Gliwicz et al., 2018) показал, что при повышении температуры на 10°C скорость потребления рыбами зоопланктона удваивается благодаря увеличению расстоянию их реагирования. Полученный результат

помогает понять, почему при повышении температуры размеры зоопланктонных организмов так сильно снижаются, что наблюдается как в ходе сезонной сукцессии, так и при сравнении озер из разных климатических зон. Так, Дж. Гиллули с соавторами (Gillooly et al., 2000) выявил широтные закономерности в размерах тела ветвистых ракообразных и сезонную динамику дафний разных размеров. Средняя длина тела ветвистых ракообразных была наибольшей в северных регионах с умеренным климатом, и уменьшалась по направлению к экватору. Работа З. М. Гливича с коллегами (Gliwicz et al., 2018) может быть одним из объяснений данного феномена. Увеличение скорости питания рыб вследствие возрастания расстояния реагирования при повышении температуры, по мнению З. М. Гливича, возможно или из-за обострения зрения визуально ориентирующихся животных, или из-за понижения вязкости воды, что позволяет рыбам быстрее реагировать. Эта работа опровергает предшествующие данные, что расстояние обнаружения жертвы планктоноядными рыбами не зависит от температуры (Dell et al., 2014; Pawar et al., 2015).

Благодаря работам З. М. Гливича были переосмыслены существовавшие ранее, во многом упрощенные взгляды на взаимоотношения зоопланктона и рыб; было показано, что за счет сложных поведенческих реакций как зоопланктона, так и рыб происходят глубокие перестройки в структуре и функционировании всей экосистемы. Однако наследие З. М. Гливича важно для гидробиологов не только своими научными результатами. Как выразился В. Ламперт в предисловии к книге З. М. Гливича (Gliwicz, 2003), он был “мощным источником энергии”. Он учил нас не пасовать перед сложными загадками природы, а направлять все свои силы для их всестороннего объяснения и понимания. Он посвятил свою жизнь водной экологии и привлек к этой области исследований множество людей – как своих непосредственных учеников и младших коллег, так и тех, кто был знаком с ним только по его работам. Он сумел сделать водную экологию привлекательной, придав научному поиску азарт и необходимую крупицу интриги. Это создает мощную мотивацию в нелегком труде ученого.

Ссылки на работы З. М. Гливича можно найти на сайте <https://hydro.biol.uw.edu.pl/publikacje/>

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф., 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М., 2013. Продукционная гидробиология (ред. В. В. Хлебович). Санкт-Петербург: Наука. 342 с.

- Беклемишев В. Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука. 432 с.
- Бульон В. В., 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Ленинград: Наука, Ленингр. отделение. 150 с.
- Винберг Г. Г., 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР. 269 с.
- Винберг Г. Г., 1968. Методы определения продукции водных животных. Методическое руководство и материалы. Минск: Вышэйш. Школа. 245 с.
- Гладышев М. И., 2001. Биоманипуляция как инструмент управления качеством воды в континентальных водоемах (Обзор литературы 1990–1999) // Биология внутренних вод. № 2. С. 3–15.
- Иванова М. Б., 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Наука. 189 с.
- Кожов М. М., 1947. Животный мир озера Байкал. Иркутск: Иркут. обл. изд-во. 303 с.
- Меншуткин В. В., Петрова Н. А., Руховец Л. А., 2003. Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. СПб.: Наука. 362 с.
- Bartosiewicz M., Gliwicz Z. M., 2011. Temporary intermissions in capturing prey (*Daphnia*) by planktivorous fish (*Rutilus rutilus*): Are they due to scramble competition or the need for antipredation vigilance? // Hydrobiologia. V. 668. P. 125–136.
- Bengtsson J., 1987. Competitive dominance among Cladocera: Are single-factor explanations enough? // Hydrobiologia. V. 145. P. 245–257.
- Blachowiak-Samolyk K., Kwasniewski S., Richardson K., Dmoch K., Hansen E., Hop H., Falk-Petersen S., Mouritsen L. T., 2006. Arctic zooplankton do not perform diel vertical migration (DVM) during periods of midnight sun // Marine Ecology Progress Series. V. 308. P. 101–116.
- Boersma M., 1999. Environmental stress and local adaptation in *Daphnia* // Limnol. Oceanogr. V. 44. P. 393–402.
- Bogorov B. G., 1946. Peculiarities of diurnal vertical migrations of zooplankton in polar seas // Journal of Marine Research. V. 6. P. 25–32.
- Bottrell H. H., Duncan A., Gliwicz Z. M., Grygierek E., Herzig A., Hillbricht-Ilkowska A., Kurasawa A., Larsson P., Weglenska T., 1976. A review of some problems in zooplankton production studies // Norw. J. Zool. V. 24. P. 419–456.
- Brooks J. L., Dodson S. I., 1965. Predation, body size, and composition of plankton // Science. V. 150. P. 28–35.
- Cuvier G., 1817. Le règne animal distribué d'après son organisation: pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Paris: Chez Deterville, 540 p.
- Dell A. I., Pawar S., Savage V. M., 2014. Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy // J. Anim. Ecol. V. 83. P. 70–84.
- De Melo R., France R., McQueen D. J., 1992. Biomanipulation: Hit or myth? // Limnol. Oceanogr. V. 37. P. 192–207.
- Forel F. A., 1877. Faune profonde du Léman. Faune pélagique // Bulletin de la Société Vaudoise des sciences naturelles. V. 14. P. 210–223.
- Gillooly J. F., Stanley I., Dodson S. J., 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of New World, freshwater cladocera // Limnol. Oceanogr. V. 45. P. 22–30.
- Gliwicz Z. M., 1969. The share of algae, bacteria and tripton in the food of pelagic zooplankton of lakes with various trophic characteristics // Bull. Acad. Pol. Sci. V. 17. P. 159–165.
- Gliwicz Z. M., Hillbricht-Ilkowska A., 1971. Efficiency of the utilization of nanoplankton primary production by communities of filter feeding animals measured in situ // Verhandlungen International Vereinigen Limnologie. V. 18. P. 197–210.
- Gliwicz Z. M., 1986. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton // Nature. V. 320. P. 746–748.
- Gliwicz Z. M., 1986a. A lunar cycle in zooplankton // Ecology. V. 67. P. 883–897.
- Gliwicz Z. M., Pijanowska J., 1988. Effect of predation and resource depth distribution on vertical migration of zooplankton // Bulletin of Marine Science. V. 43. P. 695–709.
- Gliwicz Z. M., 1990. Food thresholds and body size in cladocerans // Nature. V. 343. P. 638–640.
- Gliwicz Z. M., Lampert W., 1990. Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments // Ecology. V. 71. P. 691–702.
- Gliwicz Z. M., 1991. Food thresholds, resistance to starvation, and cladoceran body size // SIL Proceedings, 1922–2010. V. 24. P. 2795–2798.
- Gliwicz Z. M., Jachner A., 1992. Diel migrations of juvenile fish: A ghost of predation past or present? // Archiv für Hydrobiologie. V. 124. P. 385–410.
- Gliwicz Z. M., Rykowska A., 1992. 'Shore avoidance' in zooplankton: a predator-induced behavior or predator-induced mortality? // Journal of Plankton Research. V. 14. P. 1331–1342.
- Gliwicz Z. M., Boavida M. J., 1996. Clutch size and body size at first reproduction in *Daphnia pulicaria* at different levels of food and predation // Journal of Plankton Research. V. 18. P. 863–880.
- Gliwicz Z. M., Rutkowska A. E., Wojciechowska J., 2000. *Daphnia* populations in three interconnected lakes with roach as the principal planktivore // Journal of Plankton Research. V. 22. P. 1539–1557.
- Gliwicz Z. M., Dawidowicz P., Jachner A., Lampert W., 2001. Roach habitat shifts and foraging modified by alarm

- substance. 2. Reasons for different responses of fish in field and laboratory studies // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 150. P. 377–392.
- Gliwicz Z.M., Slusarczyk A., Slusarczyk M.*, 2001a. Life history synchronization in a long-lifespan single-cohort *Daphnia* population in a fishless alpine lake // *Oecologia*. V. 128. P. 368–378.
- Gliwicz Z.M.*, 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs // *Freshwater Biology*. V. 47. P. 2296–2312.
- Gliwicz Z.M.*, 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of off-shore animals Excellence in Ecology, Book 12. Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute. 379 p.
- Gliwicz Z.M., Jawiński A., Pawłowicz M.*, 2004. Cladoceran densities, day-to-day variability in food selection by smelt, and the birth-rate-compensation Hypothesis // *Hydrobiologia*. V. 526. P. 171–186.
- Gliwicz Z.M.*, 2005. Food web interactions: why are they reluctant to be manipulated? Plenary Lecture // *Verhandlungen International Vereinigen Limnologie*. V. 29. P. 73–88
- Gliwicz Z.M., Dawidowicz P., Maszczyk P.*, 2006. Low-density anti-predation refuge in *Daphnia* and *Chaoborus*? // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 167. P. 101–114.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P.*, 2007. *Daphnia* growth is hindered by chemical information on predation risk at high but not at low food levels // *Oecologia*. V. 150. P. 706–715.
- Gliwicz Z.M., Szymanska E., Wrzosek D.*, 2010. Body size distribution in *Daphnia* populations as an effect of prey selectivity by planktivorous fish // *Hydrobiologia*. V. 643. P. 5–19.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P., Uszko W.*, 2012. Enhanced growth at low population density in *Daphnia*: The absence of crowding effects or relief from visual predation? // *Freshwater Biology*. V. 57. P. 1166–1179.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P., Jabłoński J., Wrzosek D.*, 2013. Patch exploitation by planktivorous fish and the concept of aggregation as an antipredation defense in zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* V. 58. P. 1621–1639.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P.*, 2016. Heterogeneity in prey distribution allows for higher food intake in planktivorous fish, particularly when hot // *Oecologia*. V. 180. P. 383–399.
- Gliwicz Z.M., Babkiewicz E., Kumar R., Kunjiappan S., Leniowski K.*, 2018. Warming increases the number of apparent prey in reaction field volume of zooplanktivorous fish // *Limnol. Oceanogr.* V. 63. P. S30–S43.
- Hrbáček J.*, 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock // *Rozpr. CSAV, Ser. mat. nat. sci.* V. 72. P. 1–117.
- Hrbáček J., Dvořáková K., Kořínek V., Procházková L.*, 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of the zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association // *Verh. int. Verein. theoret. angew. Limnol.* V. 14. P. 192–195.
- Huntingford F.A., Metcalfe N.B.*, 1986. The evolution of anti-predatory behaviour in zooplankton // *Nature*. V. 320. P. 682.
- Hutchinson G.E.*, 1967. A treatise on limnology. V/ II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. New York– London– Sydney: John Wiley & Sons. 1115 p.
- Jeppesen E., Sondergaard M., Krovang B., Jensen J.P., Svendsen L.M., Lauridsen T.L.*, 1999. Lake and catchment management in Denmark // *Hydrobiologia*. V. 395/396. P. 419–432.
- Jeppesen Erik, Martin Søndergaard, Torben L. Lauridsen, Thomas A. Davidson, Zhengwen Liu, Nestor Mazzeo, Carolina Trochine, Korhan Özkan, Henning S. Jensen, Dennis Trolle, Fernando Starling, Xavier Lazzaro, Liselotte S. Johansson, Rikke Bjerring, Lone Liboriussen, Søren E. Larsen, Frank Landkildehus, Sara Egemose, Mariana Meerhoff*, 2012. Biomanipulation as a restoration tool to combat eutrophication: recent advances and future challenges // *Advances in Ecological Research*. V. 47. P. 411–488.
- Ivlev V.S.*, 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. New Haven: Yale University Press.
- Kozhov M.*, 1963. Lake Baikal and its life. Monographiae Biologicae, Springer Dordrecht, The Netherlands. 344 p.
- Krebs C.J.*, 2014. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance, 6th ed. Pearson Education Limited. London. UK. 672 p.
- Kuhn T.S.*, 1962. The structure of scientific revolutions. University of Chicago Press, US. 264 p.
- Lampert W., Loose C.J.*, 1992. Plankton towers: bridging the gap between laboratory and field experiments // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 126. P. 5–66.
- Last K.S., Hobbs L., Berge J., Brierley A.S., Cottier F.*, 2016. Moonlight drives ocean-scale mass vertical migration of zooplankton during the Arctic winter // *Current Biology*. V. 26. P. 244–251.
- Lindeman R.L.*, 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology // *Ecology*. V. 23. P. 399–418.
- Lürling M., Roozen F., van Donk E., Gosser B.*, 2003. Response of *Daphnia* to substances released from crowded congeners and conspecifics // *Journal of Plankton Research*. 25. 967–978.
- Maszczyk P., Gliwicz Z.M.*, 2014. Selectivity by planktivorous fish at different prey densities, heterogeneities, and spatial scales // *Limnol. Oceanogr.* V. 59. P. 68–78.
- Pawar S., Dell A.I., Savage V.M.*, 2015. From metabolic constraints on individuals to the eco-evolutionary dynamics of ecosystems // *Aquatic functional biodiversity. An ecological and evolutionary perspective*.

- Belgrano A., Woodward G., Jacob U. (eds), Elsevier. P. 3–36.
- Pijanowska J., Dawidowicz P., 1987. The lack of vertical migration in *Daphnia*: the effect of homogeneously distributed food // *Hydrobiologia*. 148 (2): 175–181.
- Pijanowska J., Kowalczewski A., 1997. Predators can induce swarming behaviour and locomotory responses in *Daphnia* // *Freshw. Biol.* 37: 649–656.
- Rothhaupt K., 1988. Mechanistic resource competition theory applied to laboratory experiments with zooplankton // *Nature*. V. 333. P. 660–662.
- Romanovsky Yu.E., Feniova I.Yu., 1985. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // *Oikos*. V. 44. P. 243–252.
- Silow E.A., Gurman V.J., Stom D.J., Rosenraukh D.M., Baturin V.I., 1995. Mathematical models of lake Baikal ecosystem // *Ecological Modelling*. V. 82. P. 27–39.
- Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A., 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 106. P. 433–471.
- Tilman D., 1981. Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae // *Ecology*. V. 62. P. 802–815.
- Tilman D., 1982. Resource competition and community structure. N.Y.: Princeton Univ. Press. 296 p.
- Weissmann A., 1877. Das Tierleben im Bodensee // *Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung*. V. 7. P. 1–31.
- Winberg G.G., 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. London and New York: Academic Press. 175 p.

## IN SEARCH OF A TRADE-OFF: PHYTOPLANKTON – PLANKTONIC CRUSTACEANS – FISH RELATIONSHIPS (IN MEMORY OF Z. M. GLIWICZ, 21.02.1939–2.06.2024)

I. Yu. Feniova<sup>1,\*</sup>, L. V. Polishchuk<sup>2</sup>, V. R. Alekseev<sup>3</sup>, Yu. Yu. Dgebuadze<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

<sup>2</sup>*Department of General Ecology and Hydrobiology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia*

<sup>3</sup>*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 190121 Russia*

\*e-mail: feniova@mail.ru

The results of the main studies of Z.M. Gliwicz are reviewed, highlighting his views on the evolution, biology and ecology of aquatic organisms. He was an outstanding hydrobiologist, and his scientific contributions to the development of hydrobiology were mainly related to aquatic ecology, including the prediction of the outcomes of competition between cladoceran species, vertical and horizontal migrations of zooplankton and fish, feeding behavior of fish, predator-prey relationships, interactions between adjacent trophic levels in ecosystems, and issues of evolutionary ecology. The results of Z.M. Gliwicz's studies are analyzed in the context of the development of aquatic ecology in the late 20th to early 21st centuries.

*Keywords:* zooplankton, cladocerans, fish, kairomones, migrations, threshold food concentrations, evolutionary ecology

## ADDITIONS TO THE ORIBATID MITE FAUNA OF VIETNAM, WITH THE DESCRIPTION OF A NEW SPECIES OF *PELORIBATES* (ACARI, ORIBATIDA)

© 2024 S. G. Ermilov\*

Tyumen State University, X-BIO Institute, Tyumen, 625003 Russia

\*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Received March 11, 2024

Revised April 04, 2024

Accepted April 12, 2024

This study is based on the oribatid mite material collected from dry litter in a *Shorea* dipterocarp forest in the Daklak Province, Southern Vietnam. Fifty-one species, 37 genera and 23 families have been found; of these, five species and two subspecies are recorded from Vietnam for the first time, and two species from the Oriental region for the first time. A new species of the genus *Peloribates* (Haplozetidae) is described: *P. (Peloribates) parapalawanus* sp. n. A new generic diagnosis of *Peloribates* is presented. An identification key to known representatives of *Peloribates* from Vietnam is provided.

**Keywords:** Southeast Asia, taxonomy, generic diagnosis, morphology, identification key

**DOI:** 10.31857/S0044513424090022, **EDN:** tsgqrw

Although the oribatid mites (Acari, Oribatida) of Vietnam had previously been insufficiently studied (Ermilov, 2015; Corpuz-Raros, Ermilov, 2020), in recent years this situation is starting to change (e.g., Ermilov, Salavatulin, 2022, 2023; Salavatulin et al., 2022).

This work is based on materials collected from a *Shorea* dipterocarp forest in the Daklak Province, Southern Vietnam. The main goal of the paper is to present a list of all identified taxa, including new records, and to describe one new species belonging to the genus *Peloribates* Berlese 1908 (nominat subgenus).

The genus *Peloribates* was proposed by Berlese (1908), with *Oribata peloptoides* Berlese 1888 as type species. The genus comprises three subgenera and 96 species (*P. (Peloribates)* Berlese 1908 – 92 species), *P. (Aokibates)* Mahunka 1988 – one species) and *P. (Peloribatodes)* Mahunka 2011 – 3 species), which have a worldwide distribution except for the Antarctic region (Subías, 2022, online version 2023; also, see Ermilov et al., 2019, 2021; Ermilov, Starý, 2020). Prior to this study, 12 species/subspecies of *P. (Peloribates)* and one species of *P. (Aokibates)* have been recorded from Vietnam (Corpuz-Raros, Ermilov, 2020): *P. (P.) barbatus* Aoki 1977, *P. (P.) gressitti* Balogh et Mahunka 1967, *P. (P.) guttatooides* Hammer 1979, *P. (P.) guttatus* Hammer 1979, *P. (P.) kaszabi* Mahunka 1988, *P. (P.) paraguayensis* Balogh et Mahunka 1981, *P. (P.) pseudoporus* Balogh et Mahunka 1967, *P. (P.) rangiroaensis rangiroaensis* Hammer 1972, *P. (P.) ratubakensis* Hammer

1979, *P. (P.) spiniformis* Ermilov et Anichkin 2011, *P. (P.) stellatus* Balogh et Mahunka 1967, *P. (P.) tatyanae* Ermilov et Anichkin 2014, and *P. (A.) yoshii* (Mahunka 1988). The additional goals of the paper are to present a new generic diagnosis of *Peloribates* and to provide an identification key to the known representatives of the aforementioned genus from Vietnam.

### METHODS

**Observation and documentation.** For measurement and illustration, specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides; all measurements are in micrometers ( $\mu\text{m}$ ); body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster; notogastral width refers to the maximum in dorsal aspect; setal lengths were measured perpendicular to their long axes, accounting for curvature. Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter-femur-genu-tibia-tarsus (famulus included); formulas for leg solenidia are given in square brackets, according to the sequence genu-tibia-tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica DM 2500 transmission light microscope.

**Terminology.** Morphological terminology used in this paper mostly follows that of papers on *Peloribates* (e.g., Ermilov et al., 2021; Ermilov, Martens, 2024); also, Norton (1977) for leg setal nomenclature

and Norton and Behan-Pelletier (2009) for overview are used.

**Abbreviations and notations.** *Prodorsum*: *rb* = rostral bulge; *rc* = rostral carina; *lam* = lamella; *slam* = sublamella; *Al* = sublamellar porose area; *tu* = tutorium; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial setae, respectively; *D* = dorsophragma; *P* = pleurophragma. *Notogaster*: *c*, *da*, *la*, *dm*, *lm*, *dp*, *lp*, *h*, *p* = notogastral setae; *Sa*, *S1*, *S2*, *S3* = sacculi; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. *Gnathosoma*: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; *acm* = palp seta;  $\omega$  = palp solenidium; *cha*, *chb* = cheliceral setae. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *3c*, *4a*, *4b*, *4c* = epimeral setae; *PdI*, *PdII* = pedotecta I and II, respectively; *dis* = discidium; *cir* = circumpedial carina. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal setae, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *po* = preanal organ. *Legs*: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, and tarsus, respectively; *pa* = porose area;  $\omega$ ,  $\sigma$ ,  $\phi$  = solenidia; *e* = famulus; *d*, *l*, *v*, *ev*, *bv*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = setae.

#### LIST OF IDENTIFIED TAXA

The distribution of the species is mostly taken from Subías (2022, online version 2023); ptyctimous mites are not included.

##### **Epilohmanniidae**

*Epilohmannia minuta pacifica* Aoki 1965: 2 ex. Distribution: Tropical, Southern Palaeartic.

##### **Malaconothridae**

*Malaconothrus monodactylus* (Michael 1888): 3 ex. Distribution: Holarctic, Neotropical, Madagascar. New record of the species in the Oriental region.

*Tyrphonothrus repetitus* (Subías 2004): 2 ex. Distribution: Southeast China. New record of the species in Vietnam.

##### **Crotoniidae**

*Platynothrus peltifer* (Koch 1839): 9 ex. Distribution: Semicosmopolitan. New record of the species in Vietnam.

##### **Trhypochthoniidae**

*Trhypochthoniellus longisetus* (Berlese 1904): 1 ex. Distribution: Cosmopolitan.

##### **Nanhermanniidae**

*Nanhermannia* (*Nanhermannia*) *thaiensis* Aoki 1965: 6 ex. Distribution: Oriental.

*Nanhermannia* (*Nippohermannia*) *parallela* Aoki 1961: 2 ex. Distribution: Eastern Palearctic, Caucasus, Oriental. New record of the species in Vietnam.

*Masthermannia mammillaris* (Berlese 1904): 1 ex. Distribution: Tropical.

##### **Hermannidae**

*Phyllhermannia similis* Balogh et Mahunka 1967: 2 ex. Distribution: Oriental.

##### **Hermannellidae**

*Hermannella aristosa* Aoki 1965: 6 ex. Distribution: Eastern Palaeartic, Oriental, Australasian.

*Hermannella thani* Mahunka 1987: 2 ex. Distribution: Vietnam.

##### **Cepheusidae**

*Sadocephus* sp.: 1 ex.

##### **Eremulidae**

*Mahunkana bifurcata* (Mahunka 1987): 1 ex. Distribution: Vietnam.

##### **Damaeolidae**

*Fosseremus laciniatus* (Berlese 1905): 3 ex. Distribution: Cosmopolitan.

##### **Oppiidae**

*Arcoppia fenestralis orientalis* Balogh et P. Balogh 1986: 1 ex. Distribution: New Guinea, Oriental.

*Arcoppia robustia* (Berlese 1913): 1 ex. Distribution: Oriental.

*Lasiobelba* sp.: 1 ex.

*Oppiella nova* (Oudemans 1902): 4 ex. Distribution: Cosmopolitan.

*Oxyoppia* (*Oxyoppiella*) *polynesia* (Hammer 1972): 4 ex. Distribution: Tropical.

##### **Suctobelbidae**

*Suctobelbella* (*Flagrosuctobelba*) *semitlumosa tahiensis* (Hammer 1972): 3 ex. Distribution: Oriental, Australasian, Afrotropical. New record of the subspecies in Vietnam.

##### **Otocephidae**

*Dolicheremaeus baloghi* Aoki 1967: 6 ex. Distribution: Eastern Palaeartic, Oriental.

*Dolicheremaeus dwalteri* Ermilov et Anichkin 2014: 4 ex. Distribution: Vietnam.

*Dolicheremaeus* cf. *oginoi* (Aoki 1965): 2 ex. Distribution: Oriental.

*Otocephus* (*Acrotocephus*) *duplicornutus discrepans* (Balogh et Mahunka 1967): 2 ex. Distribution: Vietnam.

##### **Carabodidae**

*Diplobodes* sp.: 6 ex.

*Yoshiobodes nakatamarii* (Aoki 1973): 2 ex. Distribution: Oriental and Eastern Palaeartic.

##### **Tectocephidae**

*Tectocephus velatus* (Michael 1880): 6 ex. Distribution: Cosmopolitan.

##### **Licneremaeidae**

*Licneremaeus polygonalis* Hammer 1971: 8 ex. Distribution: Australasian, Vietnam, Madagascar.

**Achipteriidae**

*Parachipteria punctata* (Nicolet 1855): 2 ex. Distribution: Holarctic, Santa Helena. New record of the species in the Oriental region.

**Ceratozetidae**

*Ceratozetes* sp.: 1 ex.

**Haplozetidae**

*Acutozetes* sp.: 2 ex.

*Peloribates kaszabi* Mahunka 1988: 14 ex. Distribution: Oriental.

*Peloribates parapalawanus* sp. n.: 3 ex. Distribution: Vietnam.

*Peloribates rangiroaensis rangiroaensis* Hammer 1972: 1 ex. Distribution: Polynesia, Oriental.

*Peloribates* sp.: 1 ex.

*Perxylobates crassisetosus* Ermilov et Anichkin 2011: 1 ex. Distribution: Vietnam.

*Protoribates paracapucinus* (Mahunka 1988): 26 ex. Distribution: Tropical, Subtropical.

*Rostrozetes ovulum* (Berlese 1908): 11 ex. Distribution: Tropical, Subtropical.

**Schelorbitidae**

*Euschelorbitates (Trischelorbitates) clavatus* (Mahunka 1988): 17 ex. Distribution: Vietnam.

*Euschelorbitates (Trischelorbitates) payatosensillus* (Corpuz-Raros 1979): 1 ex. Distribution: Philippines. New record of the species in Vietnam.

*Schelorbitates (Schelorbitates) elegans* Hammer 1958: 1 ex. Distribution: Tropical.

*Schelorbitates (Bischelorbitates) mahunkai* Subías 2010: 1 ex. Distribution: Oriental.

*Schelorbitates (Perschelorbitates) sp. A*: 4 ex.

*Schelorbitates (Perschelorbitates) sp. B*: 2 ex.

**Parakalummidae**

*Neoribates jacoti* (Balogh et Mahunka 1967): 2 ex. Distribution: Oriental.

**Galumnidae**

*Flagellozetes (Cosmogalumna) maolanensis* Hu, Zheng et Yang 2023: 19 ex. Distribution: Southeast China. New record of the species in Vietnam.

*Flagellozetes (Cosmogalumna) sp.*: 5 ex.

*Pergalumna intermedia intermedia* Aoki 1963: 15 ex. Distribution: Southern Palearctic and Northern Oriental. New record of the species in Vietnam.

*Pergalumna yurtaevi* Ermilov et Anichkin 2011: 8 ex. Distribution: Oriental, Australasian.

*Trichogalumna subnuda* Balogh et Mahunka 1967: 10 ex. Distribution: Vietnam.

**Galumnellidae**

*Galumnella* sp.: 1 ex.

The list includes 51 species/subspecies belonging to 37 genera and 23 families. Of these, five species and two subspecies (*Tyrphonothrus repetitus*, *Platynoethrus peltififer*, *Nanhermannia (Nippohermannia) parallela*, *Suctobelbella (Flagrosuctobelba) semiplumosa tahitiensis*, *Euschelorbitates (Trischelorbitates) payatosensillus*, *Pergalumna intermedia intermedia*, *Flagellozetes (Cosmogalumna) maolanensis*) are recorded for the first time from Vietnam, and two species (*Malaconothrus monodactylus*, *Parachipteria punctata*) are recorded for the first time from the Oriental region. Of the 41 species (except 10 unidentified species), eight species are known only from Vietnam, 10 are Oriental, five are Cosmopolitan/Semicosmopolitan, and 18 have broad distributions (more than one geographical region).

**TAXONOMY****Genus *Peloribates* Berlese 1908**

Type species: *Oribata peloptoides* Berlese 1888.

**Generic diagnosis.** *Body size*: length about 240–780. *Integument*: Body frequently with foveolate ornamentation; rarely, body partially reticulate/striate/tuberculate/rugose or without heavy ornamentation/sculpturing. *Prodorsum*: Rostrum narrowly or broadly rounded. Lamella medium-sized, narrow, without distal cusp, submarginal; translamella absent; prolamella absent (rarely present); sublamella and sublamellar porose area present; tutorium ridge-like, without or with small triangular tip. Rostral, lamellar and interlamellar setae well developed, setiform/rod-like/bacilliform/subflagellate/swollen distally/phylliform; *ro* inserted dorsolaterally or laterally on rostrum, *le* on end of lamella, *in* in interbothridial region; bothridial seta clavate/fusiform/lanceolate/globular. Bothridium cup-shaped; lateral scale absent or present. Dorsosejugal porose area absent or present. Dorsophragma elongate longitudinally. *Notogaster*: Anterior margin of notogaster distinct, convex medially. Pteromorph large, subtriangular, movable, curved ventrad. Octotaxic system with four pairs of saccules. Fourteen (rarely, thirteen) pairs of short/medium-sized/long (rarely, extremely short or represented by alveoli), setiform/rod-like/bacilliform/subflagellate/swollen distally/phylliform notogastral setae. *Gnathosoma*. Subcapitulum diarthric. Palp with setation: 0–2–1–3–9(+ $\omega$ ); solenidion of palptarsus connected to eupathidium. Axillary saccule absent. Chelicera chelate-dentate, with two setae. *Epimeral and lateral podosomal regions*: Epimeral setal formula: 3–1–3–3(or 2). Pedotecta I and II represented by small lamina. Genal tooth absent. Custodium absent or present. Discidium and circumpedal carina present. Humeral porose areas absent. *Anogenital region*: Four or five pairs of genital, one or three pairs of aggenital, two pairs of anal and three pairs of adanal setae. Adanal lyrifissure located close and lateral to anal plate. Marginal

porose area absent or present. *Legs*: Mono- or heterotridactylous, or legs I–III monodactylous versus leg IV bidactylous. Tarsi I–IV, tibiae I–IV, femora I–IV, and trochanters III, IV with porose area.

**R e m a r k s.** The subgenus *Peloribates* (*Aokibates*) Mahunka 1988 (type species: *Aokibates yoshii* Mahunka 1988) is characterized by the presence of one claw on legs I–III and two claws on leg IV (see Mahunka, 1988a) (versus all legs monodactylous or tridactylous in *P. (Peloribates)* and tridactylous in *P. (Peloribatodes)*).

The subgenus *P. (Peloribatodes)* Mahunka 2011 (type species: *Peloribates (Peloribatodes) incompatibilis* Mahunka 2011) is characterized by the simultaneous presence of four pairs of genital setae and an anterodorsal tooth on leg tibia II (see Mahunka, 2011) (versus four pairs of genital setae and anterodorsal tooth on leg tibia II simultaneously absent in *P. (Aokibates)* and *P. (Peloribates)*). It must be noted that Ermilov et al. (2019) view its subgeneric status as problematic.

Subías (2022, online version 2023) has supported the classification of the fourth subgenus within *Peloribates*, *P. (Tentaculozetes)* Balogh 1970. At the same time, Ermilov et al. (2021) have synonymized this subgenus with *P. (Peloribates)*.

***Peloribates (Peloribates) parapalawanus***

Ermilov sp. n.

(Figs 1, 2)

**T y p e m a t e r i a l.** Holotype (♀) and two paratypes (2♂♂): Vietnam, Daklak Province, ca. 25 km SSW of Buon Ma Thuot, Dak Linh, 500 m a.s.l., sieved dry litter in a *Shorea* dipterocarp forest, Winkler extraction, 28–29.IV.1986 (L. Medvedev, S. Golovatch et al.).

The holotype is deposited in the collection of the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany; two paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

**D i a g n o s i s.** Body length: 525–600. Prodorsum, notogaster, pteromorph, and ventral plate foveolate. Rostrum protruding, narrowly rounded. Tutorium long. Rostral, lamellar, interlamellar and notogastral setae long, rod-like, barbed; bothridial seta long, lanceolate, barbed. All notogastral saccules with elongate pear-shaped channel. Custodium absent. Epimeral and anogenital setae (except medium-sized, rod-like adanal seta  $ad_1$ ) comparatively short, setiform, slightly barbed;  $ad_1$  posterior to  $ad_2$ . All leg tarsi with one claw.

**D e s c r i p t i o n. Measurements.** Species large. Body length: 600 (holotype), 525, 540 (paratypes); notogaster width: 450 (holotype), 420, 435 (paratypes).

**Integument.** Body color dark brown. Body covered by gel-like cerotegument with microgranulate components. Cuticle of prodorsum, notogaster, pteromorph,

ventral plate, leg trochanter III, as well as femora I, II and IV with comparatively large foveolae (distance between foveolae larger than diameter of foveola); genital and anal plates microfoveolate; lateral side of lamella and anterodorsal part of trochanter IV slightly striate.

**Prodorsum.** Rostrum protruding, narrowly rounded. Lamella about 2/5 length of prodorsum; prolamella absent; sublamella slightly observable; tutorium long, ridge-like, with indistinct distal tooth. Sublamellar porose area rounded (7–11). Rostral (112–1121), lamellar (157–172) and interlamellar (157–172) setae rod-like, barbed; bothridial seta (142–157) with long stalk and short lanceolate head, barbed; exobothridial seta (34–41) setiform, slightly barbed. Dorsosejugal porose area not observable.

**Notogaster.** Anterior notogastral margin convex medially. All setae (142–161) rod-like, barbed, inserted on indistinct tubercles. Four pairs of saccules with small opening and elongate pear-shaped channel. Opisthonotal gland opening and all lyrifissures distinct.

**Gnathosoma.** Subcapitulum size: 131–142 × 90–94; subcapitular setae ( $a$ ,  $m$ : 22;  $h$ : 26–30) setiform, slightly barbed;  $m$  thinner than  $a$  and  $h$ ; both adoral setae (11) setiform, barbed. Palp length: 86–94; setation: 0–2–1–3–9 (+ $\omega$ ); postpalpal seta (7) spiniform, roughened. Chelicera length: 135–142; setae ( $cha$ : 41–52;  $chb$ : 30–37) setiform, barbed.

**Epimeral and lateral podosomal regions.** Epimeral formula: 3–1–3–3; setae ( $1b$ ,  $3b$ ,  $3c$ : 49–52;  $1a$ ,  $1c$ ,  $2a$ ,  $3a$ : 37–41;  $4a$ ,  $4b$ ,  $4c$ : 26–34) setiform, slightly barbed. Pedotectum II rounded distally in ventral view. Custodium absent. Discidium triangular. Circumpedial carina long, directed to pedotectum II.

**Anogenital region.** Anogenital formula: 5–1–2–3; adanal seta  $ad_1$  (86–101) rod-like, slightly barbed, posterior to  $ad_2$ ; genital (26–30), aggenital (37–41), anal (11–15), and adanal ( $ad_2$ : 41–52;  $ad_3$ : 19–22) setae setiform, slightly barbed. Adanal lyrifissure distinct. Marginal porose area not observable.

**Legs.** Monodactylous; claw thick, slightly barbed on dorsal side. Genu I with lateral (antiaxial) tubercle bearing seta  $l''$ ; genu II with dorsal tubercle; ventrodorsal part of femur II with slight tooth. Dorsoparaxial porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV, ventrodorsal porose area on tibiae I–IV and proximoventral porose area on tarsi I–IV well visible. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–3–4–20) [1–2–2], II (1–5–3–4–15) [1–1–2], III (2–3–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1.

**C o m p a r i s o n.** In the presence of monodactylous legs, rod-like prodorsal and notogastral setae, protruding rostrum, and long, lanceolate bothridial seta, *P. (P.) parapalawanus* sp. n. is similar to *P. (P.) palawanus* Corpuz-Raros 1981 from the Oriental region (see

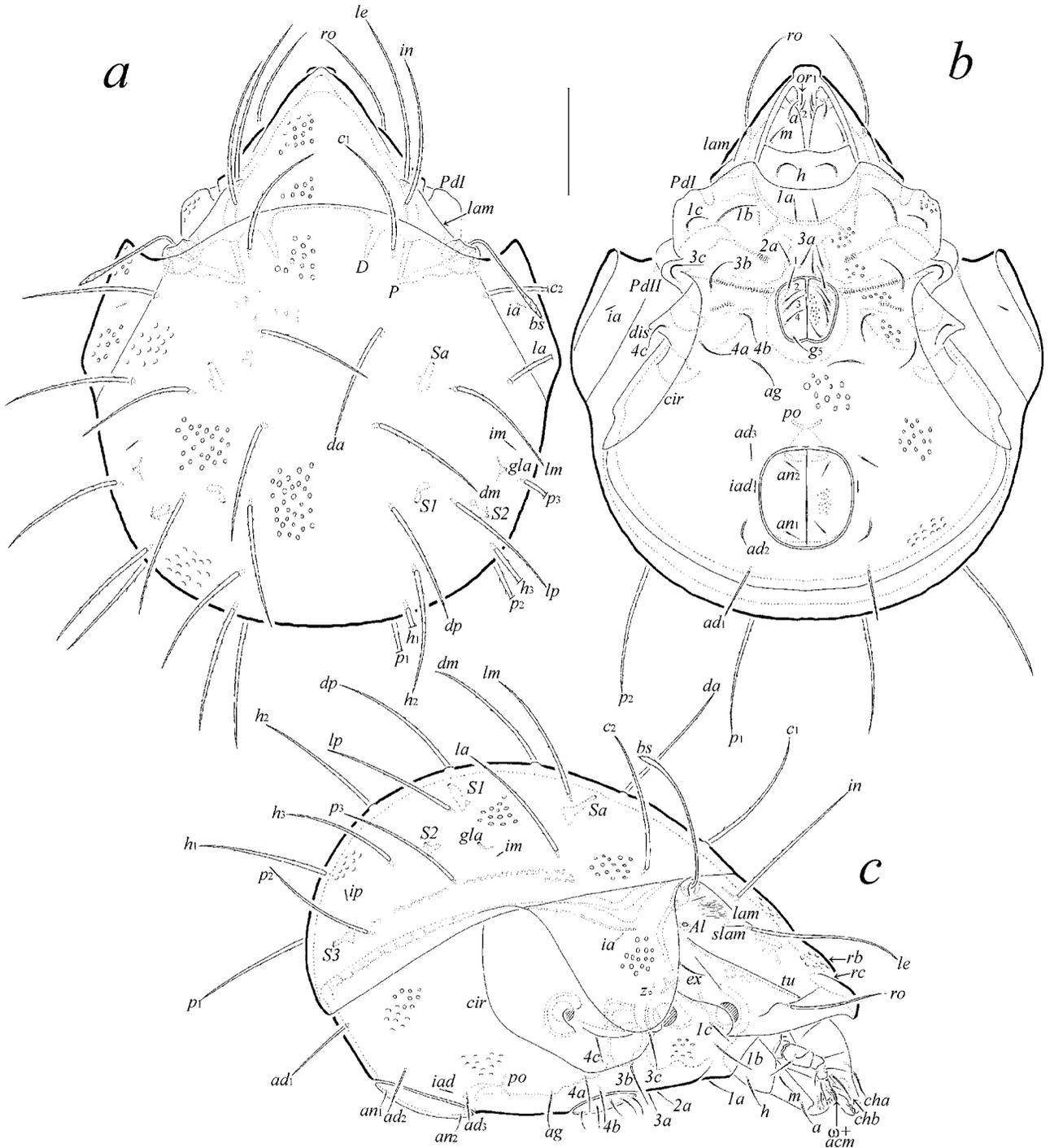


Fig. 1. *Peloribates (Peloribates) parapalawanus* Ermilov sp. n., adult (legs and some notogastral setae not shown): a – dorsal view, b – ventral view, c – right lateral view. Scale bar 100 µm.

Corpuz-Raros, 1981). At the same time, *P. (P.) parapalawanus* sp. n. differs from *P. (P.) palawanus* in the ornamentation of the prodorsum, the pteromorph, and the ventral plate (foveolate versus not foveolate).

**E t y m o l o g y.** The species name *parapalawanus* refers to the similarity between the new species and *Peloribates palawanus* Corpuz-Raros 1981.

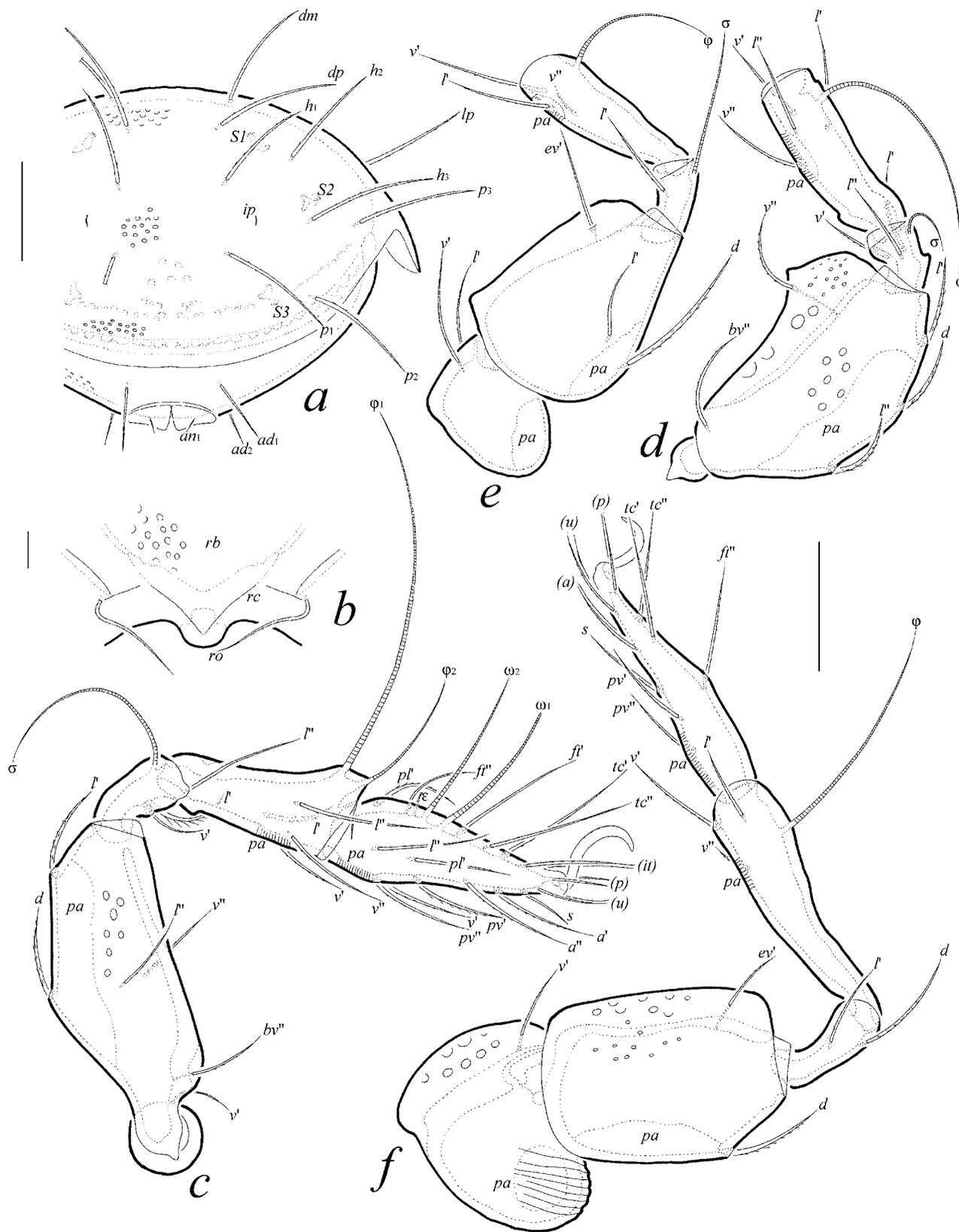


Fig. 2. *Peloribates (Peloribates) parapalawanus* Ermilov sp. n., adult: *a* – posterior view (part of left half not shown); *b* – anterior part of prodorsum, anterodorsal view; *c* – leg I, right, antiaxial view; *d* – leg II (trochanter and tarsus not shown), left, antiaxial view; *e* – leg III (tarsus not shown), right, antiaxial view; *f* – leg IV, right, antiaxial view. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *a* – 100, *b* – 20, *c*–*f* – 50.

**Table 1.** Leg setation and solenidia of adult *Peloribates (Peloribates) parapalawanus* Ermilov sp. n.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta
I	v'	d, (l), bv'', v''	(l), v', σ	(l), (v), φ <sub>1</sub> , φ <sub>2</sub>	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), v', (pl), l', ε, ω <sub>1</sub> , ω <sub>2</sub>
II	v'	d, (l), bv'', v''	(l), v', σ	(l), (v), φ	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), ω <sub>1</sub> , ω <sub>2</sub>
III	l', v'	d, l', ev'	l', σ	l', (v), φ	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)
IV	v'	d, ev'	d, l'	l', (v), φ	fi'', (tc), (p), (u), (a), s, (pv)

Notes. Roman letters refer to normal setae; Greek letters refer to solenidia (except ε – famulus); single quotation mark (') designates setae on the anterior and double quotation (") setae on the posterior side of a given leg segment; parentheses indicate addition of both members of a pseudosymmetrical pair.

KEY TO THE KNOWN SPECIES OF  
*PELORIBATES* FROM VIETNAM

1 Leg tarsi I–III monodactylous, leg tarsus IV bi-dactylous; body length: 272–297.....*Peloribates (Aokibates) yoshii* (Mahunka 1988) (see Mahunka, 1988a). Distribution: Oriental, Mexico.

– All leg tarsi monodactylous or tridactylous.....2

2 All leg tarsi monodactylous; body length: 525–600 .....*Peloribates (Peloribates) parapalawanus* Ermilov sp. n. Distribution: Vietnam.

All leg tarsi tridactylous.....3

3 All notogastral setae minute, not longer than diameter of bothridium.....4

– All notogastral setae medium-sized or long, distinctly longer than diameter of bothridium.....5

4 Interlamellar seta dilated mediolaterally; bothridial seta clavate, rounded distally; prodorsum, notogaster and anogenital region foveolate; body length: 332–348 .....*Peloribates (Peloribates) spiniformis* Ermilov et Anichkin 2011 (see Ermilov, Anichkin, 2011). Distribution: Vietnam.

– Interlamellar seta setiform; bothridial seta lanceolate, with setiform apex; prodorsum, notogaster and anogenital region not foveolate; body length: 240.....*Peloribates (Peloribates) pseudoporosus* Balogh et Mahunka 1967 (see Balogh, Mahunka, 1967). Distribution: Vietnam.

5 Interlamellar and some notogastral (e.g., *lm*, *lp*, *h*<sub>1</sub>–*h*<sub>3</sub>, *p*<sub>1</sub>) setae subflagellate; notogaster and ventral plate striate; body length: 547–597.....*Peloribates (Peloribates) tatyanae* Ermilov et Anichkin 2014 (see Ermilov, Anichkin, 2014). Distribution: Vietnam.

– Interlamellar and all notogastral setae not subflagellate; notogaster and ventral plate foveolate.....6

6 Interlamellar and all or some notogastral setae with swollen tip.....7

– Interlamellar and all notogastral setae without swollen tip.....8

7 Foveolae of interlamellar region and centrodorsal region of notogaster similar in size; body length: 340 .....*Peloribates (Peloribates) guttatoides*

Hammer 1979 (see Hammer, 1979). Distribution: Oriental.

– Foveolae of interlamellar region distinctly smaller than foveolae of centrodorsal region of notogaster; body length: 330.....*Peloribates (Peloribates) guttatus* Hammer 1979 (see Hammer, 1979). Distribution: Oriental.

8 Notogastral setae *da* and *dm* length about half the distance between their insertions.....9

– Notogastral setae *da* and *dm* distinctly longer than the distance between their insertions or about of distance between their insertions.....11

9 Foveolae of interlamellar region distinctly larger than foveolae of centrodorsal region of notogaster; body length: 330–415.....*Peloribates (Peloribates) barbatus* Aoki 1977 (see Aoki, 1977; Kim et al., 2016). Distribution: Eastern Palaearctic, Vietnam.

– Foveolae of interlamellar region not larger than foveolae of centrodorsal region of notogaster .....10

10 Foveolae of interlamellar region and centrodorsal region of notogaster small (distinctly shorter than diameter of bothridium), rounded, sparsely located; body length: 375.....*Peloribates (Peloribates) rangiroaensis* Hammer 1972 (see Hammer, 1972). Distribution: Polynesia, Oriental.

– Foveolae of interlamellar region and centrodorsal region of notogaster medium-sized (about diameter of bothridium or larger), floriform, densely located; body length: 317.....*Peloribates (Peloribates) stellatus* Balogh et Mahunka 1967 (see Balogh, Mahunka, 1967). Distribution: Vietnam.

11 Notogastral setae *da* and *dm* about equal to the distance between their insertions; body length: 544–549 .....*Peloribates (Peloribates) paraguayensis* Balogh et Mahunka 1981 (see Balogh, Mahunka, 1981). Distribution: Neotropical and Oriental.

– Notogastral setae *da* and *dm* distinctly longer than the distance between their insertions.....12

12 Bothridial seta fusiform (head narrowed distally); body length: 342.....*Peloribates (Peloribates)*

*gressitti* Balogh et Mahunka 1967 (see Balogh, Mahunka, 1967). Distribution: Oriental.

– Bothridial seta clavate (head broadly rounded distally).....13

13 Foveolae of centrodorsal region of notogaster sparsely located; body length: 620.....*Peloribates (Peloribates) ratubakensis* Hammer 1979 (see Hammer, 1979). Distribution: Oriental.

– Foveolae of centrodorsal region of notogaster densely located; body length: 280–324 .....*Peloribates (Peloribates) kaszabi* Mahunka 1988 (see Mahunka, 1988). Distribution: Oriental.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

I cordially thank L. Medvedev and S. Golovatch for collecting oribatid mites, D.V. Sharapov for English language editing and two anonymous reviewers for valuable comments.

#### FUNDING

No grants to carry out or direct this particular research were obtained.

#### ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

#### CONFLICT OF INTEREST

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

#### REFERENCES

- Aoki J.*, 1977. Two new *Peloribates* species (Acari, Oribatida) collected from lichens growing on tombstones in Ichihara-shi, Central Japan // *Annotationes Zoologicae Japonenses*. V. 50. P. 187–190.
- Balogh J., Mahunka S.*, 1967. New oribatids (Acari) from Vietnam // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. V. 13. P. 39–74.
- Balogh J., Mahunka S.*, 1981. New data to the knowledge of the oribatid fauna of the Neogaea, VI. (Acari) // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. V. 27. P. 49–102.
- Berlese A.*, 1908. Elenco di generi e specie nuove di Acari // *Redia*. V. 5. P. 1–15.
- Corpuz-Raros L.A.*, 1981. Philippine Oribatei (Acarina). IV. The genus *Peloribates* Berlese (Oribatuloidea, Haplozetidae) // *The Philippine Entomologist*. V. 4. P. 435–456.
- Corpuz-Raros L., Ermilov S.G.*, 2020. Catalogue of oribatid mites (Acari: Oribatida) from Continental Southeast Asia // *Zootaxa*. V. 4893. P. 1–216.
- Ermilov S.G.*, 2015. A list of oribatid mites (Acari, Oribatida) of Vietnam // *ZooKeys*. № 546. P. 61–85.
- Ermilov S.G., Anichkin A.E.*, 2011. Two new species of Oripodoidea (Acari: Oribatida) from Vietnam // *Acarologia*. V. 51. P. 143–154.
- Ermilov S.G., Anichkin A.E.*, 2014. Taxonomic study of oribatid mites (Acari, Oribatida) of Bi Dup–Nui Ba National Park (southern Vietnam) // *Zootaxa*. V. 3834. P. 1–86.
- Ermilov S.G., Martens J.*, 2024. Two new species of Oripodoidea (Acari, Oribatida) from Nepal // *Systematic and Applied Acarology*. V. 29. P. 294–304.
- Ermilov S.G., Salavatulin V.A.*, 2022. Oribatid mites of the genus *Eremaeozetes* (Acari, Oribatida, Eremaeozetidae) from trees in Cat Tien National Park, Vietnam // *International Journal of Acarology*. V. 48. P. 510–522.
- Ermilov S.G., Salavatulin V.M.*, 2023. New arboreal mite species of Oribatulidae and Oripodidae (Acari, Oribatida, Oripodoidea) from Vietnam // *International Journal of Acarology*. V. 49. P. 283–291.
- Ermilov S.G., Starý J.*, 2020. Two new species of Haplozetidae (Acari: Oribatida) from Madagascar // *International Journal of Acarology*. V. 46. P. 146–154.
- Ermilov S.G., Shtanchaeva U.Ya., Subías L.S.*, 2019. *Peloribates roynortoni* (Acari, Oribatida, Haplozetidae), a new species of oribatid mites from the USA // *Acarina*. V. 27. P. 3–9.
- Ermilov S.G., Subías L.S., Shtanchaeva U.Ya., Friedrich S.*, 2021. New sacculonotic Oripodoidea (Acari: Oribatida) from Peru // *Zootaxa*. V. 5048. P. 422–434.
- Hammer M.*, 1972. Tahiti. Investigation on the oribatid fauna of Tahiti, and on some oribatids found on the atoll Rangiroa // *Det Kongelige Danske Videnskaberne Selskab Biologiske Skrifter*. V. 19. P. 1–66.
- Hammer M.*, 1979. Investigations on the oribatid fauna of Java // *Det Kongelige Danske Videnskaberne Selskab Biologiske Skrifter*. V. 22. P. 1–78.
- Kim J., Bayartogtokh B., Jung C.*, 2016. A new record of *Peloribates barbatus* Aoki, 1977 (Oribatida: Haplozetidae) from Korea // *Journal of Species Research*. V. 5. P. 364–367.
- Mahunka S.*, 1988. A survey of the Oribatid Fauna (Acari) of Vietnam, II // *Acta Zoologica Hungarica*. V. 34. P. 215–246.
- Mahunka S.*, 1988a. New and interesting mites from the Geneva Museum LXI. Oribatids from Sabah (East Malaysia) III (Acari: Oribatida) // *Revue suisse de Zoologie*. V. 95. P. 817–888.
- Mahunka S.*, 2011. New and little known oribatid mites from Madagascar (Acari: Oribatida), III // *Opuscula Zoologica Budapest*. V. 42. P. 43–66.

- Norton R.A.*, 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // In: Dindal D.L., editor. Biology of oribatid mites. Syracuse: SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A.*, *Behan-Pelletier V.M.*, 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Salavatulin V.M.*, *Ermilov S.G.*, *Kudrin A.A.*, *Nguyen T.D.*, 2022. Initial data on arboreal oribatid mites (Acari, Oribatida) from Vietnam // *Acarina*. V. 30. P. 103–108.
- Subías L.S.*, 2022. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles) // *Monografías Electrónicas Sociedad Entomológica Aragonesa*. № 12. P. 1–538.
- Subías L.S.*, 2023. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles), 18ª actualización. P. 1–540. Available from: [http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO\\_1.pdf](http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf) (accessed February 2023).

## ДОПОЛНЕНИЯ К ФАУНЕ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI, ORIBATIDA) ВЬЕТНАМА, С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА РОДА *PELORIBATES*

С. Г. Ермилов\*

Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

\*e-mail: [ermilovacari@yandex.ru](mailto:ermilovacari@yandex.ru)

Исследование базируется на орибатологическом материале, собранном в сухой подстилке в диптерокарповом лесу в провинции Даклак, южный Вьетнам. Представлен перечень из 51 вида, относящегося к 37 родам и 23 семействам; из них 5 видов и 2 подвида отмечены для Вьетнама впервые и два вида отмечены для Ориентальной области впервые. Описан новый вид рода *Peloribates* (Naplozetidae), *Peloribates (Peloribates) parapalawanus* sp. n. Представлены новый родовой диагноз и идентификационный ключ к известным видам рода *Peloribates* из Вьетнама.

*Ключевые слова:* Юго-Восточная Азия, *Peloribates*, родовой диагноз, морфология, идентификационный ключ

УДК 591.524.11(261.24)

## ЗООБЕНТОС ПРОМЕРЗАЮЩИХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ЗАПОВЕДНИКА “МЕДВЕЖЬИ ОСТРОВА” (ВОСТОЧНО-СИБИРСКОЕ МОРЕ)

© 2024 г. О. М. Потютко<sup>a,\*</sup>, Л. В. Шелуховская<sup>b,с,\*\*</sup>

<sup>a</sup> Институт глобального климата и экологии имени Ю.А. Израэля, Москва, 107258 Россия

<sup>b</sup> ФГБУ “Национальный парк “Ленские столбы”, Покровск, 678000 Россия

<sup>c</sup> Северо-Восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова, Якутск, 677000 Россия

\*e-mail: pbk1p@list.ru

\*\* e-mail: shellari@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.04.2024 г.

После доработки 28.05.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

В ходе ежегодного авиамониторинга белого медведя на территории заповедника “Медвежьи острова” в октябре 2023 г. был обследован ряд материковых водных объектов: озера Несолёное, “Без названия” и р. Крестовая, островной водоток “Без названия” на острове Четырехстолбовый, а также морская бухта Колымского залива Восточно-Сибирского моря. Пробы отбирали гидробиологическим скребком с площади 0.01 м<sup>2</sup> и промывали через сито с диаметром ячеек 0.25 мм, на глубине 0.5 м. Представители зообентоса встречены в каждом из исследованных водных объектов, однако качественный состав не отличался высоким разнообразием. Всего в обследованных акваториях заповедника “Медвежьи острова” встречено 7 видов донных беспозвоночных; из них в морских материалах – 3 вида: Amphipoda – *Pacifocolodes pallidus* (G.O. Sars 1892), *Bivalvia* – *Yoldiella nana* (M. Sars 1865) и Oligochaeta – *Enchytraeus albidus* Henle 1838. В водных объектах, питающих р. Гальгаваам, встречено 2 вида из семейства Chironomidae и 3 вида эвритопных Oligochaeta. В пресноводных объектах плотность беспозвоночных варьирует от 0.20 до 1.70 тыс. экз./м<sup>2</sup>, а биомасса – от 0.10 до 3.70 г/м<sup>2</sup>, в морских акваториях их численность не превышает 0.60 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса составляет 1.90 г/м<sup>2</sup>. Здесь формируются сезонные когорты, по 37% которых образуют мерогидробионты (хинономиды) и амфибиотические олигохеты, по 13% приходится на неритических амфипод и двустворчатых моллюсков. Формирование сезонных когорт определяется непродолжительным вегетационным сезоном, а также длительным ледоставом на островных и материковых водотоках и водоемах.

**Ключевые слова:** Арктика, контактная зоны, сезонные когорты, биомасса, численность

**DOI:** 10.31857/S0044513424090032, **EDN:** trxdgy

Донные биоценозы Восточно-Сибирского моря относятся к наиболее уязвимым сообществам и в то же время к наименее изученным (Горбунов, 1939, 1946; Голиков, Аверинцев, 1977, 1977а; Rachor, 1994; Гагаев, 1992; Гагаев и др., 1994; Гуков, 2011, 2013, 2022; Kassens, 1995; Petryashov, 1994). В силу различных обстоятельств в поле зрения исследователей не попадал зообентос опресненных промерзающих лагун и промерзающих пресноводных водных объектов высокоарктических архипелагов Северного ледовитого океана, в том числе и архипелага Восточно-Сибирского моря “Медвежьи острова”. Вероятно, именно этим обусловлено отсутствие литературных данных о его качественном и количественном составе. Описание донных биоценозов крупных естественных водоемов входит в число важнейших направлений

исследований (Берг, 1945; Панов, 1950; Гурьянова, Ушаков, 1928; Гурьянова, 1939, 1962; Рихтер, 1974; Федоров, 1981). Одни из наиболее изученных в настоящее время водных объектов Сибири – пресноводные и опресненные водные объекты Карского моря (Гундризер и др., 2000; Безматерных, 2007, 2008; Красненко и др., 2016; Степанова, 2009, 2013, 2014, 2015; Степанова и др., 2015), а также дельта р. Лена (Гуков, 2001). Крайняя суровость условий и отсутствие постоянной фауны позволили сформулировать тезис о безжизненности данных местобитаний либо о сезонном эфемерном характере ее населения (Ушаков, 1931; Mokievsky, 1992). Из перечисленного выше следует, что зообентос опресненных промерзающих лагун и пресноводных водных объектов Индигирской низменности и высокоарктических архипелагов Восточно-Сибирского

моря, в том числе архипелага “Медвежьих острова”, остался фактически неизученным. В связи с этим цель нашей работы — уточнение видового состава и особенностей распределения фауны зообентоса опресненных лагун Восточно-Сибирского моря в районе “Медвежьих островов”, а также водотоков и водоемов Индигирской низменности в пределах заповедника “Медвежьих острова”.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе ежегодного авиамониторинга белого медведя на территории заповедника “Медвежьих острова” в октябре 2023 г. был обследован ряд материковых водных объектов: озера Несоленное, “Без названия” и р. Крестовая, островной водоток “Без названия” на острове Четырехстолбовый, а также морская бухта Колымского залива Восточно-Сибирского моря. Берега этих объектов в разной степени обрывисты и сложены черными сланцами, литораль прибойно-скалистая и прибойно-песчаная с каменистыми грубообломочными включениями. Тем не менее из-за особенностей береговой линии даже неприбойная литораль и дно лагун сложены сланцами. Мелкая илистая фракция отсутствует, что является результатом обильного снегового стока, высокой прибойной активности, небольшой ширины литоральной зоны и большой крутизны склона. С конца октября по июль водные объекты покрыты льдом (Удалов и др., 2016).

Количественный материал из лагуны, озер и водотоков отобран по стандартной методике (Руководство ..., 1992) (табл. 1). Подстилающие грунты представлены каменисто-гравийными грунтами и крупными грубообломочными породами, поэтому отбор проб осуществляли гидробиологическим скребком с площади 0.01 м<sup>2</sup> и промывали через сито с диаметром ячеек 0.25 мм, в прибрежном мелководье на глубине 0.5 м. Качественный материал отбирали вручную на различных субстратах. Материал фиксировали 4% формалином. В общей

**Таблица 1.** Координаты и места отбора проб на водных объектах заповедника “Медвежьих острова”

Координаты		Водный объект
с.ш.	в.д.	
70.719167	159.472724	Озеро “Несоленное”
70.718889	159.471667	Озеро “Без названия”
70.729167	159.448056	Р. Крестовая
70.624165	162.321018	Колымский залив Восточно-Сибирское море
70.624571	162.326224	Река на острове Четырехстолбовый

сложности нами было собрано 5 количественных проб и 3 качественные пробы зообентоса.

Камеральная обработка проб проведена с использованием общепринятой методики (Митропольский, Мордухай-Болтовской, 1975). Определение встреченных групп проводили по морфологическим признакам до видов: Oligochaeta — определяли по методике Семерного (2004), по ключам Чекановской (1962) и Тимма (Timm, 1999); личинок Chironomidae — по: Панкратова, 1977; Определитель ..., 1995; двустворчатых моллюсков Bivalvia — по: Определитель ..., 2001, а также Amphipoda — по: Гурьянова, 1962; Определитель ..., 2000.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Население сланцевой литорали и верхней сублиторали (до 1 м глубины) во всех водных объектах крайне обеднено. Наиболее богатая фауна оказалась в лагуне, зообентос здесь представлен тремя видами из трех таксономических групп — Amphipoda — *Pacifoculodes pallidus*, Bivalvia — *Yoldiella nana* и Oligochaeta — *Enchytraeus albidus*. *Pacifoculodes pallidus* — высокобореально-арктический циркумполярный вид с температурным оптимумом от -0.4 до +3°C, эврибионтный, обитающий на различных типах грунта, в условиях вечной мерзлоты и в подледных биоценозах. Вид способен быстро мигрировать в сублитораль при наступлении неблагоприятных условий, в частности в зимний период. В прогреваемых лагунах его численность может достигать нескольких десятков экземпляров на 1 м<sup>2</sup> (Цветкова, 1977). *Yoldiella nana* высокобореально-арктический циркумполярный вид с температурным оптимумом от -0.4 до +3°C, эврибионтный, обитающий на различных типах грунта. Представитель класса Oligochaeta, принадлежащий семейству Enchytraeidae, — *Enchytraeus albidus* — космополит, совершающий трофические миграции в водные объекты. Общая численность и биомасса зообентоса в морской лагуне составляли 0.6 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 1.9 г/м<sup>2</sup> соответственно.

Фауна зообентоса пресноводных объектов так же достаточно разнообразна и представлена эвритопными палеарктами, встречающимися в водных объектах Российской Федерации повсеместно. Наибольшее видовое разнообразие — по 2 вида — было зарегистрировано в реке на острове Четырехстолбовый: *Trissocladius brevipalpis* Kieffer 1908 (Chironomidae) и *Propappus volki* Michaelsen 1915 (Oligochaeta, Enchytraeidae). Их количественное распределение варьирует от 0.2 до 1.7 тыс. экз./м<sup>2</sup>, а биомасса — от 0.5 до 1.7 г/м<sup>2</sup>.

В озере “Без названия” в материковой части заповедника зообентос также был представлен

двумя видами: *Paratanytarsus austriacus* (Kieffer 1924) (Chironomidae) и *Criodrilus lacuum* Hoffmeister 1845 (Oligochaeta, Criodrilidae). Их численность и биомасса составляли 1.3 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 3.7 г./м<sup>2</sup> соответственно.

Фауна зообентоса озера Несоленое в материковой части заповедника была представлена единственным видом *Diplocladius cultriger* Kieffer 1908 (Chironomidae), численность и биомасса которого составляли 0.4 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 0.4 г./м<sup>2</sup> соответственно.

Фауна зообентоса реки Крестовая, притока реки Гальгаваам, в материковой части заповедника была представлена единственным видом *Enchytraeus albidus* (Oligochaeta, Enchytraeidae), численность и биомасса которого составляли 0.2 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 0.1 г./м<sup>2</sup> соответственно.

Наиболее многочисленными, как в количественном, так и в качественном отношении, были представители групп Oligochaeta (3 вида): *Enchytraeus albidus*, *Propappus volki* и *Criodrilus lacuum*, а также Chironomidae (3 вида): *Diplocladius cultriger*, *Paratanytarsus austriacus* и *Trissocladius brevipalpis*.

Частота встречаемости видов в исследованных водных объектах варьировала в диапазоне 17–33% проб. Доминировал по этому показателю *Enchytraeus albidus*, его частота встречаемости составляла 33% от общего числа проб. К сопутствующим видам отнесены оставшиеся шесть: *Propappus volki*, *Criodrilus lacuum*, *Diplocladius cultriger*, *Paratanytarsus austriacus*, *Trissocladius brevipalpis*, *Pacifoculodes pallidus* и *Yoldiella nana* – по 13% каждый.

Численность гидробионтов на результирующую пробу варьировала от 0.20 до 1.70 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 0.1 до 3.7 г./м<sup>2</sup> в пресноводных водных объектах, в морских акваториях не превышала 0.60 тыс. экз./м<sup>2</sup> и биомассы 1.9 г./м<sup>2</sup>.

В целом по биомассе доминировали Oligochaeta: *Criodrilus lacuum* 3.2 г./м<sup>2</sup>, к сопутствующим видам мы относим: *Trissocladius brevipalpis* и *Yoldiella nana* – 1.7 и 1.5 г./м<sup>2</sup>. Значения биомассы всех остальных видов были исчезающе малы.

В связи с тем, что текущие исследования носили рекогносцировочный характер и были проведены на незначительном количестве водных объектов, в пресноводных акваториях заповедника “Медвежий острова” из 47 видов Chironomidae, зарегистрированных Зеленцовым (2007) и Oliver (1976) в водных объектах архипелагов Новой и Северной земель, нами было встречено всего 3 вида Chironomidae. В сравнении с фауной Oligochaeta тех же архипелагов, из 13 видов, указанных в работах зарубежных авторов (Coulson et al., 2014; Friberg et al., 2001), нами также обнаружено всего 3 вида. Вероятно, существуют значительные различия в типах питания водных объектов заповедника “Медвежий острова” и архипелагов

Шпицберген, Новая и Северная земля, а также дельты р. Лена, т.к. ни в одной из отобранных нами проб не встречены представители групп Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera и Coleoptera (Coulson et al., 2014; Friberg et al., 2001; Потютко, Удалов, 2018). Это, очевидно, связано с тем, что исследованные водные объекты заповедника характеризуются незначительными глубинами и источником питания этих водоемов являются преимущественно талые и дождевые воды. Количественное распределение видов на станциях крайне неоднородно и варьирует от полного отсутствия организмов до 1.9–3.7 г./м<sup>2</sup>.

Обедненность фауны зообентоса большинства арктических водных объектов, в том числе и объектов заповедника, лежащих на многолетнемерзлых породах, определяется, вероятно, особенностями зимовки встреченных групп донных беспозвоночных. Данные, касающиеся реакции биоты на замерзание среды обитания, крайне скудны и приводятся лишь в уникальных работах по экологии отдельных видов или их групп (Семерной, 1971; Чекановская, 1962; Лепнева, Павловский, 1948). Для остальных таксономических групп данные отсутствуют.

Воздействие гидрологических характеристик, таких как сезонные оледенения и преобладающий тип питания, на формирование поселений донных беспозвоночных изучено недостаточно (Потютко и др., 2024).

Все встреченные нами таксономические группы донных беспозвоночных относятся к криофобам – (от греч. “Κρύος” – “холод”, “φόβος” – “страх”), т.е. избегают прибрежных мелководий с температурами, приближающимися к нулю, и мигрируют в более глубокие горизонты. Согласно литературным данным (Семерной, 1971; Чекановская, 1962), исключение составляют отдельные представители Oligochaeta: Enchytraeidae, Criodrilidae, Tubificidae. Обитатели прибрежных мелководий, ввиду экстремальных условий обитания с периодическим осушением и обводнением мест обитания, на 78–95% представлены эпибентосными видами, которые способны интенсивно перемещаться по дну (Потютко, 2016, 2018; Потютко, Никонорова, 2022) и покидать неблагоприятные условия среды обитания.

Значительное влияние на наличие фауны зообентоса в водном объекте в целом, а также на формирование и функционирование его сообществ оказывает преобладающий тип питания. Так, неглубокие водные объекты, питание которых осуществляется за счет талых и дождевых вод, промерзают до дна, в связи с этим в летний период зообентос представлен личинками Chironomidae и Oligochaeta.

Это говорит об отсутствии полноценных сообществ гидробионтов, однако здесь формируются сезонные когорты, по 37% которых образуют мерогидробионты (Chironomidae) и амфибиотические

(Oligochaeta). Таким образом, мы предполагаем, что формирование сезонных когорт гидробионтов исследованных водных объектов в большинстве случаев определяется направлением и скоростью ветра во время вылета имаго мерогидробионтов. Именно этим можно объяснить неравномерный качественный и количественный состав представителей класса Insecta (Diptera).

Неравномерность качественного и количественного состава Oligochaeta можно объяснить физическим переносом вмерзших в грунт представителей сезонными льдами. Встреченные виды относились к старшим размерно-возрастным группам, что предполагает их неоднократную зимовку. Исходя из литературных данных (Семерной, 1971; Чекановская, 1962), их зимовка протекает в слизистых коконах. Во время весеннего паводка, в результате увеличения водности, усиления динамического напряжения, а также явления флотации, происходит отрыв льдин с вмерзшим в них грунтом и выброс их в пойму или супралитораль. В водотоках такие льдины увлекаются течением и перемещаются вниз, теряя по мере таяния грунт, а также коконы олигохет и покоящиеся стадии иных групп беспозвоночных. Данные об этом явлении лежат в основе заключений (Безматерных, 2007, 2008; Фомичева, 2017) о том, что сообщества макрзообентоса низовьев крупных рек формируются за счет фауны, приносимой сюда паводковыми водами.

Отсутствие в наших пробах представителей групп Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera и Coleoptera (Coulson et al., 2014; Friberg et al., 2001; Потютко, Удалов, 2018) можно объяснить, вероятно, отсутствием в исследованных нами водных объектах грунтового типа питания, сохраняющего геотермальное тепло, и полным их промерзанием. В результате проведенного нами эксперимента по промерзанию среды обитания (Потютко и др., 2024) было выявлено, что представители этих групп погибают в результате промораживания и во избежание гибели мигрируют в непромерзающие горизонты.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке администрации ФГБУ “Национальный парк “Ленские столбы”, а также Р.В. Слепцову за помощь в отборе материала.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансирование работ проводилось за счет бюджетных ассигнований ФГБУ “Национальный парк “Ленские столбы”. 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

- Безматерных Д. М.*, 2007. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири // Экология. Серия аналитический обзор мировой литературы. № 85. С. 1–86.
- Безматерных Д. М.*, 2008. Зообентос равнинных притоков Верхней Оби. Барнаул: Алтайского государственного университета. 187 с.
- Берг Л. С.*, 1945. Фации, географические аспекты и географические зоны // ВГО. № 3. С. 46.
- Гагаев С. Ю., Голиков А. Н., Сиренко Б. И.*, 1994. Экология и распределение моллюска в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Исследование фауны моря. № 47. С. 254–264.
- Гагаев С. Ю.*, 1992. Сравнительный анализ донных биоценозов в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Гидробиологический журнал. № 28. С. 25–32.
- Горбунов Г. П.*, 1939. Донное население Советской Арктики // Проблемы Арктики. Вып. 7–8. С. 89–96.
- Горбунов Г. П.*, 1946. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана // Труды дрейфующей экспедиции Главсевморпути на л/п “Седов” 1937–1940 гг. М. – Л.: Главсевморпуть. С. 30–138.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г.*, 1977. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земли Франца-Иосифа и некоторые закономерности их распределения // Исследования фауны морей. Т. XIV (XXII). С. 5–54.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г.*, 1977а. Особенности некоторых донных экосистем в южной части Баренцева моря и у мыса Желания (Новая Земля) // Биология моря. Т. 2. С. 63–73.
- Луков А. Ю.*, 2001. Гидробиология устьевой области реки Лены. М.: Научный мир. 288 с.
- Гундризер А. Н., Залозный Н. А., Голубых О. С., Попкова Л. А., Рузанова А. И. и др.*, 2000. Состояние изученности гидробионтов русла Средней Оби // Сибирский экологический журнал. № 3. С. 315–322.
- Луков А. Ю.*, 2011. Результаты мониторинга донных биоценозов Новосибирской полярной пустыни // Океанология. Т. 51. № 3. С. 471–476.
- Луков А. Ю.*, 2013. Экология донных биоценозов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского. Дис. ... докт.

- биол. наук. ГОУВПО “Якутский государственный университет”. Якутск.
- Гуков А. Ю., 2022. Донные биоценозы в районе архипелага Де-Лонга // География и краеведение в Якутии и сопредельных территориях Сибири и Дальнего Востока. Материалы II Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 100-летию Якутской Автономной Советской Социалистической Республики (ЯАССР). Редколлегия: Л.С. Пахомова, А.Н. Саввинова, О.М. Кривошапкина, Т.П. Трофимова. Якутск. С. 80–84.
- Гурьянова Е., Ушаков П.В., 1928. К фауне Черной губы на Новой Земле (Работы Новоземельской Экспедиции Гос. гидрологического института № 4) // Исследования морей СССР. Вып. 6. С. 3–71.
- Гурьянова Е.Ф., 1939. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна // Известия АН СССР. Вып. 4. С. 679–704.
- Гурьянова Е.Ф., 1962. Теоретические основы составления карт подводных ландшафтов // Сб. докладов на II Пленуме комис. по рыбохоз. исслед. зап. части Тихого океана. М.: С. 43.
- Зеленцов Н.И., 2007. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) архипелагов Новая Земля и Северная Земля // Биология внутренних вод. № 4. М. С. 15–19.
- Красненко А.С., Печкин А.С., Печкина Ю.А., Кобелев В.О., 2016. Макрозообентос южной части Обской губы // Международный научно-исследовательский журнал. № 8(50). Ч. 2. С. 15–17.
- Лепнева С.Г., Павловский Е.Н., 1948. Очерки из жизни пресноводных животных. М.: Советская наука. 459 с.
- Митропольский В.И., Мордухай-Болтовской Ф.Д., 1975. Зообентос и другие биоценозы, связанные с субстратом // Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. 240 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные, 1995, Т. 2. С.-Пб.: Наука. 629 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Двукрылые насекомые, 2000. Т. 4. С.-Пб.: Наука. 997 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые, 2001. Т. 5. С.-Пб.: Наука. 825 с.
- Панкратова В.Я., 1977. Семейство хирономиды, звонцы Chironomidae // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон, бентос). Л.: Гирометеоиздат. 512 с.
- Панов Д.Г., 1950. О подводных ландшафтах Мирового океана // ВГО. Т. 82. Вып. 6. С. 33–37.
- Потютко О.М., Удалов А.А., 2018. К фауне перифитона промерзающих мелководных лагун архипелага Новая земля (Карское море) // Зоологический журнал. Т. 97. № 5. С. 511–514.
- Потютко О.М., 2016. Особенности формирования сообществ прибойно-ледовых зон и их экология на примере Куршского залива: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 26 с.
- Потютко О.М., 2018. Действие сезонных льдов прибойно-ледовой зоны Куршского залива (Балтийское море) на структуру поселений *Dreissena polymorpha* (Pallas 1771) и особенности их формирования // Биология внутренних вод. № 3. С. 75–82.
- Потютко О.М., Никонорова Д.В., 2022. Гидродинамические факторы формирования и функционирования гидробиологических сообществ на примере зообентоса Куршского залива // Метеорология и гидрология. № 9. С. 74–83.
- Потютко О.М., Пастухова Ю.А., Сыркова А.Г., Шелуховская Л.В., 2024. Влияние сезонных льдов на оценку качества воды, формирование и функционирование гидробиологических сообществ // Метеорология и гидрология. № 6. С. 108–119.
- Рихтер Г.Д., 1974. Водные природные территориальные комплексы Земли // Известия АН СССР. Сер. геогр. № 5. С. 28.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем, 1992. С.-Пб.: Гидрометеоиздат. С. 32–64.
- Семерной В.П., 2004. Олигохеты озера Байкал. Новосибирск: Наука. 527 с.
- Семерной В.П., 1971. Зимовка олигохет в промерзающем грунте // Биология внутренних вод, Информационный бюллетень, ИБВВ АН СССР. № 9. Л. С. 29–32.
- Степанова В.Б., 2009. Мониторинг макрозообентоса Обской губы // Человек и Север: Антропология, Археология, Экология. Материалы всероссийской конференции. Институт проблем освоения Севера СО РАН. С. 291–293.
- Степанова В.Б., 2013. Высшие ракообразные (Malacostraca) эстуария реки Оби // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 11. С. 19–24.
- Степанова В.Б., 2014. Зообентос Тазовской губы // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 1. № 3(3). С. 56–62.
- Степанова В.Б., 2015. Зообентос Обской губы в районе строительства морского порта // Человек и Север: Антропология, Археология, Экология. Материалы всероссийской конференции. С. 347–350.
- Степанова В.Б., Вылежинский А.В., Степанов С.И., Степанов П.С., 2015. Макрозообентос бухты Новый Порт (Обская губа, Карское море) // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 2. № 2(6). С. 76–83.
- Удалов А.А., Веденин А.А., Симаков М.И., 2016. Донная фауна залива Благополучия (Северный остров архипелага Новая Земля, Карское море) // Океанология. Т. 56. № 5. С. 720–730.
- Ушаков П.В., 1931. Бентонические группировки Маточкина Шара (работы Новоземельской экспедиции

- Гос. гидрологического Института № 6) // Исследования морей СССР. Вып. 12. С. 5–130.
- Федоров В.В., 1981. Донные ландшафты шельфа и подводных гор. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М. 21 с.
- Фомичева Е.М., 2017. Выживаемость водных беспозвоночных в условиях пересыхающего и промерзающего грунта прибрежных мелководий водоемов Ярославской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 24 с.
- Цветкова Н.Л., 1977. Некоторые особенности экологии, рост и продукция двух видов гаммарид (Amphipoda, Gammaroidea) в высоких широтах Арктики. Биосенотозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий // Исследования фауны морей. Т. XIV (XXII). С. 5–54.
- Чекановская О.В., 1962. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 411 с.
- Coulson S.J., Convey P., Aakra K., Aarvik L., Ávila-Jiménez M.L., Babenko A., Biersma E.M., Boström S., Brittain J.E., Carlsson A.M., Christoffersen K., De Smet W.H., Ekrem T., Fjellberg A., Füreder L., Gustafsson D., Gwiazdowicz D.J., Hansen L.O., Holmstrup M., Hullé M., Kaczmarek L., Kolicka M., Kuklin V., Lakka H.-K., Lebedeva N., Makarova O., Maraldo K., Melekhina E., Ødegaard F., Pilskog H.E., Simon J.C., Sohlenius B., Solhøy T., Söli G., Stur E., Tanasevitch A., Taskaeva A., Velle G., Zmudczyńska-Skarbek K., 2014. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea; Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya // Soil Biology and Biochemistry. № 68. P. 440–470.
- Friberg N., Milner A.M., Svendsen L.M., Lindegaard C., Larsen S.E., 2001. Macroinvertebrate stream communities along regional and physico-chemical gradients in Western Greenland // Freshwater Biology. 46(12). P. 1753–1764.
- Kassens H., 1995. The Depositional environment of the Laptev Sea // Ber. Polarf. V. 182. P. 86–100.
- Mokievsky V.O., 1992. Composition and distribution of intertidal meiofauna of Isefjorden, West Spitsbergen // Polish Polar Research. № 13 (1). P. 31–40.
- Oliver D.R., 1976. Chironomidae (Diptera) of Char lake, Cornwallis Island, NWT, with descriptions of two new species // The Canadian Entomologist. 108(10). P. 1053–1064.
- Petryashov V.V., 1994. Hydrobiological investigation in the Laptev Sea Russian-German Cooperation: The Transdrift-I Expedition to the Laptev Sea / Petryashov V. V. // Ber. Polarf. V. 151. P. 54–59.
- Rachor E., 1994. Biological investigation. Macrofauna / Rachor E., Hinz K., Sirenko B.I // Ber. Polarf. 149. P. 97–106.
- Timm T.A., 1999. Guide to Estonian Annelida. Tartu–Tallinn: Estonian Academy Publish. 208 p.

## ZOOBENTHOS OF THE FREEZING WATER BODIES OF THE “MEDVEZH’I OSTROVA” NATURE RESERVE, EAST SIBERIAN SEA

O. M. Potyutko<sup>1,\*</sup>, L. V. Shelokhovskaya<sup>2,3,\*\*</sup>

<sup>1</sup>*Yu. A. Israel Institute of Global Climate and Ecology, Moscow, 107258 Russia*

<sup>2</sup>*“Lena Pillars” National Park, Pokrovsk, 678000 Russia*

<sup>3</sup>*M. K. Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677000 Russia*

\*e-mail: pbklp@list.ru,

\*\*e-mail: shellari@yandex.ru

While monitoring the Polar bear in the “Medvezh’i ostrova” (= Bears’ Islands) Nature Reserve in October 2023, a number of mainland water bodies were surveyed: the lakes “Nesolyonoe” and “Unnamed”, the Krestovaya River, the “Unnamed” watercourse on Chetiryokhstolbovyi Island, as well as the sea bay of Kolyma Bay, all in the East Siberian Sea. Representatives of zoobenthos were found in each of the water bodies studied, but the fauna was not very diverse. A total of only 7 species of benthic invertebrates were revealed in the surveyed water bodies of the Bears’ Islands Nature Reserve, of which 3 species were found in sea water: *Pacifoculodes pallidus* (G.O. Sars 1892) (Amphipoda), *Yoldiella nana* (M. Sars 1865) (Bivalvia), and *Enchytraeus albidus* Henle 1838 (Oligochaeta). In the water bodies feeding the Galgavaam River, 2 species from the family Chironomidae and 3 species of eurytopic Oligochaeta were recorded. Their abundance ranges from 0.20 to 1.70 thousand ind./m<sup>2</sup> and 0.10 to 3.70 g/m<sup>2</sup> biomass in freshwater bodies, vs not exceeding 0.60 thousand ind./m<sup>2</sup> and 1.90 g/m<sup>2</sup> biomass in the sea. Seasonal cohorts are formed there, 37% of which are merohydrobionts (Chironomidae) and amphibiotic Oligochaeta, and 13% each are neritic amphipods and bivalves. The formation of seasonal cohorts is determined by a short growing season and an extended ice formation on island and mainland watercourses and reservoirs.

*Keywords:* Arctic, contact zone, seasonal cohorts, biomass, abundance

## МЕТАМОРФОЗ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ *HABROBRACON HEBETOR* (HYMENOPTERA, BRACONIDAE)

© 2024 г. Е. Н. Веко\*, А. А. Макарова, А. А. Полилов

Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,  
Москва, 119234 Россия

\*e-mail: vekogor@gmail.com

Поступила в редакцию 21.06.2023 г.

После доработки 26.07.2024 г.

Принята к публикации 03.08.2024 г.

С помощью гистологических методов и трехмерного компьютерного моделирования изучено строение центральной нервной системы в период развития от предкуколки к имаго *Habrobracon hebetor* Say 1836 (Hymenoptera, Braconidae). Метаморфоз ЦНС *H. hebetor* во многом совпадает с ранее описанными изменениями у родственных групп перепончатокрылых. В процессе развития происходит сближение грудных и брюшных ганглиев нервной цепочки, концентрация которых достигает максимума к началу взрослой стадии. Наиболее заметные изменения в ЦНС происходят на стадии куколки I, когда наблюдаются резкое увеличение объемов клеточной коры и нейропиля в ганглиях ЦНС, увеличение относительного объема ганглиев и увеличение размера нервных клеток. За увеличением клеточной коры ганглиев следует ее уменьшение к стадии имаго, в то время как объем нейропиля значительно возрастает к моменту появления взрослой особи. Увеличение объемов ключевых нейропилярных центров происходит на протяжении всего развития от предкуколки до имаго. После стремительного увеличения размера нервных клеток в начале куколичного развития следует его уменьшение, при этом у имаго средний размер нервных клеток такой же, как и на предкуколичной стадии. Число нервных клеток в ходе куколичного развития сначала увеличивается, а к имагинальной стадии снижается, но не столь сильно, как у миниатюрных перепончатокрылых.

*Ключевые слова:* микронасекомые, бракониды, анатомия, развитие

DOI: 10.31857/S0044513424090044, EDN: truloq

Нервная система насекомых с полным превращением претерпевает значительные изменения во время метаморфоза: нейрогенез, интеграцию новых нейронов в состав ганглиев, ремоделирование или элиминирование уже существующих нейронов, удлинение и разветвление нервных волокон, образования новых синапсов (Booker, Truman, 1987, 1987a; Levine et al., 1995; Technau, Heisenberg, 1982). Нервную систему перепончатокрылых изучали в связи с паразитическим образом жизни (Brun, 1952), эусоциальностью (Couzin-Fuchs, Ayali, 2021; Farris, 2016), сложным поведением (Gronenberg, 2008; Molina et al., 2009) и миниатюризацией (Макарова, Полилов, 2013; Polilov, 2016). Исследований, касающихся метаморфоза нервной системы при переходе от личиночной стадии ко взрослой, не так много. Первые работы были опубликованы в конце XIX века Брандтом (Брандт, 1878, 1878a). В них показана реорганизация центральной нервной системы в процессе развития

от личинки до имаго на примере 12 видов перепончатокрылых. Исследования, касающиеся метаморфоза нервной системы перепончатокрылых, до сих пор относились лишь к отдельным ее частям. Метаморфоз основных нейропилярных центров мозга с подробным описанием источников их развития детально изучен на примере медоносной пчелы: от новорожденной личинки до имаго прослежено развитие грибовидных тел (Панов, 1957), центрального тела (Панов, 1959), оптических нейропилей (Панов, 1960) и обонятельного центра (Панов, 1961). Исследован метаморфоз подглоточного ганглия в ходе постэмбрионального развития *Apis cerana* (Li, 2012), изменение объема мозга при развитии от предкуколки до имаго у рабочих особей и самцов *Camponotus rufipes* (Soares et al., 2011), изучено изменение в организации брюшной нервной цепочки *Melipona quadrifasciata* от личинки до поздней куколки (Cruz-Landim, Höfling, 1972; Pinto et al., 2003). Исследование, включающее

морфологическое описание изменений, а также волюметрию и клеточный состав каждого ганглия во время метаморфоза пока проведено лишь для одного вида – миниатюрного яйцевого паразита *Trichogramma telengai* (Makarova et al., 2021).

Целью данного исследования стало изучение метаморфоза центральной нервной системы *Habrobracon hebetor* в ходе развития от предкукол-ки до имаго.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Куколок *Habrobracon hebetor* Say 1836 разных возрастов среднего размера отбирали из культуры личинок *Ephestia kuehniella* Zeller 1879 (Lepidoptera, Pyralidae), предоставленных К. Г. Самарцевым из Лаборатории Экспериментальной Энтомологии и теоретических основ биометода, Зоологический институт РАН.

Для описания строения нервной системы были выбраны предкуколка, куколки I, II, III морфологических возрастов и имаго. Определение морфологических возрастов куколок производилось на основе пигментации головы, сложных глаз, глазков, элементов ротового аппарата, груди и брюшка с яйцекладом (Pezzini et al., 2017). На предкуколичную фазу указывают отсутствие глаз (Magro et al., 2006) и появление уратных тел в средней кишке (Dahlan, Gordh, 1996; Jarjees, Merritt, 2002), которые отчетливо визуализируются через слабо склеротизованные покровы. У куколки I морфологического возраста (куколка I) кутикула слабо склеротизована, сложные глаза темно-коричневые, все тело имеет белую окраску. Поздние фазы развития куколок отличаются пигментацией сложных глаз и степенью склеротизации грудного отдела (Pezzini et al., 2017). Куколка II морфологического возраста (куколка II) характеризуется потемнением кутикулы: голова, антенны, простые глазки и грудь приобретают коричневатую-оранжевую окраску. У куколки III морфологического возраста (куколка III) все части тела целиком, включая яйцеклад, пигментированы и имеют темно-коричневый цвет.

Материал фиксировали в ФСУ (формальдегид, спирт, уксусная кислота) и хранили в 70% этаноле. Для изучения строения ЦНС фиксированный в ФСУ материал был обезвожен и заключен в аралдит (Araldite M). Из полученных блоков на микротоме Leica RM2255 были сделаны полные серии поперечных срезов толщиной 1.5–2 мкм. Срезы окрашивали толуидиновым синим и пиронином.

Для трехмерного компьютерного моделирования (3D) серии срезов были сфотографированы на слайд-сканнере Olympus VS120. После выравнивания и калибровки полученного стека в программе Bitplane Imaris проводили реконструкцию ЦНС.

Все структуры были сегментированы вручную. Готовые реконструкции обрабатывали в программе Autodesk Maya, используя функции сглаживания поверхности и рендеринга. Для подсчета объема тела и ганглиев использовался статистический модуль программы Bitplane Imaris.

На основе средней площади, занимаемой телами клеток на 10 равноудаленных срезах, в программе Reconstruct вычисляли линейный размер тела клеток ЦНС. Количество клеток оценивали исходя из среднего объема тела клетки и объема клеточной коры. Диаметр клеток для всей ЦНС определены как среднее значение в пределах всех ганглиев.

Всего было изучено по одному экземпляру каждой стадии. Это не позволяет проводить статистический анализ показателей между морфологическими возрастными, но делает возможным выявить основные тенденции в ходе развития.

Номенклатура ЦНС приведена по Ито с соавторами (Ito et al., 2014) и Нивену с соавторами (Niven et al., 2008). При описании ганглиев ЦНС использованы сокращения: sez – подпищеводная зона, spz – надпищеводная зона, t1–t3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглии, a1–a8 – брюшные ганглии, at – брюшной синганглий. Под термином мозг подразумевается скопление ЦНС внутри головной капсулы (spz и sez) (Ito et al., 2014).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

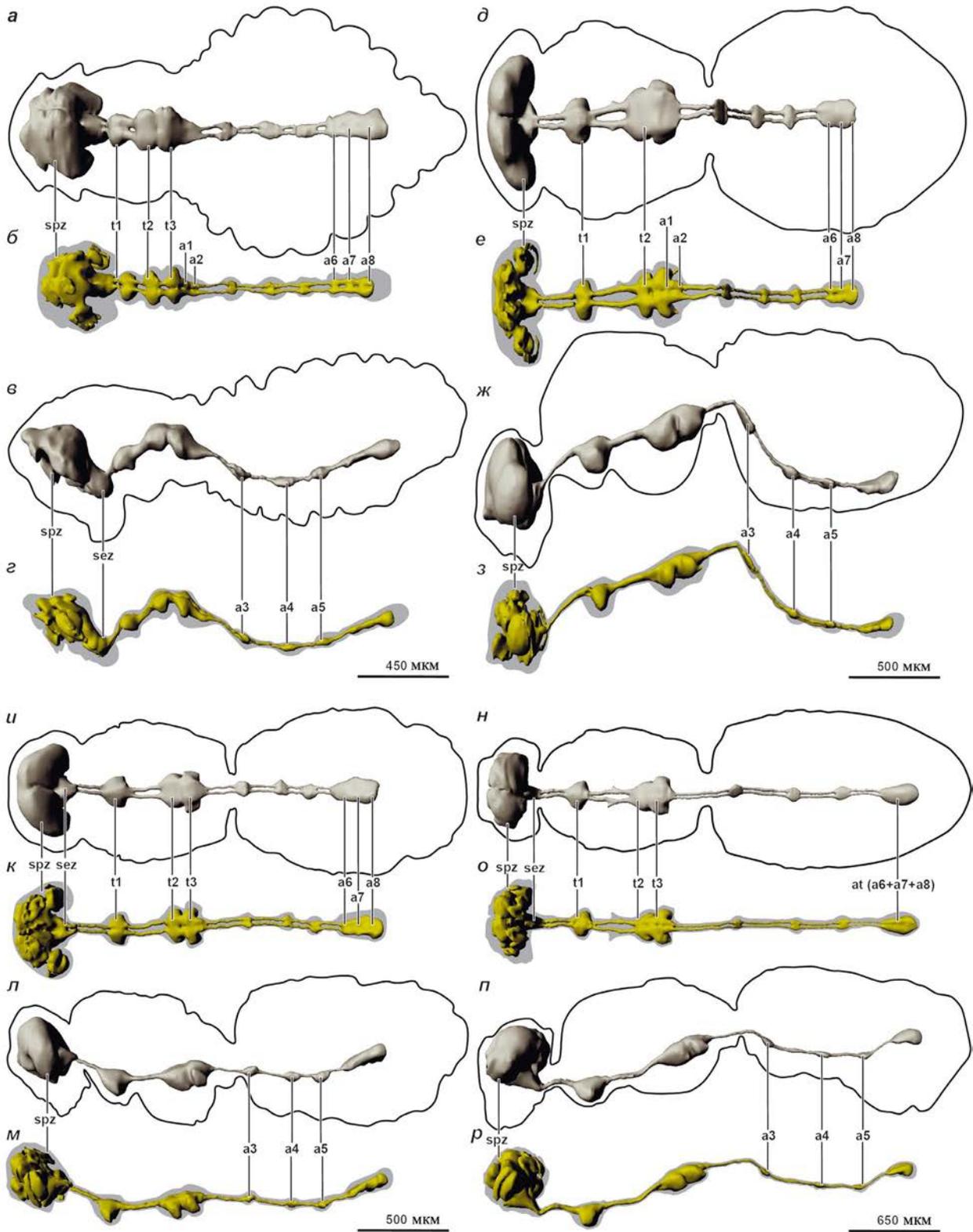
### Предкуколка

Длина тела 1.9 мм.

Центральная нервная система предкуколки имеет следующую формулу: spz + sez + t1 + t2 + t3 + a1 + a2 + a3 + a4 + a5 + a6 + a7 + a8 (рис. 1a–1z).

Антеннальные доли еще не дифференцированы на гломерулы (рис. 2a). Зрительные доли представлены небольшими однородными нейропилиями – ламинной, медуллой и лобулой. Ламина имеет небольшой размер и визуализируется в виде короткой полоски. Наблюдается начало дифференцировки области ретины. Грибовидные тела дифференцированы, состоят из короткой ножки и небольшой шаровидной чашечки, доли неразличимы. Между грибовидными телами располагается центральный комплекс, включающий протоцеребральный мост и центральное тело. Центральное тело четко разделяется на веерообразное тело, пока не имеющее своей характерной рассеченности, и эллипсоидное тело.

Коннективы хорошо различимы между всеми грудными ганглиями, при этом между средне- и заднегрудным ганглием они короче и толще. Заднегрудной ганглий тесно сближен с первыми



**Рис. 1.** Строение ЦНС предкуколки (а–г), куколки I (д–з), куколки II (и–м) и имаго (н–р) *Habrobracon hebetor*, 3D-реконструкция: а, д, и, н – вид сверху; б, е, к, о – вид сверху на нейропилярную часть ЦНС; в, ж, л, п – вид сбоку; г, з, м, р – вид сбоку на нейропилярную часть ЦНС; а1–а8 – брюшные ганглии, аt – брюшной синганглий, sez – подпищеводная зона, spz – надпищеводная зона, t1–t3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглий.

брюшными ганглиями (a1 и a2). Следующие за ними три ганглия (a3—a5) находятся друг от друга на большем расстоянии и соединяются длинными тонкими коннективами. Терминальные ганглии брюшной нервной цепочки (a6—a8) соединены друг с другом более массивными и короткими коннективами.

Абсолютный объем ЦНС 17.8 нл (3.7% от объема тела), абсолютный объем мозга (spz+sez) 11.9 нл (2.5% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 3.2 нл (0.67% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.0 нл (0.42% от объема тела).

Примерно 58% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная нервная система предкуколочки состоит из 68 700 клеток, при этом 46 600 клеток входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится около 11 100 клеток и брюшные ганглии также состоят из 11 000 клеток (табл. 2). Средний диаметр клеток ЦНС составляет  $4.9 \pm 0.49$  мкм.

### Куколочка I

Длина тела 2.3 мм.

Центральная нервная система характеризуется той же формулой, что и на предкуколочной стадии (рис. 1д—1з). На периферии антеннальных долей становятся различимы гломерулы. Наблюдается увеличение размеров всех оптических нейропилей. Ламина визуализируется в виде вытянутой пластинки. Нейропилей медуллы и лобулы подразделяется на несколько слоев. Продолжается дифференцировка области ретины, формирование пигментного аппарата сложных глаз. Удлиняется ножка грибовидных тел (рис. 2г). Хорошо визуализируется межцеребральная часть с отходящими от нее короткими глазковыми нервами. Веерообразное тело приобретает слабую рассеченность. Позади центрального тела различимы парные нодулы.

Коннективы, соединяющие мозг с переднегрудным ганглием, удлиняются в два раза в сравнении с предкуколочной стадией. Происходит сближение средне- и заднегрудного ганглиев, коннективы между ними не визуализируются, однако между нейропилярными частями ганглиев четко визуализируются границы. Изменений в организации и структуре остальных ганглиев брюшной нервной цепочки не обнаружено.

Абсолютный объем ЦНС 37.2 нл (5.1% от объема тела), абсолютный объем мозга 25.3 нл (3.5% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 6.67 нл (0.92% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.6 нл (0.36% от объема тела).

Около 60% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная

нервная система состоит из 62 000 клеток, при этом 48 900 клетки входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится 7750 клеток, на брюшные ганглии приходится 5350 клеток (табл. 2). Средний диаметр клеток ЦНС составляет  $6.7 \pm 0.89$  мкм.

### Куколочка II

Длина тела 2.4 мм.

Центральная нервная система характеризуется следующей формулой: (spz + sez) + t1 + t2 + t3 + a1 + a2 + a3 + a4 + a5 + a6 + a7 + a8, которая остается до конца куколочного развития (скобки обозначают слияние). Надпищеводная зона и подпищеводная зона сближены и образуют компактную массу (мозг), занимающую примерно 36% объема головной капсулы (рис. 2з). В сложных глазах становятся различимы отдельные омматидии. Продолжается увеличение всех крупных нейропилярных центров мозга: оптических нейропилей, антеннальных долей, чашечек грибовидных тел, межцеребральной части и нодулей. На данной стадии становится различимо деление чашечки грибовидных тел на губу, воротничок и базальное кольцо. Хорошо различимы три доли грибовидных тел. Изменений в организации и структуре ганглиев брюшной нервной цепочки не обнаружено (рис. 1и—1м).

Абсолютный объем ЦНС 26.1 нл (4.3% от объема тела), абсолютный объем мозга 16.7 нл (2.8% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 4.8 нл (0.96% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.7 нл (0.44% от объема тела).

Примерно 50% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная нервная система состоит из 63 600 клеток, при этом 45 800 клетки входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится 9200 клеток, на брюшные ганглии приходится 8600 клеток (табл. 2). Средний диаметр клеток ЦНС составляет  $5.8 \pm 0.73$  мкм.

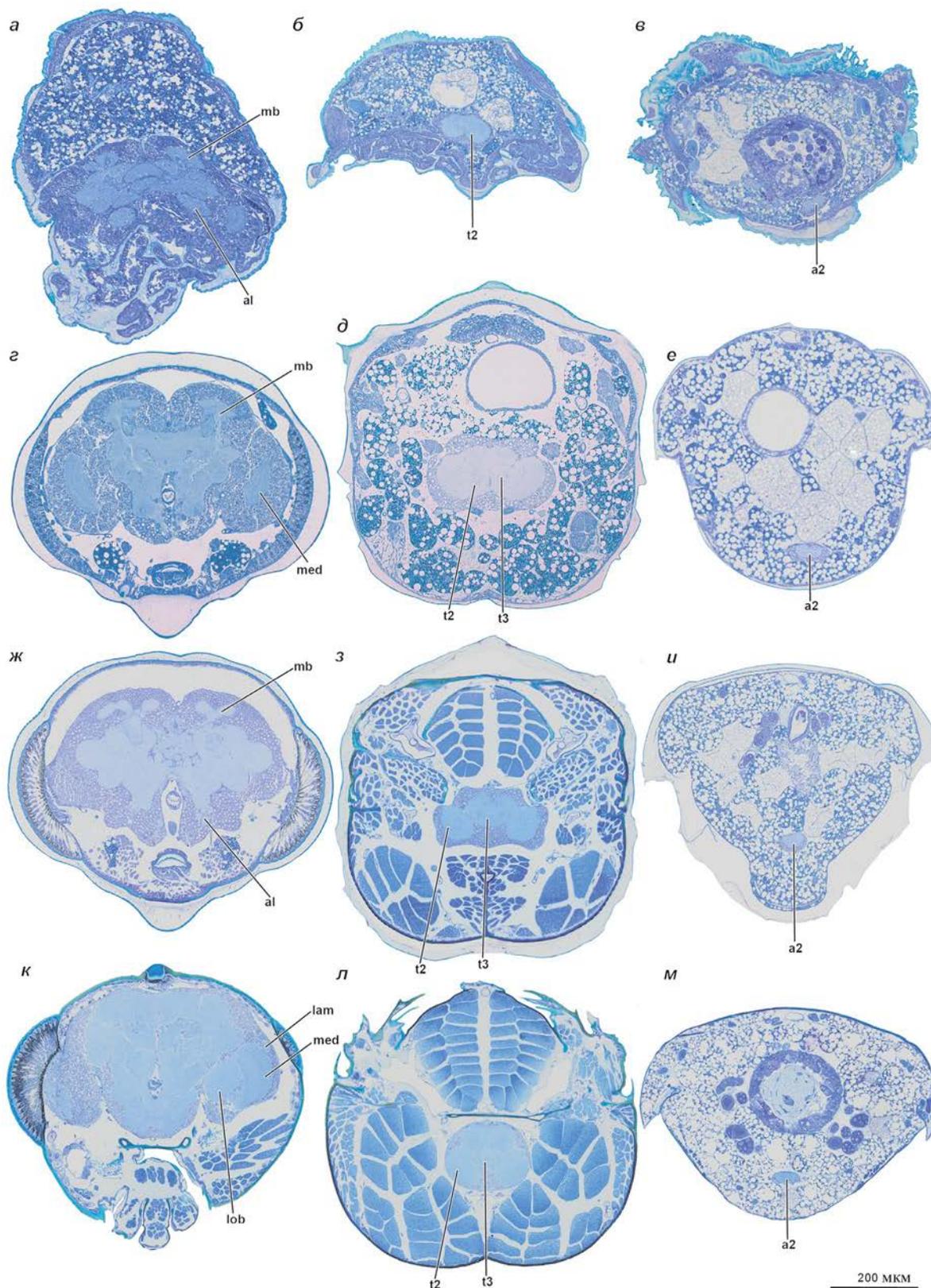
### Куколочка III

Длина тела 2.5 мм.

Мозг занимает приблизительно 31% объема головной капсулы. Продолжается увеличение объема крупных нейропилярных центров мозга (рис. 2ж). Изменений в организации и структуре ганглиев брюшной нервной цепочки не обнаружено.

Абсолютный объем ЦНС 22.0 нл (3.8% от объема тела), абсолютный объем мозга 14.02 нл (2.4% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 4.3 нл (0.73% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.01 нл (0.35% от объема тела).

Приблизительно 48% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная



**Рис. 2.** Строение ЦНС предкуколки (а–в), куколки I (z–e), куколки II (ж–u) и имаго (к–м) *Habrobracon hebetor*, гистология: al – антеннальные доли, a2 – второй брюшной ганглий, lam – ламина, lob – лобула, mb – грибковидное тело, med – медулла, t2–t3 – средне- и заднегрудной ганглии.

**Табл. 1.** Волюметрические характеристики *Habrobracon hebetor* на разных стадиях

Структура	Предкуколка		Куколка I		Куколка II		Куколка III		Имаго	
	V	NV	V	NV	V	NV	V	NV	V	NV
Тело	476	–	727	–	600	–	586	–	1118	–
Голова	61.9	–	60.9	–	46.4	–	44.8	–	72.8	–
ЦНС	17.9	7.5	37.2	14.5	26.0	13.2	22.0	11.6	35.2	22.3
Мозг	11.9	4.7	25.3	9.4	16.7	8.3	14.0	7.4	23.6	14.3
t1	0.96	0.41	2.3	0.93	1.7	0.85	1.4	0.76	2.5	1.7
t2	0.92	0.44	2.1	1.04	1.4	0.83	1.3	0.67	2.1	1.5
t3	1.3	0.61	2.3	1.1	1.7	0.91	1.7	0.93	2.5	1.7
a1–a5	1.04	0.37	1.8	0.61	1.1	0.51	0.87	0.39	1.3	0.76
a6–a8	0.96	0.38	0.78	0.30	1.5	0.66	1.2	0.63	1.5	0.84

Примечания. V – объем, нл; NV – объем нейропиля, нл; a1–a8 – брюшные ганглии, t1–t3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглий. Объем ЦНС с учетом коннективов между ганглиями был получен из 3D-реконструкции. Объем нейропиля ЦНС представляет собой сумму объемов нейропилей всех ганглиев. Значения, данные для a1–a5 и a6–a8, представляют собой суммы объемов отдельных ганглиев.

**Табл. 2.** Количество (*N*) и средний размер нервных клеток (*D*, мкм) *Habrobracon hebetor* на разных стадиях развития

Структура	Предкуколка		Куколка I		Куколка II		Куколка III		Имаго	
	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>D</i>
ЦНС	68 727	4.9	62035	6.7	63 639	5.8	67222	4.8	54 240	5.1
Мозг	46 659	5.4	48872	6.8	45 853	5.7	41443	5.3	33 034	5.6
t1	4666	4.9	2592	7.6	4111	5.9	4672	5.08	3357	5.6
t2	2899	5.3	2723	7.3	2530	6.06	4453	5.1	3150	5.8
t3	3524	5.9	2473	7.9	2519	6.8	6150	4.9	4413	5.6
a1–a5	5212	5.1±0.3	3575	6.5±1.0	3650	5.6±0.98	4477	4.7±0.56	4377	5.1±0.57
a6–a8	5766	4.4±0.24	1800	6.1±0.58	4975	5.6±0.32	6026	4.6±0.17	5908	4.5±0.43

Примечания. a1–a8 – брюшные ганглии, t1–t3 – передне-, средне- и заднегрудной ганглии.

нервная система состоит из 67 200 клеток, при этом 41 400 клетки входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится 15 300 клеток, на брюшные ганглии приходится 10 500 клетки (табл. 2). Средний диаметр клетки ЦНС составляет  $4.8 \pm 0.43$  мкм.

### Имаго

Длина тела самки 3.2 мм.

Центральная нервная система характеризуется следующей формулой: (spz+sez) + t1 + t2 + t3 + a1 + a2 + a3 + a4 + a5 + at (a6 + a7 + a8).

Мозг занимает около 32% объема головной капсулы. Нейропилярные центры мозга хорошо развиты и четко визуализируются, достигают максимального значения в абсолютном и относительном объеме (рис. 2к). Массивные антеннальные доли состоят из крупных гломерул, при этом центральная часть доли представляет собой

гомогенный нейропиль. Крупные грибовидные тела состоят из парных чашечек, подразделяющихся на губу, воротничок и базальное кольцо, длинной ножки и трех долей. Среди оптических нейропилей медулла является самым крупным, ее нейропиль имеет четкую слоистость. Веерообразное тело приобретает явную рассеченность. Нодули имеются. Брюшная нервная цепочка представлена свободным переднегрудным ганглием, первый и второй брюшные ганглии сближены с средне- и заднегрудным ганглиями. Последующие три ганглия брюшной цепочки остаются свободными и связаны друг с другом длинными коннективами, а в терминальной части брюшка располагается синганглий, в состав которого вошли шестой, седьмой и восьмой ганглии (рис. 1н–1р).

Абсолютный объем ЦНС 35.2 нл (3.2% от объема тела), абсолютный объем мозга 23.6 нл

(2.1% от объема тела), абсолютный суммарный объем грудных ганглиев 7.1 нл (0.63% от объема тела), абсолютный суммарный объем брюшных ганглиев 2.8 нл (0.25% от объема тела).

Приблизительно 37% всего объема ЦНС приходится на клеточную кору (табл. 1). Центральная нервная система состоит из 54 240 клеток, при этом 33 000 клетки входят в состав мозга, на грудные ганглии приходится 10 900 клетка, на брюшные ганглии приходится 10 340 клеток (табл. 2). Средний диаметр клетки ЦНС составляет  $5.1 \pm 0.53$  мкм.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Строение ЦНС

В период развития от предкуколки к имаго происходит постепенное сближение среднегрудного и заднегрудного ганглиев, при этом с последним сближаются еще и первый, и второй брюшные ганглии; аналогичные процессы происходят между шестым, седьмым и восьмым брюшными ганглиями, что завершается полным их слиянием с образованием синганглия. Максимальная степень концентрации ганглиев брюшной нервной цепочки наблюдается на взрослой стадии, но полного слияния между грудными ганглиями не происходит, поскольку границы между их нейропилями четко прослеживаются.

У представителей родственного семейства Ichneumonidae состав ганглиев брюшной нервной цепочки зародыша и личинок такой же, как у Braconidae (Bronskill, 1964; Evans, 1933; Grosch, 1949; Ryan, 1963; Salkeld, 1959). Различия наблюдаются в строении имагинальной ЦНС. У *Ichneumon monticola* последние три брюшных ганглия (а6, а7 и а8) соединены явными короткими парными коннективами (Брандт, 1878), в то время как у *H. hebetor* эти же ганглии вошли в состав синганглия. Таким образом, в брюшной нервной цепочке браконид наблюдается более сильная степень олигомеризации и концентрации ганглиев, чем у сестринской группы ихневмонид. Редки случаи, когда нервная система при метаморфозе вовсе не претерпевает изменений, а сохраняет исходный личиночный план строения. Подобное явление описано для *Phytosphexes* (Брандт, 1878а).

Слияние и концентрация ганглиев в ходе метаморфоза частое явление и наблюдается во многих отрядах насекомых с полным превращением — у жесткокрылых (Menees, 1961), чешуекрылых (Pira, Woolever, 1964), двукрылых (Levine et al., 1995) и перепончатокрылых (Брандт, 1878, 1878а; Smith, 1970). Миниатюрные перепончатокрылые обладают более выраженной концентрацией ганглиев, чем *H. hebetor*. У *Trichogramma*

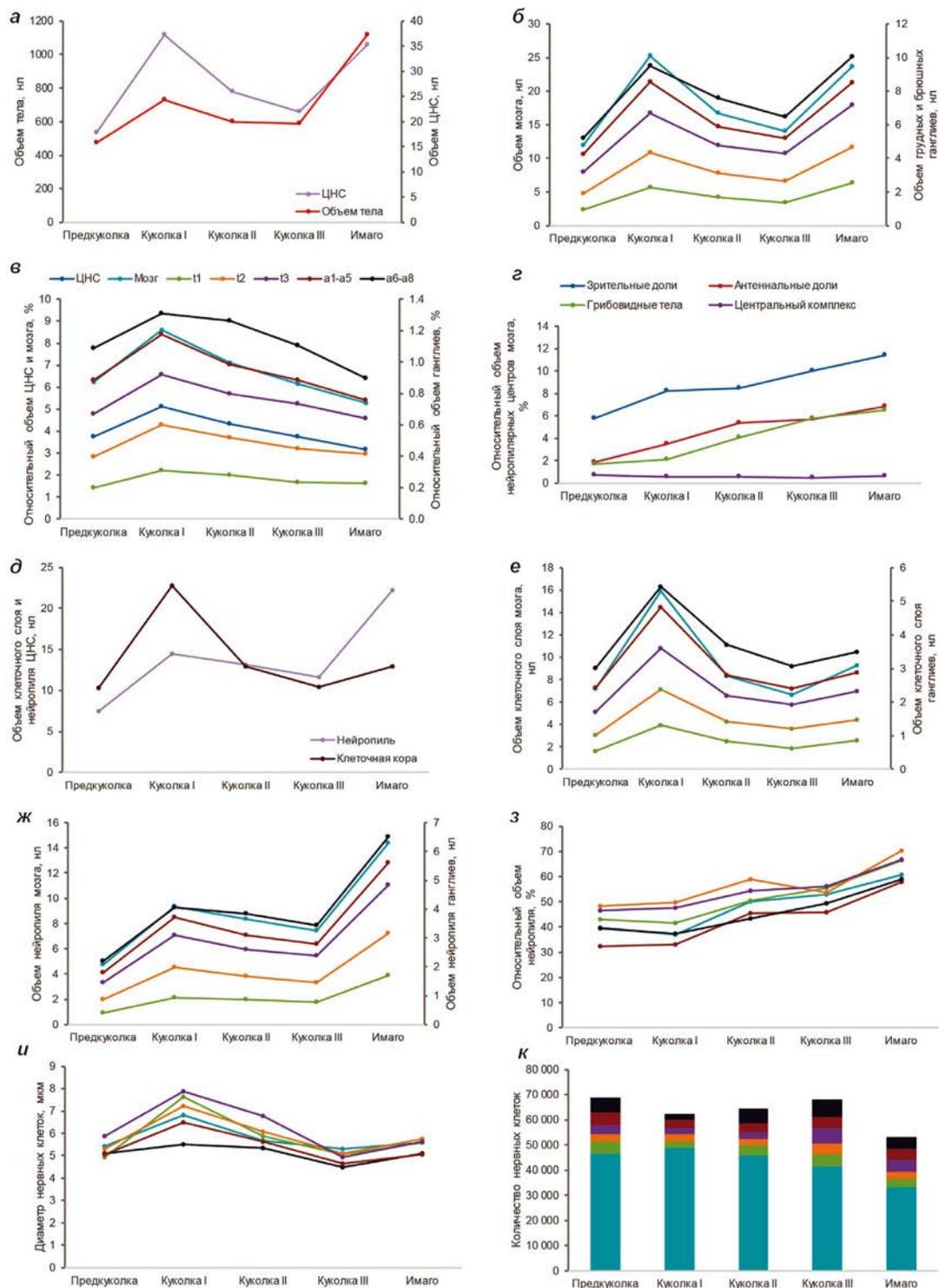
*telengai* в период между предкуколкой и куколкой I ганглии брюшной нервной цепочки сближаются и сливаются, формируя два крупных синганглия (Makarova et al., 2021).

### Объем тела и ЦНС

В ходе развития *H. hebetor* от предкуколки к имаго вдвое увеличивается абсолютный объем тела (рис. 3а).

Объем ЦНС у куколки I *H. hebetor* вдвое больше, чем у предкуколки, затем следует снижение (объем ЦНС у куколки сопоставим с предкуколочным), далее снова увеличение к имагинальной стадии. В период развития от куколки I до куколки III абсолютный объем всех ганглиев падает, но при переходе к имаго снова возрастает и достигает тех же значений, которые наблюдались у куколки I (рис. 3б). Изменения объемов ганглиев в течение развития от предкуколки до имаго коррелирует с изменением объемов клеточного слоя и нейропиля в этих ганглиях, при этом нейропиль вносит большой вклад в увеличение объема ганглиев (рис. 3е–3ж). Полученная динамика показателей объемов может быть связана как с особенностями развития куколки, так и с индивидуальными особенностями изученных единичных экземпляров. Последнее, безусловно, не позволяет проводить статистическую оценку и затрудняет однозначную трактовку результатов. В изменении относительных объемов всей ЦНС и ганглиев по отдельности прослеживается аналогичная тенденция. Подобный характер изменений относительного объема мозга в течение метаморфоза описан для *Megachile rotundata* (Helm et al., 2018). Наблюдаются сходные показатели относительного объема мозга в ходе развития от ранней куколки до взрослой особи. У миниатюрной *T. telengai* относительный объем ЦНС и мозга увеличивается в куколочный период, а при переходе от поздней куколки к имаго относительный объем ЦНС, мозга и грудного синганглия уменьшается, возвращаясь к значениям, близким к таковым у предкуколки (Makarova et al., 2021).

Многие ганглии брюшной нервной цепочки насекомых с полным и неполным превращением увеличиваются в объеме в течение постэмбрионального развития (Power, 1952; Gymer, Edwards, 1967). В отличие от более крупного *H. hebetor*, у миниатюрной *T. telengai*, развитие которой также изучено на единичных экземплярах, от предкуколки до имаго абсолютный объем тела и объем ЦНС уменьшаются почти вдвое (Makarova et al., 2021). Также для имаго *T. telengai* отмечено уменьшение объема мозга и грудных ганглиев.



**Рис. 3.** Изменения основных количественных показателей частей ЦНС в процессе развития от предкуколки до имаго у *Habrobracon hebetor*: а — абсолютный объем тела и ЦНС; б — абсолютный объем мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки; в — относительный объем ЦНС, мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки; г — относительный объем нейропилярных центров мозга; д — абсолютный объем клеточного слоя и нейропиля ЦНС; е — абсолютный объем клеточного слоя мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки; ж — абсолютный объем нейропиля мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки; з — объем нейропиля относительно ганглиев; и — диаметр нервных клеток в мозге и ганглиях брюшной нервной цепочки; к — количество нервных клеток в мозге и ганглиях брюшной нервной цепочки.

### Объем клеточной коры и нейропиля ЦНС

В период развития от предкуколки к куколке I объем клеточной коры мозга и ганглиев брюшной нервной цепочки увеличивается вдвое. От куколки I до имаго наблюдается снижение объема клеточной коры (рис. 3д). Нейропиль ЦНС *H. hebetor* увеличивается вдвое при развитии от предкуколки к куколке I и почти не меняется до куколки III. После линьки на имаго объем нейропиля ЦНС увеличивается вдвое. Если рассматривать развитие начиная с предкуколки, то объем нейропиля увеличивается трехкратно. Подобные тенденции отмечены и для других насекомых (Casaday, Camhi, 1976; Huetteroth et al., 2010; Makarova et al., 2021; Martín-Vega et al., 2021).

Увеличение слоя клеточной коры, по-видимому, частично является результатом скопления клеток. Эти клетки, предположительно, являются глией, располагающейся снаружи по отношению к слою тел нейронов (Heuwood, 1965). Рост объема клеточного слоя и нейропиля при превращении предкуколки в куколку I также возможно связан с появлением новых мотонейронов, иннервирующих формирующиеся у куколки мышечные волокна в груди и брюшке (Pflüger et al., 1993; Tissot et al., 1998; Tsujimura, 1989). В начале куколичного развития начинается процесс ремоделирования таких нейронов (усиленный рост и разветвление отростков) (Kent et al., 1995; Williams, Truman, 2005). Вследствие этого процесса и происходит увеличение объема нейропиля. Также на ремоделирование нейронов влияют и стероидные гормоны. Показано, что максимальная концентрация в гемолимфе экдистероидов наблюдается сразу после окукливания, что совпадает с ростом нервных отростков и их ветвлением (Kraft et al., 1998; Levine, 1989; Levine, Weeks, 1996; Levine et al., 1991; Matheson, Levine, 1999; Prugh et al., 1992). При этом увеличение длины и активное ветвление происходят именно в течение последней трети развития куколки, как раз перед экдизисом (Levine et al., 1991). Максимальный объем нейропиля, сформированного отростками мотонейронов, интернейронов, ассоциативных нейронов и отростками нервных клеток органов чувств, на имагинальной стадии обеспечивает разнообразный репертуар поведения, обработку визуальных и запаховых сигналов, играет ключевую роль при полете, поиске пищи и жертвы, спаривании и откладке яиц.

Относительный объем нейропиля как в ЦНС, так и в ганглиях по отдельности увеличивается от предкуколки к имаго (рис. 3ж). Соотношение объема нейропиля и клеточной коры во всей ЦНС имаго *H. hebetor* составляют 63 и 37% соответственно, а в мозге — 61 и 39%, что соответствует

значению нейропилярной константы (Polilov, Makarova, 2020).

Хотя в ходе развития от предкуколки до имаго у *H. hebetor* большинство нейропилярных центров мозга увеличиваются в абсолютном и относительном выражении, объем центрального комплекса остается практически неизменным (рис. 3з). Возможно, причина этого в относительной консервативности центрального комплекса, благодаря чему он менее развит у насекомых, обладающих сложным поведением (Hornberg, 2008). Ассоциативные функции центрального комплекса берут на себя грибовидные тела, развитие которых происходит быстрыми темпами на предкуколичной и куколичной стадиях (Панов, 1959). Увеличение объема оптических нейропилей в ходе куколичного развития связано с тем, что в это время происходит рост сложных глаз, развитие омматидиев, развитие аксонов зрительных клеток, их вращение из ретины в ламину, образование синапсов в этом оптическом нейропиле (Панов, 1960; Roat, Landim, 2010). Интенсивное развитие сенсорных структур антенн начинается после окукливания и сопровождается дифференцировкой рецепторных клеток, ветвлением их аксонов в гломерулах за счет чего происходит увеличение объема антеннальных долей (Sanes, Hildebrand, 1976). Гломерулярная структура антеннальных долей *H. hebetor* развивается аналогично описанному ранее развитию у *Apis mellifera*, у которой нейропиль личинки гомотенен, а гломерулы формируются в куколический период, достигая полноценного развития только у взрослого насекомого (Панов, 1961). Аналогичные изменения относительного объема ключевых нейропилярных центров мозга были выявлены у *Calliphora vicina* (Martín-Vega et al., 2021), у которой в течение всего развития куколки увеличивались оптические доли и антеннальные доли. Наиболее стремительный рост относительного объема отмечался во второй половине куколического развития. Схожие результаты были получены в работе по исследованию метаморфоза мозга в течение личиночного-имагинального развития у *Manduca sexta* (Huetteroth et al., 2010). Авторы указывают, что линейное увеличение объема нейропилей во время развития куколки вызвано несколькими факторами, включая рост нейронов, нейрогенез, вращение аксонов фоторецепторных клеток из ретины, синаптогенез между различными нейропилями, созревание нейронной сети.

### Размер клеток ЦНС и их количество

К началу куколического развития *H. hebetor* происходит увеличение размера нервных клеток во всех ганглиях. Далее в ходе индивидуального развития следует снижение их диаметра,

и у куколки III наблюдается минимальный размер нервных клеток (рис. 3и). У отродившегося имаго происходит небольшое увеличение размера, и они достигают диаметра, сопоставимого с таковым на стадии предкуколки и куколки III.

Сходная динамика изменения размеров нервных клеток обнаружена у *Drosophila melanogaster* в небольшой популяции нейронов, восприимчивых к пигмент-диспергирующему гормону (Helfrich-Förster, 1997). У куколок наблюдалось уменьшение размеров клеточных тел, а затем следовала волна роста, достигая максимума у взрослой стадии. У *Manduca sexta* с начала куколичного развития увеличивается средний диаметр нервных клеток в переднегрудном и четвертом брюшном ганглиях (Booker, Truman, 1987). По мере того, как созревают нейроны, размер их тел возрастает за счет увеличения как ядерного, так и цитоплазматического объема. На увеличение размера нервных клеток *Manduca sexta* влияет и титр экидистероидов в гемолимфе (Booker, Truman, 1987a). С увеличением титра, которое приходится на предкуколичную стадию, происходит увеличение размеров нейронов в абдоминальных ганглиях. У *T. telengai* размер клеток ЦНС поступательно уменьшается в процессе развития от предкуколки до взрослой особи (Makarova et al., 2021). Размер нервных клеток имаго *H. hebetor* вдвое больше, чем у *T. telengai*.

При переходе от предкуколки к куколке I происходит уменьшение количества нервных клеток в ЦНС, однако в ходе куколичного развития их число постепенно возрастает, и на стадии куколки III оно практически сравнивается с таковым на предкуколичной стадии (рис. 3к). У вышедшего из куколки имаго количество нервных клеток в ЦНС снижается на 19%. Увеличение числа нервных клеток во время куколичного развития может иметь несколько причин: в связи с началом дифференцировки интернейронов, которые появляются именно в куколический период из персистирующих нейробластов (Tissot, Stocker, 2000); в результате развития глиальных клеток, поскольку первые тела появляются начиная с первой трети развития куколки (Stork et al., 2012); наконец, из-за апоптоза части нейронов в начале метаморфоза (Ichikawa, 1994). Кроме того, мышцы, задействованные во время экидизиса и расправления крыльев, дегенерируют через 12 часов после линьки, а вместе с ними погибают некоторые мотонейроны в брюшной нервной цепочке имаго (Kimura, Truman, 1990). У *T. telengai* количество нервных клеток в ходе куколичного развития также увеличивается, но последующее уменьшение их числа на взрослой стадии более заметно, убыль нейронов в ЦНС имаго достигает 32% (Makarova et al., 2021). Наконец, одной из причин уменьшения числа

нервных клеток на имагинальной стадии может быть лизис ядер, обнаруженный у миниатюрных Trichogrammatidae (Polilov, 2012, 2017) и Mymaridae (Polilov et al., 2023). Однако у *H. hebetor* нервные клетки значительно крупнее и следов лизиса мы не обнаружили.

Макроструктурные изменения ЦНС в ходе метаморфоза *H. hebetor* выражены в сближении ганглиев посредством укорочения коннективов, причем степень олигомеризации ганглиев у *H. hebetor* выражена сильнее, чем у таких же крупных представителей родственных групп. Увеличение объема ЦНС коррелирует с увеличением нейропиля и клеточного слоя, но именно нейропиль вносит больший вклад в рост ганглиев на последних этапах развития *H. hebetor*. Изменения абсолютного и относительного объемов ганглиев, размера и количества нервных клеток сходны с описанными ранее для других перепончатокрылых или насекомых других отрядов. Как и у миниатюрных перепончатокрылых, при метаморфозе от предкуколки к имаго *H. hebetor* происходит увеличение нейропиля. Таким образом, *H. hebetor* может быть референтным объектом для изучения влияния миниатюризации на метаморфоз ЦНС.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны К.Г. Самарцеву (ЗИН РАН) за предоставленный материал.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 22-74-10008, <https://rscf.ru/project/22-74-10008>).

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе были выполнены все международные, национальные и внутренние требования по использованию насекомых для научных экспериментов.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брандт Э.К., 1878. Сравнительная анатомия и метаморфология нервной системы перепончатокрылых // Типография В. Безобразова и Ко. Санкт-Петербург. 35 С.
- Брандт Э.К., 1878а. Нервная система ос // Протоколы С.-Петербургского Общества Естествоиспытателей. Т. 7. С. 17.

- Макарова А.А., Полилов А.А., 2013. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией. 2. Мельчайшие перепончатокрылые (Hymenoptera, Mymaridae, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. Т. 92. С. 695–695.
- Панов А.А., 1957. Развитие грибовидных тел мозга медоносной пчелы в течение личиночной и куколочной фаз // Вестник Московского университета: Серия биологии, почвоведения, геологии, географии. Т. 2. С. 47–54.
- Панов А.А., 1959. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. II. Центральное тело // Энтомологическое обозрение. Т. 38. С. 301–310.
- Панов А.А., 1960. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. III. Зрительные доли // Энтомологическое обозрение. Т. 39. С. 86–105.
- Панов А.А., 1961. Строение головного мозга насекомых на последовательных этапах постэмбрионального развития. IV. Обонятельный центр // Энтомологическое обозрение. Т. 40. С. 259–271.
- Booker R., Truman J.W., 1987. Postembryonic neurogenesis in the CNS of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. I. Neuroblast arrays and the fate of their progeny during metamorphosis // Journal of Comparative Neurology. V. 255. P. 548–559.
- Booker R., Truman J.W., 1987a. Postembryonic neurogenesis in the CNS of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. II. Hormonal control of imaginal nest cell degeneration and differentiation during metamorphosis // Journal of Neuroscience. V. 7. P. 4107–4114.
- Bronskill J.F., 1964. Embryogenesis of *Mesoleius tenthredinis* Morl. (Hymenoptera: Ichneumonidae) // Canadian Journal of Zoology. V. 42. P. 439–453.
- Brun R., 1952. Das Zentralnervensystem von *Teleuto-myrmex schneideri* Kutt. (Hym. Formicid.) // Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. V. 25. P. 73–86.
- Casaday G.B., Camhi J.M., 1976. Metamorphosis of flight motor neurons in the moth *Manduca sexta* // Journal of comparative physiology. V. 112. P. 143–158.
- Couzín-Fuchs E., Ayali A., 2021. The social brain of 'non-eusocial' insects // Current Opinion in Insect Science. V. 48. P. 1–7.
- Cruz Landim C., Höfling J.F., 1972. The post-embryonic changes in *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lep. (Hym., Apoidea). V. Development of the nervous system // Papéis Avulsos de Zoologia. V. 26. P. 137–147.
- Dahlan A.N., Gordh G., 1996. Development of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on *Helicoverpa armigera* (Hubner) Eggs (Lepidoptera: Noctuidae) // Australian Journal of Entomology. V. 35. P. 337–344.
- Evans A.C., 1933. Comparative observations on the morphology and biology of some hymenopterous parasites of carrion-infesting Diptera // Bulletin of Entomological Research. V. 24. P. 385–405.
- Farris S.M., 2016. Insect societies and the social brain // Current opinion in insect science. V. 15. P. 1–8.
- Gronenberg W., 2008. Structure and function of ant (Hymenoptera: Formicidae) brains: strength in numbers // Myrmecological News. V. 11. P. 25–36.
- Grosch D.S., 1949. The relation of the midgut to growth and development of *Habrobracon*, with a pertinent note on sporozoan infection // Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society. V. 65. P. 61–70.
- Gymer A., Edwards J.S., 1967. The development of the insect nervous system. I. An analysis of postembryonic growth in the terminal ganglion of *Acheta domestica* // Journal of Morphology. V. 123. P. 191–197.
- Helfrich-Förster C., 1997. Development of pigment-dispersing hormone-immunoreactive neurons in the nervous system of *Drosophila melanogaster* // Journal of Comparative Neurology. V. 380. P. 335–354.
- Helm B.R., Payne S., Rinehart J.P., Yocum G.D., Bowsher J.H., Greenlee K.L., 2018. Micro-computed tomography of pupal metamorphosis in the solitary bee *Megachile rotundata* // Arthropod structure & development. V. 47. P. 521–528.
- Heywood R.B., 1965. Changes occurring in the central nervous system of *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera) during metamorphosis // Journal of Insect Physiology. V. 11. P. 413–430.
- Homberg U., 2008. Evolution of the central complex in the arthropod brain with respect to the visual system // Arthropod structure & development. V. 37. P. 347–362.
- Huetteroth W., Jundi B.E., Jundi S.E., Schachtner J., 2010. 3D-reconstructions and virtual 4D-visualization to study metamorphic brain development in the sphinx moth *Manduca sexta* // Frontiers in Systems Neuroscience. V. 4. P. 15.
- Ichikawa T., 1994. Reorganization of visual interneurons during metamorphosis in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus* // Journal of Comparative Neurology. V. 340. P. 185–193.
- Ito K., Ito M., Armstrong J.D., Boyan G., Hartenstein V., Harzsch S., Heisenberg M., Homberg U., Jennet A., Keshishian H., Restifo L.L., Rössler W., Simpson J.H., Strausfeld N.J., Strauss R., Vosshall L.B., 2014. A systematic nomenclature for the insect brain // Neuron. V. 81. P. 755–765.
- Jarjees E.A., Merritt D.J., 2002. Development of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in *Helicoverpa* (Lepidoptera: Noctuidae) host eggs // Australian Journal of Entomology. V. 41. P. 310–315.

- Kent K.S., Consoulas C., Duncan K., Johnston R.M., Luedeman R., Levine R.B., 1995. Remodelling of neuromuscular systems during insect metamorphosis // *American zoologist*. V. 35. P. 578–584.
- Kimura K.I., Truman J.W., 1990. Postmetamorphic cell death in the nervous and muscular systems *Drosophila melanogaster* // *Journal of Neuroscience*. V. 10. P. 403–411.
- Kraft R., Levine R.B., Restifo L.L., 1998. The steroid hormone 20-hydroxyecdysone enhances neurite growth of *Drosophila* mushroom body neurons isolated during metamorphosis // *Journal of Neuroscience*. V. 18. P. 8886–8899.
- Levine R.B., 1989. Expansion of the central arborization of persistent sensory neurons during insect metamorphosis: the role of the steroid hormone, 20-hydroxyecdysone // *Journal of Neuroscience*. V. 9. P. 1045–1054.
- Levine R.B., Fahrbach S.E., Weeks J.C., 1991. Steroid hormones and the reorganization of the nervous system during insect metamorphosis // *Seminars in Neuroscience*. V. 3. P. 437–447.
- Levine R.B., Morton D.B., Restifo L.L., 1995. Remodeling of the insect nervous system // *Current Opinion in Neurobiology*. V. 5. P. 28–35.
- Levine R.B., Weeks J.C., 1996. Cell culture approaches to understanding the actions of steroid hormones on the insect nervous system // *Developmental neuroscience*. V. 18. P. 73–86.
- Li Z.Y., 2012. Organization and postembryonic development of the suboesophageal ganglion in the Chinese honeybee, *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae) // *Acta Entomologica Sinica*. V. 55. P. 676–683.
- Magro S., Dias A.B., Terra W.R., Parra J.R.P., 2006. Biological, nutritional, and histochemical basis for improving an artificial diet for *Bracon hebetor* Say (Hymenoptera: Braconidae) // *Neotropical Entomology*. V. 35. P. 215–222.
- Makarova A.A., Veko E.N., Polilov A.A., 2021. Metamorphosis of the central nervous system of *Trichogramma telengai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *Arthropod structure & development*. V. 60. P. 11.
- Martín-Vega D., Wicklein M., Simonsen T.J., Garbout A., Ahmed F., Hall M.J.R., 2021. Anatomical reconfiguration of the optic lobe during metamorphosis in the blow fly *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae) revealed by X-ray micro-computed tomography // *Zoologischer Anzeiger*. V. 292. P. 139–149.
- Matheson S.F., Levine R.B., 1999. Steroid hormone enhancement of neurite outgrowth in identified insect motor neurons involves specific effects on growth cone form and function // *Journal of Neurobiology*. V. 38. P. 27–45.
- Menees J.H., 1961. Changes in the morphology of the ventral nerve cord during the life history of *Amphimallon majalis* Razoumowski (Coleoptera: Scarabaeidae) // *Annals of the Entomological Society of America*. V. 54. P. 660–663.
- Molina Y., Harris R.M., O'Donnell S., 2009. Brain organization mirrors caste differences, colony founding and nest architecture in paper wasps (Hymenoptera: Vespidae) // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 276. P. 3345–3351.
- Niven J.E., Graham C.M., Burrows M., 2008. Diversity and evolution of the insect ventral nerve cord // *Annual Reviews of Entomology*. V. 53. P. 253–271.
- Pezzini C., Jahnke S.M., Köhler A., 2017. Morphological characterization of immature stages of *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera, Braconidae) ectoparasitoid of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera, Pyralidae) // *Journal of Hymenoptera Research*. V. 60. P. 157–171.
- Pflüger H.J., Witten J.L., Levine R.B., 1993. Fate of abdominal ventral unpaired median cells during metamorphosis of the hawkmoth, *Manduca sexta* // *Journal of Comparative Neurology*. V. 335. P. 508–522.
- Pinto L.Z., Laure M.A.F.B., Bitondi M.M.G., Hartfelder K., Simões Z.L.P., 2003. Ventral nerve cord remodeling in a stingless bee (*Melipona quadrifasciata anthidioides*, Hymenoptera, Apidae) depends on ecdysteroid fluctuation and programmed cell death // *International Journal of Developmental Biology*. V. 47. P. 385–388.
- Pipa R.L., Woolever P.S., 1964. Insect neurometamorphosis: I. Histological changes during ventral nerve cord shortening in *Galleria mellonella* (L.) (Lepidoptera) // *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*. V. 63. P. 405–417.
- Polilov A.A., 2012. The smallest insects evolve anucleate neurons // *Arthropod structure & development*. V. 41. P. 29–34.
- Polilov A.A., 2016. At the size limit—effects of miniaturization in insects // Springer International Publishing. P. 325.
- Polilov A.A., 2017. First record of *Megaphragma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) in Columbia, and third animal species known to have anucleate neurons // *Journal of Hymenoptera Research*. V. 60. P. 181–185.
- Polilov A.A., Makarova A.A., 2020. Constant neuropilar ratio in the insect brain // *Scientific Reports*. V. 10. P. 7.
- Polilov A.A., Hakimi K.D., Makarova A.A., 2023. Extremely small wasps independently lost the nuclei in the brain neurons of at least two lineages // *Scientific Reports*. V. 13. P. 4.
- Power M.E., 1952. A quantitative study of the growth of the central nervous system of a holometabolous insect, *Drosophila melanogaster* // *Journal of Morphology*. V. 91. P. 389–411.
- Prugh J., Croce K.D., Levine R.B., 1992. Effects of the steroid hormone, 20-hydroxyecdysone, on the growth of neurites by identified insect motoneurons *in vitro* // *Developmental Biology*. V. 154. P. 331–347.

- Roat T.C., Landim C.D.C., 2010. Mitosis and cell death in the optic lobes of workers, queens and drones of the honey bee (*Apis mellifera*) during metamorphosis // Journal of biosciences. V. 35. P. 415–425.
- Ryan R.B., 1963. Contribution to the embryology of *Coeleoides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 56. P. 639–648.
- Salkeld E.H., 1959. Notes on Anatomy, Life-history, and Behaviour of *Aphaereta pallipes* (Say) (Hymenoptera: Braconidae), a Parasite of the Onion Maggot, *Hylemya antiqua* (Meig.) // The Canadian Entomologist. V. 91. P. 93–97.
- Sanes J.R., Hildebrand J.G., 1976. Structure and development of antennae in a moth, *Manduca sexta* // Developmental biology. V. 51. P. 282–299.
- Smith E.L., 1970. Evolutionary morphology of the external insect genitalia. 2. Hymenoptera // Annals of the entomological Society of America. V. 63. P. 1–27.
- Soares P.A.O., Delabie J.H.C., Zanuncio J.C., Serrão J.E., 2011. Ecdysteroid Titters in Pupal Haemolymph and Post-Embryonic Brain Development in the Ant *Camponotus rufipes* (Hymenoptera, Formicidae) // Sociobiology. V. 57. P. 309–319.
- Stork T., Bernardos R., Freeman M.R., 2012. Analysis of glial cell development and function in *Drosophila* // Cold Spring Harbor Protocols. V. 2012. P. 18.
- Technau G., Heisenberg M., 1982. Neural reorganization during metamorphosis of the corpora pedunculata in *Drosophila melanogaster* // Nature. V. 295. P. 405–407.
- Tissot M., Gendre N., Stocker R.F., 1998. *Drosophila* P[Gal4] lines reveal that motor neurons involved in feeding persist through metamorphosis // Journal of Neurobiology. V. 37. P. 237–250.
- Tissot M., Stocker R.F., 2000. Metamorphosis in *Drosophila* and other insects: the fate of neurons throughout the stages // Progress in neurobiology. V. 62. P. 89–111.
- Tsujimura H., 1989. Metamorphosis of wing motor system in the silk moth, *Bombyx mori*: origin of wing motor neurons // Development, Growth and Differentiation. V. 31. P. 331–339.
- Williams D.W., Truman J.W., 2005. Remodeling dendrites during insect metamorphosis // Journal of neurobiology. V. 64. P. 24–33.

## METAMORPHOSIS OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM IN *HABROBRACON HEBETOR* (HYMENOPTERA, BRACONIDAE)

E. N. Veko\*, A. A. Makarova, A. A. Polilov

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

\*e-mail: vekoegor@gmail.com

The structure of the central nervous system (CNS) of *Habrobracon hebetor* Say 1836 during the development from prepupa to imago was studied using histological methods and three-dimensional computer modeling. The metamorphosis of the CNS in *H. hebetor* largely coincides with the previously described changes in related groups of Hymenoptera. During development, the thoracic and abdominal ganglia of the nerve cord converge, the concentration of which reaches a maximum by the imago. The most noticeable changes in the CNS occur at the pupa I stage, when a sharp increase in the volumes of the cell cortex and neuropil in the CNS ganglia, an increase in the relative volume of the ganglia and an increase in the size of nerve cells are observed. The increase in the cell cortex of the ganglia is followed by its decrease by the imago stage, while the volume of the neuropil is significantly increased by the time the adult individual appears. An increase in the volumes of the key neuropil centers occurs throughout development from prepupa to imago. After a rapid increase in the size of nerve cells at the beginning of pupal development, it is decreased, with the average size of nerve cells in the imago being the same as in the prepupa. The number of nerve cells during pupal development is first increased, vs decreased at the imaginal stage, but not as much as in miniature Hymenoptera.

**Keywords:** microinsects, braconid wasp, anatomy, development

УДК 574, 57.03; 593.943.4, 59.087

## ИССЛЕДОВАНИЕ РОСТА МОРСКОЙ ЛИЛИИ *HELIOMETRA GLACIALIS* (OWEN 1833 EX LEACH MS) (ECHINODERMATA, CRINOIDEA) ПО КОЛЬЦЕОБРАЗНЫМ МЕТКАМ, ФОРМИРУЮЩИМСЯ В СТРУКТУРЕ ИХ БРАХИАЛИЙ

© 2024 г. Е. А. Стратаненко\*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: E. Stratanenko@mail.ru

Поступила в редакцию 01.04.2024 г.

После доработки 29.06.2024 г.

Принята к публикации 03.08.2024 г.

Рост морских лилий был исследован на примере *Helio metra glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS), отобранных в северо-западной части Баренцева моря у архипелага Шпицберген. В качестве метода определения возраста выполнялся подсчет кольцеобразных меток в структуре брахиалий морской лилии. Видимые кольца роста, отмечаемые на поверхности брахиалий, рассматривались как годовые. Наиболее подходящей математической моделью, описывающей рост *H. glacialis*, было уравнение Гомперца. Усредненный теоретически предельный радиус брахиалий ( $R_{\infty}$ ) по данному уравнению составил  $1694 \pm 119$  мкм, константа экспоненциального замедления удельной скорости роста ( $g$ )  $0.41 \pm 0.04$ , максимальная продолжительность жизни 12–18 лет.

**Ключевые слова:** морские лилии, *Helio metra glacialis*, рост, брахиалии, метки роста, продолжительность жизни

**DOI:** 10.31857/S0044513424090051, **EDN:** trsxpa

Изучение роста для многих групп беспозвоночных, особенно моллюсков, в настоящее время является рутинным процессом. В научной литературе можно встретить множество публикаций, посвященных изучению роста и продолжительности жизни этих представителей донной фауны как из южных, так и из северных широт. В противоположность этому существует ряд групп бентосных организмов, вопросы роста которых до сих пор изучены мало. Одной из таких групп являются иглокожие. Внутри данного таксона успешные попытки исследования роста, в том числе индивидуального, были выполнены для морских ежей (Blicher et al., 2007; Gage, 1991, 1992; Jensen, 1969), офиур (Gage, 1990, 2003; Dahm, 1993, 1996, 1999; Dahm, Vreу, 1998), а вот для голотурий, морских звезд и морских лилий работы по росту встречаются значительно реже (Sun et al., 2019; Roux, 1976; Ducso, Roux, 1981; Oji, 1989; Messing, 2007). При этом основным методом определения индивидуального возраста для морских ежей, офиур и голотурий являлся метод подсчета кольцеобразных меток, формирующихся в структуре отдельных частей их скелета (стереома) (Smith, 1990). Так, на примере офиур было показано, что чередование

крупных и мелких пор в структуре позвонков их лучей указывает на периодичность роста животного и напрямую связано с сезонным поступлением пищевого материала на дно (Gorzula, 1977; Gage, 1990), как в целом и у большинства бентосных организмов (Vreу et al., 1995). При этом среди иглокожих, кроме офиур, прекрасно развитым поддерживающим скелетом лучей или рук также обладают морские лилии (Crinoidea). Внутренний скелет рук морских лилий представлен продольным рядом члеников или позвонков, называемых брахиальными пластинками (брахиалии). Если посмотреть на общий вид позвонков офиур и брахиалий морской лилии, то можно отметить наличие кольцеобразных меток в структуре скелета обоих животных (рис. 1А–1В). Интересно, что для оценки скорости и темпов роста морских лилий брахиалии, как правило, не используются. Чаще всего в литературе, посвященной исследованию роста Crinoidea (преимущественно из районов Северной Атлантики), описываются способы определения темпов роста по скорости регенерации рук (Roux, 1976), линиям роста на рентгеновских снимках члеников стебля (Ducso, Roux, 1981), соотношению содержания изотопов  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  в стеблях (Oji, 1989),

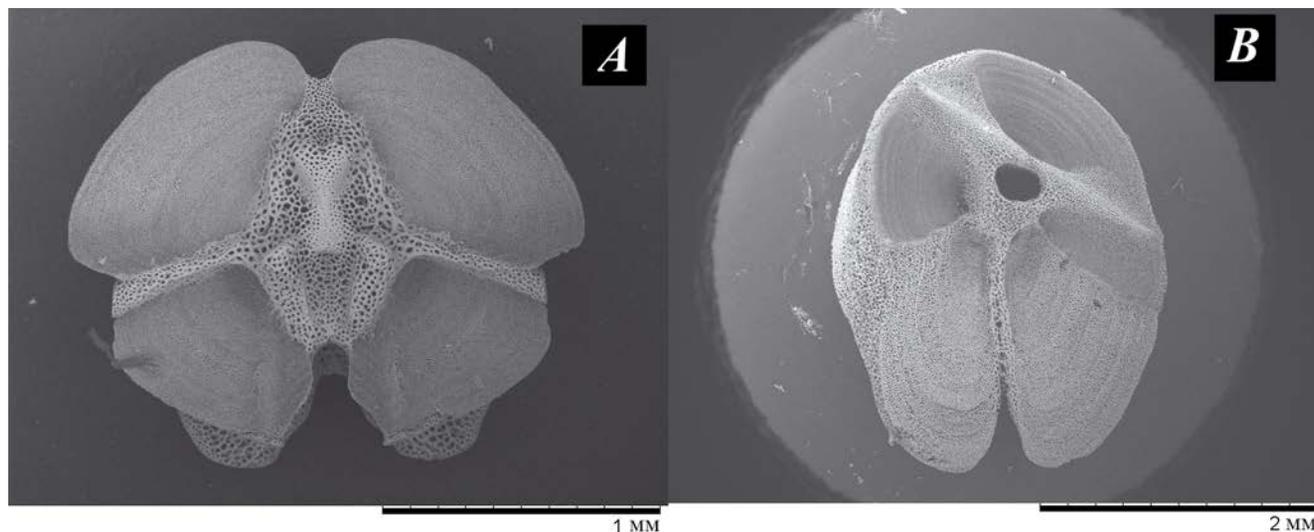


Рис. 1. Позвонки лучей офиуры (А) и брахиальная пластинка морской лилии (В).

а также приводятся результаты экспериментальных наблюдений (Messing et al., 2007; Syverson et al., 2015). Однако ввиду того, что в опубликованных по данной теме работах рост анализируется преимущественно у стебельчатых морских лилий или на основе экспериментальных исследований, возникает необходимость выработки и поиска общей методики по изучению роста как стебельчатых, так и бесстебельчатых морских лилий.

Таким образом, учитывая тот факт, что основным районом исследования роста отдельных представителей иглокожих в большинстве публикаций является Северная Атлантика, то исследование роста малоизученных в этом отношении представителей морских лилий, отобранных в морях Северного Ледовитого океана, представляется весьма интересным.

В данной работе приводятся предварительные результаты исследования роста морских лилий в Баренцевом море на примере широко распространенного в северных морях России вида *Heliometra glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования роста и продолжительности жизни *H. glacialis* использовался коллекционный материал Зоологического института российской Академии наук (УФК ЗИН РАН № 2-2.20 <http://www.ckp-rg.ru/usu/73561/>, коллекционный № 149/18179).

Сбор материала производился в Баренцевом море у северо-западной оконечности архипелага Шпицберген в 1957 г. в ходе экспедиции на судне

“Лена” (рис. 2). Общее количество проанализированных экземпляров – 16.

В лабораторных условиях с помощью линейки с ценой деления 1 мм у каждого экземпляра из анализируемой пробы была измерена ширина чашечки (calyx) или тела животного. Длина рук не измерялась, поскольку целые руки не сохранились ввиду их ломкости.

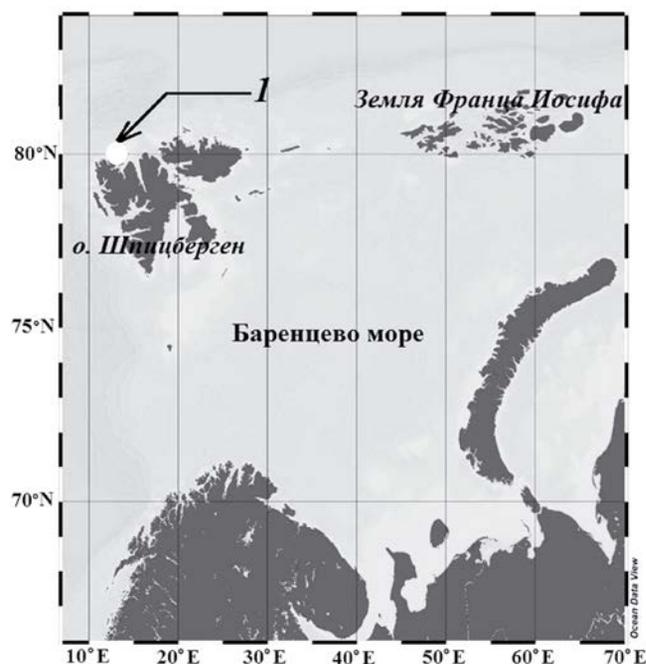
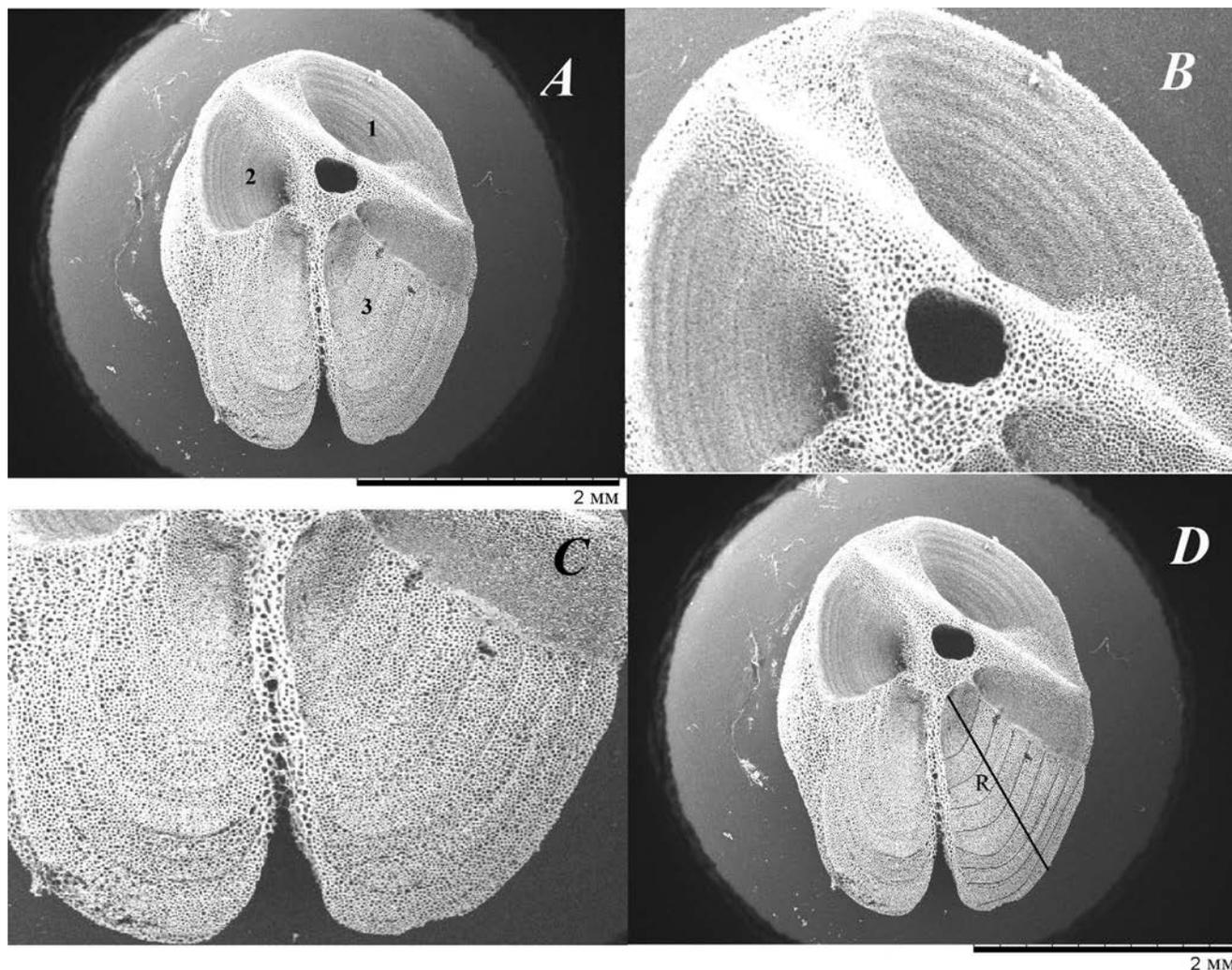


Рис. 2. Район исследований: 1 – место сбора проб *Heliometra glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS).



**Рис. 3.** Брахиальная пластинка морской лилии *Heliometra glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS): *A* – общий вид брахиальной пластинки (1 – аборальная впадина, 2 – средняя латеральная впадина, 3 – оральная латеральная впадина); *B* – структура аборальной и средней латеральной впадины; *C* – структура оральной латеральной впадины; *D* – линии роста на оральной латеральной впадине и радиус брахиальной пластинки (*R*), вдоль которого осуществлялось измерение ростовых меток.

Определение индивидуального возраста изучаемых морских лилий выполнялось методом подсчета кольцеобразных ростовых меток на брахиалиях их рук. Этот метод аналогичен методу, разработанному для офиур (Gage, 1990; Dahm, 1993; Dahm, Brey, 1998; Dahm, 1999). Для исследования использовались только первые, расположенные наиболее близко к чашеобразному телу вторичные брахиалии (ПВг1). Мягкие ткани и органику с брахиалий удаляли раствором хлорной извести. Далее очищенные и высушенные брахиалии подготавливали для работы на сканирующем микроскопе (SEM модель: Hitachi, TM-1000, Japan).

На полученных с помощью сканирующего микроскопа снимках каждой брахиалии (рис. 3*A–3D*)

измеряли ширину кольцеобразных приростов. Подсчет меток роста производился вдоль радиуса брахиальной пластинки на оральных латеральных впадинах брахиалии (рис. 3*C–3D*). На этих участках у всех рассматриваемых образцов рисунок из кольцеобразных меток хорошо визуализировался, что не требовало проведения дополнительных манипуляций по прокаливанию и окрашиванию брахиалий для их проявления. На аборальных и средних латеральных впадинах брахиалий также прослеживается рисунок из колец (рис. 3*A*), однако зачастую из-за более плотной и мелкопористой структуры (Smith, 1990) визуальными различиями оказываются только те кольца (рис. 3*B*), которые находятся на значительном удалении от центра. В связи с этим данные участки брахиалий

оказываются менее пригодными для оценки роста организма.

Параметры математических моделей роста исследуемых морских лилий рассчитывались на основе полученных величин измерений ширины кольцеобразных приростов с использованием уравнений Берталанфи и Гомперца.

Уравнение Берталанфи применялось в следующей форме:

$$R_t = R_\infty \times (1 - e^{-k(t-t_0)}), \quad (1)$$

где  $R_t$  – расстояние (мкм) от центра руки до возрастной метки (кольца) в конкретный момент времени  $t$  (годы),  $t_0$  – возраст начала роста в соответствии с данным уравнением,  $R_\infty$  – теоретически предельный радиус руки,  $e$  – основание натурального логарифма,  $k$  – константа роста. Параметры уравнения подбирались методом Форда–Валфорда для рекуррентных зависимостей  $R_{t+1}$  от  $R_t$  и методом Берталанфи для зависимостей  $\ln(1 - R_t/R_\infty)$  от  $t$ .

Уравнение Гомперца применялось в следующей форме:

$$R_t = R_\infty \times e^{\ln(R_0/R_\infty) \times e^{-gt}}, \quad (2)$$

где  $R_t$  – расстояние (мкм) от центра руки до возрастной метки (кольца) в конкретный момент времени  $t$  (годы),  $R_0$  – радиус брахиалии при  $t = 0$ ,  $R_\infty$  – теоретически предельный радиус брахиалии,  $g$  – скорость экспоненциального замедления удельной скорости роста. Все параметры уравнения находились путем анализа зависимости  $\ln(R_{t+1})$  от  $\ln(R_t)$  по аналогии с методом Форда–Валфорда (Spragg, Veneta, 1998). Окончательное значение  $R_0$  подбиралось путем оптимизации целевой функции в Microsoft Excel с помощью надстройки SOLVER.XLAM.

Максимальная продолжительность жизни *H. glacialis* из анализируемой выборки вычислялась по минимальному значению второй производной для найденных уравнений роста согласно предложению Алимова и Казанцевой (2004).

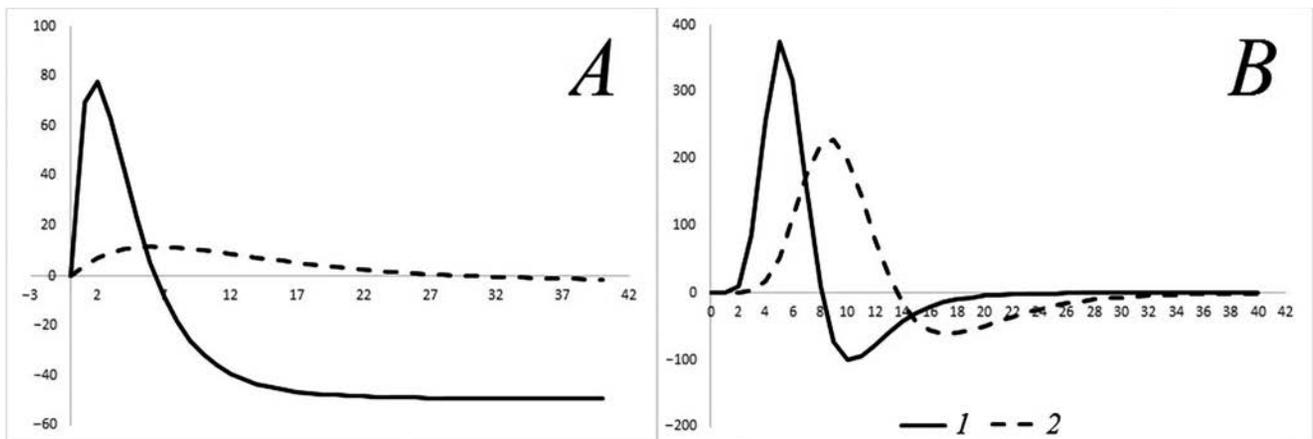
## РЕЗУЛЬТАТЫ

Ширина чашечек исследуемых особей *H. glacialis* (16 экз.) варьировала от 0.6 до 1.8 см. Число видимых колец роста на поверхности брахиалий (индивидуальный возраст), принятых нами за годовые, изменялось от 4 до 12.

У большей части морских лилий с шириной чашечек от 0.6 до 1.5 см было отмечено по 5–6 видимых меток роста, 4 метки роста наблюдалось как у образцов с размерами чаши 1.0 см, так и у более крупных – 1.6 см, максимальное число колец роста было зарегистрировано у образца с размером чашечки 1.3 см. При этом у самой крупной лилии (1.8 см) визуальными различиями на поверхности брахиальной пластинки были лишь 7 колец.

Применение уравнения Берталанфи в качестве математической модели роста *H. glacialis* позволило подобрать параметры роста для всей выборки. Теоретически предельный размер радиуса брахиалий ( $R_\infty$ ) в среднем для 16 экз. составил  $2044 \pm 151$  мкм, константа роста ( $k$ ) –  $0.22 \pm 0.03$ . При этом параметры группового роста, вычисленные по общей рекуррентной регрессии для данного уравнения, существенно отличались от усредненных и характеризовались следующими значениями:  $R_\infty = 3545$  мкм,  $k = 0.06$ .

На основе уравнения Гомперца также удалось подобрать параметры роста для всех исследуемых



**Рис. 4.** Максимальная продолжительность жизни *Heliometra glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS), вычисленная для исследованной выборки из Баренцева моря по минимальному значению второй производной на основе параметров уравнений Берталанфи (А) и Гомперца (В): 1 – построена по средним значениям параметров индивидуального роста, 2 – построена по параметрам группового роста. По оси абсцисс указана продолжительность жизни, годы; по оси ординат – вторая производная.

экземпляров *H. glacialis*. Среднее значение теоретически предельного радиуса брахиалий ( $R_\infty$ ) для исследуемой популяции достигало  $1694 \pm 119$  мкм, усредненная константа экспоненциального замедления удельной скорости роста ( $g$ ) —  $0.41 \pm 0.04$ . Вычисленные с помощью уравнения Гомперца параметры группового роста несколько отличались от усредненных, но не столь значительно, как в случае с уравнением Берталанфи —  $R_\infty = 2078$  мкм,  $g = 0.24$ .

Для дальнейших расчетов максимальной продолжительности жизни *H. glacialis* использовались параметры уравнений как Берталанфи, так и Гомперца. Расчеты проводились по параметрам роста, усредненным для исследуемой выборки, и отдельно по значениям параметров, вычисленных для группового роста. При этом выявленное расхождение в величинах основных параметров роста, полученных по уравнению Берталанфи, в дальнейшем создало сложности при оценке максимальной продолжительности жизни анализируемых морских лилий. Так, по усредненным для выборки параметрам индивидуального роста максимальная продолжительность жизни *H. glacialis* составила 12–13 лет, тогда как по параметрам группового роста продолжительность жизни была в 2 раза больше — около 30 лет (рис. 4А). В свою очередь, аналогичный анализ с использованием для расчетов параметров усредненного и группового роста, полученных по уравнению Гомперца, дал более объяснимые и реальные результаты — 12 и 18 лет (рис. 4В). В связи с этим можно предположить, что в данном случае для описания и оценки темпов роста *H. glacialis* оптимально подходит уравнение Гомперца. Согласно результатам анализа кривых, аппроксимирующих рост и продолжительность жизни *H. glacialis* (рис. 4В), для этого вида характерен быстрый рост на протяжении первых шести-семи лет, а максимальная продолжительность жизни составляет 12–18 лет.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Применяемая методика определения индивидуального возраста морских лилий по кольцеобразным приростам, отмечаемым в структуре их брахиалей, ранее для этой группы иглокожих нигде не рассматривалась и не описывалась, но мы склонны полагать, что она является вполне рабочей. Схожие ростовые метки в структурных элементах скелета иглокожих также отмечались у морских ежей (Pears, Pears, 1975; Blicher et al., 2007), офиур (Gage, 1990, 2003; Dahm, 1993, 1996, 1999; Dahm, Brey, 1998) и голотурий (Sun et al., 2019). Во всех случаях авторы связывают формирование данных меток с замедлением роста в периоды снижения поступления органического вещества на дно (Pears et al., 1986), это

предположение подтверждалось, в том числе, и экспериментальными исследованиями (Brey et al., 1995; Robinson, McIntyre, 1997; Agatsuma, Nakata, 2004). Учитывая тот факт, что исследуемые морские лилии были собраны в высоких широтах Арктики, где ярко выражена сезонность, то можно рассматривать каждую ростовую метку как годовую.

Сопоставление размеров тела (чашечки) *H. glacialis* и количества видимых меток роста на их брахиалиях из исследуемого района Баренцева моря не позволило выявить четкой зависимости, поскольку во многих случаях одно и то же количество возрастных меток соответствовало экземплярам с разными размерами чашечки. Данная проблема также обсуждалась в работах при исследовании роста офиур (Dahm, 1993; Dahm, Brey, 1998) и ежей (Blicher et al., 2007). Авторы отмечают, что, как правило, все кольца роста видны у наиболее молодых экземпляров, а по мере роста животного и уплотнения кальцитовых структуры первые годовые кольца становятся неотличимыми от общей структуры (Dahm, 1993; Dahm, Brey, 1998). Поскольку в нашей выборке наиболее мелкие экземпляры были отмечены единично, оценить реальную погрешность этого метода не представлялось возможным. Для сглаживания возможных искажений интерпретации индивидуального возраста нами использовались первые или вторые вторичные брахиалии, расположенные наиболее близко к чашеобразному телу лилии (зоне начала роста рук). В дополнение к этому применялся математический анализ кривых роста, успешно опробованный нами ранее на офиурах (Стратаненко, 2020). Суть данного метода состоит в том, что реальные значения радиусов руки каждого исследуемого экземпляра накладывались на индивидуальные кривые роста соответствующего экземпляра. Применение данного алгоритма позволяет определить, насколько радиусы начальных меток роста при нанесении их на кривую роста совпадают с первым годом жизни. В ходе исследования было выявлено, что метки, расположенные наиболее близко к центру брахиальной пластинки, соответствовали в среднем возрасту 2–4 года. При этом при применении уравнения Гомперца данное обстоятельство учитывалось непосредственно в расчете, путем подбора окончательного значения  $R_0$ . Таким образом, введение в уравнение величины радиуса брахиальной пластинки при  $t = 0$  позволило нивелировать конечный результат и дало более объяснимые и реальные результаты оценки максимальной продолжительности жизни, чем в случае с уравнением Берталанфи. К сожалению, на настоящий момент мы не располагаем дополнительными сведениями об оценках роста и продолжительности жизни морских лилий, выполненных непосредственно по меткам, формирующимся в структуре их брахиалий. Тем не менее наши данные по оценке продолжительности жизни

исследуемой популяции *H. glacialis* из Баренцева моря оказались довольно близки к данным иностранных коллег, которые использовали другие методы анализа. Так, для популяции *Endoxocrinus wuvillethomsoni* (Thomson 1872) из Атлантики, согласно результатам исследований скорости регенерации рук, максимальный возраст составил 20 лет (Roux, 1976), а для *Bathycrinus carpenterii* (Danielssen et Koren 1877) подсчет характерных линий на члениках стебля (видимых на рентгеновских снимках) позволил установить максимальный возраст в 15 лет (Ducos, Roux, 1981). Таким образом, наши и немногочисленные на настоящий момент опубликованные данные по росту нескольких видов морских лилий дают диапазон продолжительности их жизни в 15–20 лет. Однако, учитывая особенности применения каждого из методов оценки, а также различия в биологии каждого из видов, сложно сделать вывод о степени сопоставимости результатов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарит С.Г. Денисенко за научную идею и полезные наставления, которые послужили стимулом к выполнению настоящей работы. Сканирующая электронная микроскопия была выполнена в научно-исследовательском ресурсном центре “Таксон” (Зоологический институт РАН) (<http://www.ckr-rf.ru/ckr/3038/>). Также выражаю особую благодарность рецензентам за внимательное прочтение рукописи, полезные замечания и советы.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа осуществлялась при финансовой поддержке Российской академии наук (проект № 122031100275-4).

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Казанцева Т.И., 2004. Основные количественные характеристики популяций и связь между ними // Журнал общей биологии. Т. 65. № 1. С. 3–18.
- Стратаненко Е.А., 2020. Сравнительный анализ роста и продолжительности жизни офиуры *Ophiacantha bidentata* Retzius 1805 (Echinodermata, Ophiuroidea) в высоких широтах российской Арктики // Зоологический журнал. Т. 99. № 11. С. 1283–1292.
- Agatsuma Y., Nakata A., 2004. Age determination, reproduction and growth of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* in Oshoro Bay, Hokkaido, Japan // Journal of the Marine Biological Association UK. V. 84. P. 401–405.
- Blicher M.E., Rysgaard S., Sejr M.K., 2007. Growth and production of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in a high-Arctic fjord, and growth along a climatic gradient (60 to 74° N) // Marine Ecology Progress Series. V. 341. P. 89–102.
- Brey T., Pearse J., Basch L., McClintock J., 1995. Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica // Marine Biology. V. 124. P. 279–292.
- Dahm C., 1993. Growth, production and ecological significance of *Ophiura albida* and *O. ophiura* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the German Bight // Marine Biology. V. 116. P. 431–437.
- Dahm C., 1996. Ökologie und Populations dynamik antarktischer Ophiuroiden (Echinodermata) // Berichte zur Polarforschung. V. 194. P. 1–289.
- Dahm C., 1999. Ophiuroids (Echinodermata) of Southern Chile and the Antarctic: taxonomy, biomass, diet and growth of dominant species // Scientia Marina. V. 63 (1). P. 427–432.
- Dahm C., Brey T., 1998. Determination of growth and age of slow growing brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from natural growth bands // Journal of the Marine Biological Association U.K. V. 78. P. 941–151.
- Ducos A., Roux M., 1981. Modalités particulières de croissance liées aumilieus abyssal chez les Bathycrinidae (Echinodermes, Crinoïdespédonculés) // Oceanologica Acta. V. 4. P. 389–394.
- Gage J.D., 1990. Skeletal growth bands in sea brittle stars: microstructure and significance as age markers // Journal of the Marine Biological Association U.K. V. 70. P. 209–224.
- Gage J.D., 1991. Skeletal growth zones as age-markers in the sea urchin *Psammechinus miliaris* // Marine Biology 110. P. 217–228.
- Gage J.D., 1992. Natural growth bands and growth variability in the sea urchin *Echinus esculentus*: results from tetracycline tagging // Marine Biology. 114. P. 607–616.
- Gage J.D., 2003. Growth and production of *Ophiocten gracilis* (Ophiuroidea: Echinodermata) on the Scottish continental slope // Marine Biology. V. 143 (1). P. 85–97.
- Gorzula S.J., 1977. A study of growth in the brittle-star *Ophiocoma nigra* // Western Naturalist. V. 6. P. 13–33.
- Jensen M., 1969. Age determination of echinoids // Sarsia. 37. P. 41–44.
- Messing C.G., David J., Roux M., Ameziane N., Baumiller T.K., 2007. In situ stalk growth rates in tropical western Atlantic sea lilies (Echinodermata:

- Crinoidea) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 353. P. 211–220.
- Oji T., 1989. Growth rate of stalk of *Metacrinus rotundus* (Echinodermata: Crinoidea) and its functional significance // Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo. V. 22(II). P. 39–51.
- Pearse J.S., Pearse V.B., 1975. Growth zones in the echinoid skeleton // American Zoologist. V. 15. P. 731–753.
- Pearse J.S., Pearse V.B., Davis K.K., 1986. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* // Journal of Experimental Zoology. V. 237. P. 107–118.
- Robinson S.M.C., McIntyre A.D., 1997. Aging and growth of the green sea urchin // Bulletin of the Aquaculture Association of Canada. V. 97. P. 56–60.
- Roux M., 1976. Aspects de la variabilité et de la croissance au sein d'une population de la pentacrine actuelle: *Annacrinus wyvillethomsoni* Jeffreys (Crinoidea) // Thallas. Jugosl. 12. P. 307–320.
- Smith A.B., 1990. Biomineralization in echinoderms // Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. P. 413–442.
- Sparre P., Venema S.C., 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual // FAO Fisheries Technical Paper. Rev. 2. Rome, FAO № 306.1. 407 p.
- Sun J., Hamel J-F, Gianasi B.L., Mercier A., 2019. Age determination in echinoderms: first evidence of annual growth rings in holothuroids // Proceedings the royal society B. 286. 20190858
- Syverson V.J., Messing C.G., Stanley K., Baumiller T.K., 2015. Growth, injury, and population dynamics in the extant cyrtocrinid *Holopus mikihe* (Crinoidea, Echinodermata) near Roatan, Honduras // Bulletin of Marine Science. V. 91(1). P. 47–61

**A STUDY ON THE GROWTH OF THE UNSTALKED CRINOID  
*HELIOMETRA GLACIALIS* (OWEN 1833 EX LEACH MS)  
(ECHINODERMATA, CRINOIDEA) BASED  
ON RING-SHAPED BANDS FORMED IN THE BRACHIALS**

**E. A. Stratanenko\***

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

*\*e-mail: E. Stratanenko@mail.ru*

The growth of the unstalked crinoid *Heliometra glacialis* was studied based on material from the northwestern part of the Barents Sea near the Svalbard Archipelago. The calculation of the crinoid age was performed using ring-shaped markings in the their brachials. The growth rings visible on the surface of the crinoid brachials were considered as annual. The most suitable mathematical model describing the growth of *H. glacialis* was the Gompertz equation. The averaged limiting radius of the brachials ( $R_{\infty}$ ), according to this equation, was  $1694 \pm 119$  microns, the exponential deceleration constant of the specific growth rate ( $g$ ) amounted to  $0.41 \pm 0.04$ , and the maximum lifespan to 12–18 years.

*Keywords:* sea lily, *Heliometra glacialis*, lifespan, growth markings, brachials

УДК 57.084.2+598.28/.29+591.562+574.3

## “КУРЬЕЗЫ” В ПОВЕДЕНИИ ВЗРОСЛЫХ ПТИЦ НА ГНЕЗДЕ У ВИДА-ЖЕРТВЫ КАК ИСТОЧНИК ОШИБОЧНЫХ СУЖДЕНИЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЕЙ О РАЗОРЕНИИ ГНЕЗД И “ПОЧЕРКЕ” ХИЩНИКОВ<sup>1</sup>

© 2024 г. Н. С. Морозов\*

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

\*e-mail: morozovn33@gmail.com

Поступила в редакцию 19.03.2024 г.

После доработки 04.08.2024 г.

Принята к публикации 14.08.2024 г.

У воробьиных птиц для поддержания чистоты в гнезде родители обычно удаляют из него, по мере появления, скорлупу яиц, фекальные капсулы и погибших птенцов, а также посторонние объекты, например крупный растительный “мусор”. Если по тем или иным причинам (нападение хищников, непогода, недоедание и т.п.) гибнет сразу все потомство, они бросают гнездо вместе с остатками яиц или/и останками птенцов. Наблюдатели, отслеживающие судьбы гнезд, обнаружив при очередной проверке то или иное гнездо пустым раньше рассчитанных возможных сроков вылета птенцов, обычно возлагают вину на хищников, даже если следы нападения отсутствуют. Благодаря наблюдениям с помощью фотоловушек за 148 гнездами рябинника (*Turdus pilaris*) в Москве зафиксированы два случая выбрасывания родителями из гнезд всех и почти всех мертвых птенцов из выводков, погибших из-за непогоды. Эти сведения являются одним из очень немногих, вероятно, вторым, а для евразийского вида, видимо, первым публикуемым доказательством существования такого поведения у воробьиных. Кроме того, отмечены восемь случаев уничтожения следов нападения хищника родителями сразу или вскоре (в течение 0.1–4.2 часа) после завершения разорения их гнезда: поедание на месте и вынос родителями перьев, утраченных ими в результате атак хищника, скорлупы и остатков содержимого уничтоженных им яиц, активное или пассивное устранение всклокоченности выстилки лотка. Полное или частичное “сокрытие улик” родителями происходило приблизительно в каждом четвертом разоренном гнезде, включая гнезда, в которых хищники не оставили никаких “улик”. Уничтожение взрослыми птицами всех имевшихся следов гибели их кладок/выводков (произошедшей по любой причине, не обязательно из-за нападения хищников) наблюдалось приблизительно в каждом третьем гнезде, из которого до расчетных сроков вылета бесследно исчезло все потомство. Эти формы поведения родителей, очевидно, следует рассматривать как доведение ими до абсурда, “по инерции”, последовательности стереотипных действий по поддержанию чистоты и порядка в гнезде. Выявлен также прецедент сооружения самкой дополнительной выстилки лотка для повторной откладки яиц поверх умершего последним птенца недельного возраста из предыдущего, погибшего выводка. Описание этих случаев представляет интерес не только потому, что дополняет сведения о родительском поведении у данного вида. Подобные “курьезные” действия взрослых птиц могут с высокой вероятностью становиться причинами ошибочных суждений исследователей о нападении и “почерке” хищников при изучении судеб гнезд традиционным способом, без видеонаблюдений. В некоторых обстоятельствах нельзя исключать даже искажения оценки соотношения причин гнездовых потерь. Важно выяснить, насколько широк круг видов, которым свойственны подобные “курьезные” действия взрослых птиц на гнезде после гибели в нем всего потомства.

**Ключевые слова:** рябинник, *Turdus pilaris*, успешность гнездования, гнездовое хищничество, родительское поведение, очистка гнезда, погибшие птенцы, выбрасывание выводков, признаки неуспеха гнездования, следы разорения, уничтожение следов, фотоловушки

**DOI:** 10.31857/S0044513424090061, **EDN:** trmlwa

<sup>1</sup> Дополнительные материалы размещены в электронном виде по ссылке 10.31857/S0044513424090061

Оценка репродуктивных потерь, выявление их причин и выяснение вклада каждой из этих причин — важная часть демографических исследований. В природных условиях самой частой “внешней” причиной гибели яиц и птенцов в гнездах большинства (некрупных) видов птиц является деятельность хищников (Nice, 1957; Мальчевский, 1959; Ricklefs, 1969; Nilsson, 1984; Klett et al., 1988; Martin, 1992; Wesołowski, Tomiałojć, 2005; Thompson, 2007; Paclík et al., 2009; Pieron, Rohwer, 2010 и др.), а в некоторых областях Земного шара — и облигатных гнездовых паразитов, в первую очередь представителей разных родов кукушковых (Cuculidae, Cuculiformes) и коровьих трупялов (род *Molothrus*, Icteridae, Passeriformes) (Arcese et al., 1996; Нумеров, 2003; Newton, 2004; Hoover, Robinson, 2007; Guppy et al., 2017). Иногда значительную гибель потомства обуславливают (также) другие биотические, антропогенные и абиотические факторы, например нехватка кормов или удаленность кормовых биотопов от мест гнездования (Ricklefs, 1969; Emlen, Wrege, 1991; Wiklund, Andersson, 1994; Tella et al., 1996; Whittingham et al., 2001; Voersma, Rebstock, 2014 и др.), воздействие на птенцов паразитов (Boal, Mannan, 1999; Шутова, 1997; Pavel et al., 2008 и др.), некоторые формы деятельности человека, такие как сбор яиц или намеренное уничтожение гнезд (Благосклонов, 1949; Карташев, 1949; Spear, Anderson, 1989; Vuorisalo et al., 2003; Зеленская, 2019; Inch et al., 2024 и др.) и экстремальные гидрометеорологические явления (Мальчевский, 1959; Wiggins et al., 1994; Zając, 1995; Etterson et al., 2007; Voersma, Rebstock, 2014; Bordjan, Tome, 2014; Fisher et al., 2015; Conrey et al., 2016; Shitikov et al., 2019 и др.). Последние, в зависимости от особенностей биологии вида, могут убивать как напрямую, например обуславливая затопление гнезд (Мельников, 2012; Fisher et al., 2015) или вызывая переохлаждение птенцов, от которого взрослые птицы не могут их защитить (Морозов, Худяков, 2016), так и опосредованно, например снижая доступность кормов (Stewart, 1972; Arheimer, Svensson, 2008; Fisher et al., 2015).

В гнезде могут погибнуть все яйца/птенцы, и в этом случае попытка гнездования однозначно именуется неуспешной, или часть из них, и тогда гнездовые потери называют частичными (Ricklefs, 1969; Mayfield, 1975; Crick et al., 2003). Наконец, потеря может не быть вообще — число слетков оказывается равным количеству отложенных в гнездо яиц. Вне зависимости от числа отложенных яиц, формально попытка гнездования в целом признается “успешной”, если гнездо покинул хотя бы один птенец вида-хозяина (Mayfield, 1975; Ralph et al., 1993; Dinsmore, Dinsmore, 2007; Marzluff et al., 2007).

После первых частичных потерь в гнезде, обусловленных хищничеством, из-за риска повторных нападений на это гнездо тех же особей хищников повышена вероятность гибели и остального потомства, а также родителей. Последние оказываются в ситуации “выбора”: либо продолжить заботиться об уцелевших яйцах/птенцах, либо бросить гнездо, например для того, чтобы как можно скорее предпринять повторную попытку гнездования (при наличии достаточного времени до окончания сезона размножения) в новом, незнакомом хищнику (или гнездовому паразиту) месте (Montgomerie, Weatherhead, 1988; Székely et al., 1996; Ackerman et al., 2003). Вероятность того, что такое гнездо с частично уцелевшим потомством будет брошено, снижается (в разной степени у разных видов) на более поздних стадиях по сравнению с началом гнездования: неоконченные и оконченные, но слабо насиженные кладки родители при прочих равных условиях бросают чаще, чем сильно насиженные кладки и тем более жизнеспособных птенцов (Мальчевский, 1959; Montgomerie, Weatherhead, 1988; Székely et al., 1996; Ackerman et al., 2003). Доля потомков, во всяком случае яиц в кладке, уцелевших после нападения хищника, также влияет на этот “выбор” родителей (Székely et al., 1996; Ackerman et al., 2003).

До сих пор при выполнении как масштабных мониторинговых программ, так и отдельных исследовательских проектов судьбы большинства контролируемых гнезд, как правило, отслеживаются посредством периодических “рутинных” проверок их содержимого наблюдателями (Tiainen, Väisänen, 1991; Martin, Geupel, 1993; Crick et al., 2003), без применения современных средств постоянного контроля, таких как регистраторы (логгеры) температуры инкубации и автоматические фото/видео камеры. По финансовым и техническим причинам количество гнезд, на которых могут быть установлены автоматические регистрирующие устройства, обычно меньше (в лучшем случае — несколько десятков одновременно) общего числа найденных гнезд, за судьбой которых ведутся наблюдения (см., например, Marzluff et al., 2007; Kirkpatrick et al., 2009; Jacobson et al., 2011; Li et al., 2021; Морозов, 2022), и вряд ли такое положение вещей радикально изменится в среднесрочной перспективе.

Как правило, гнездо проверяют один раз в течение нескольких суток (Tiainen, Väisänen, 1991; Martin, Geupel, 1993; Larivière, 1999; Etterson et al., 2007; Arheimer, Svensson, 2008; Jacobson et al., 2011). Высокая частота проверок (каждые 1–3 суток) позволяет точнее определять даты и последовательность событий в гнезде, что важно, например, для расчета вероятности выживания гнезд на разных стадиях (Mayfield, 1961, 1975; Manolis

et al., 2000; Crick et al., 2003; Shaffer, 2004; Stanley, 2004; Dinsmore, Dinsmore, 2007). Однако такая частота нежелательна в других отношениях, при этом, например, возникает более частое беспокойство родителей, поведение которых из-за этого может существенно изменяться. Проверки человеком, в зависимости от природной зоны, биотопа, изучаемого вида, расположения его гнезд, локального состава и мотивированности хищников, иногда не влияют, а иногда значительно влияют на дальнейшую судьбу гнезд, причем могут приводить как к повышению, так и к снижению вероятности их обнаружения и уничтожения хищниками (Westmoreland, Best, 1985; Major, 1990; Götmark, 1992; Mayer-Gross et al., 1997; Weidinger, 2008; Ibáñez-Álamo et al., 2012 и др.).

Об уничтожении хищниками (части) содержимого гнезда у птиц с птенцовым типом развития судят, сопоставляя рассчитанные вероятные сроки вылета птенцов, наличие в гнезде следов пребывания оперившихся птенцов и наличие/отсутствие следов нападения. Если ко времени очередной проверки наблюдателем все яйца и/или птенцы исчезают из гнезда, пусть даже оставшегося неповрежденным, и это случается до того, как птенцы по возрасту могли бы самостоятельно его покинуть (хотя бы выскочить за несколько дней до нормального срока, будучи спровоцированы какой-либо опасностью), гнездо обычно также относят к предположительно разоренным хищником, как варианты — человеком или гнездовым паразитом, в зависимости от региона, локальных условий и места расположения гнезда (Tiainen, Väisänen, 1991; Ralph et al., 1993; Etersson et al., 2007; Arheimer, Svensson, 2008 и др.). Однако идентификация самих хищников по оставленным следам, по “почерку” разорения гнезда, весьма ненадежна, поскольку (1) разные виды хищников нередко демонстрируют одинаковый “почерк”, например бесследное исчезновение содержимого гнезда, (2) разные особи одного и того же вида хищника и, по всей видимости, даже один и тот же индивидуум могут оставлять совершенно разные следы, (3) иногда разорителями оказываются особи тех видов, которые никем не рассматриваются всерьез как гнездовые хищники и (4) оставленные следы могут быть быстро изменены или полностью исчезнуть в результате деятельности других животных — хищников, падальщиков, сборщиков гнездового материала и т.п. (Major, 1991; Marini, Melo, 1998; Larivière, 1999). В случае неполного изъятия кладки или выводка хищником “улики” нападения могут быть оперативно видоизменены или уничтожены родителями, стремящимися привести гнездо в порядок (Larivière, 1999).

Действительно, у большинства видов с птенцовым типом развития, особенно у воробьиных, родители систематически поддерживают в той или иной степени “чистоту” в жилом гнезде (Blair, Tucker, 1941; Мальчевский, 1959; Montevecchi, 1974; Skutch, 1976; Guigueno, Sealy, 2012, 2017 и библиография в этих работах). Они удаляют из него скорлупу яиц и поврежденные яйца, экскременты птенцов и погибших птенцов, а также “посторонние объекты”, в том числе растительный мусор, относительно крупных эктопаразитов и яйца других птиц — гнездовых паразитов (Guigueno, Sealy, 2012, 2017; Luro, Hauber, 2017; Li et al., 2021; Šulc et al., 2022). Скорлупу яиц и экскременты птенцов взрослые птицы либо поедают на месте, либо уносят из гнезда и выбрасывают. Неповрежденные яйца собственной кладки, из которых по тем или иным причинам не вылупились птенцы (“болтуны”, “задохлики” и т.п.), после вылупления выводка обычно остаются лежать в гнезде, но у некоторых видов, судя по всему, даже они иногда выкидываются родителями (см. Guigueno, Sealy, 2012; Shitikov et al., 2019). Стремление поесть или унести из жилого гнезда скорлупу яиц (после уничтожения хищниками на месте части яиц и вылупления птенцов), а также выносить поврежденные яйца и иногда даже погибших птенцов выражено и у многих видов с другими типами развития, включая некоторых выводковых птиц, — до тех пор, пока выводок остается на месте вылупления (например, Tinbergen et al., 1962; Johnsgard, Kear, 1968; Montevecchi, 1976; Arnold, 1992; Sordahl, 1994).

Такая “санитария” гнезда (nest sanitation) считается приспособительным поведением, функциями которого могут быть (1) гигиена гнезда, уменьшение его привлекательности для нежелательных микроорганизмов и членистоногих (в том числе непосредственно паразитов птиц), (2) снижение заметности гнезда для хищников, (3) удаление предметов, которые могут нанести повреждения яйцам, заблокировать вылупление из некоторых яиц (если “половинка” скорлупы от одного яйца случайно наденется на другое еще целое яйцо) или травмировать птенцов, а также просто мешают в гнезде и, (4) что касается поедания скорлупы и экскрементов птенцов, “даровое” дополнение рациона родителей некоторыми компонентами (Tinbergen et al., 1962; Montevecchi, 1974, 1976; Arnold, 1992; Sordahl, 1994; Guigueno, Sealy, 2012, 2017). Существует мнение, что именно поведение очистки (“санитарии”) гнезда послужило пре-адаптацией к возникновению, у целого ряда видов птиц, поведения избавления (отказа) от чужих яиц как средства противодействия гнездовым паразитам (Rothstein, 1975; Guigueno, Sealy, 2012, 2017; Yang et al., 2015, но см. Luro, Hauber, 2017; Li et al., 2021).

В отношении ряда видов воробьиных, в том числе дуплогнездников, установлено, что родители иногда целенаправленно выбрасывают или выносят из своих гнезд и даже из дупел и некоторых живых птенцов (Строков, 1968; Moreno, 2012). Предполагается, что это может происходить, например, из-за сильного отставания этих птенцов в росте, развитии и активности от остального выводка, в результате чего они перестают соответствовать меняющемуся представлению родителей о нормальном облике и поведении птенцов и начинают восприниматься ими как посторонний объект (Строков, 1968). Несоответствием представлению о норме, стремлением удалить из гнезда или с птенцов (иногда даже со слетков) посторонние объекты, вероятнее всего, объясняются и редкие (или редко фиксируемые?) случаи выбрасывания из гнезда отдельных живых птенцов после их кольцевания (см., например, Berger, 1953; Homann, 1963) или временного наложения шейных лигатур для сбора проб корма (Robinson et al., 2010). Согласно другому предположению, при определенных обстоятельствах у некоторых родителей может возникать побуждение просто уменьшить число птенцов в выводке подобным способом (Moreno, 2012; см. также Lobato et al., 2006).

Вместе с тем, погибшие птенцы в жилых гнездах воробьиных птиц иногда остаются подолгу, в том числе – до вылета выводков, постепенно затаптываются и мумифицируются (Мальчевский, 1959; Moreno, 2012). По-видимому, это в наибольшей степени свойственно некоторым дуплогнездникам, но наблюдается и у открыто гнездящихся видов.

Тот факт, что выводок погиб целиком, но неповрежденные тела птенцов (всех или, по меньшей мере, тех, которые умерли последними) остались лежать в гнезде до следующей проверки наблюдателем – не безусловное доказательство, а лишь весомое свидетельство в пользу того, что гибель была обусловлена не гнездовым хищничеством, а иными причинами. Чаще других этими причинами оказываются аномальные гидрометеорологические явления (см. выше библиографию, а также данные в разделе “Результаты”). У тех видов птиц, самцы которых не способны обогревать птенцов в гнезде, даже при нормальных погодных условиях гибель или серьезная травма самки до становления у птенцов самостоятельной терморегуляции также влечет смерть всего выводка от переохлаждения.

Все же при периодических рутинных проверках обычно остаются сомнения в правильности суждения о прямом участии или неучастии гнездовых хищников в гибели целого выводка. С одной стороны, например, исчезновение одних птенцов и наличие в гнезде неповрежденных тел других может быть итогом нападения хищника, изъязвившего часть

птенцов, но не вернувшегося за остальными, которых тем не менее из-за этого нападения бросили родители. С другой стороны, гнездо с выводком, который целиком погиб не из-за нападения гнездового хищника, а, например, из-за переохлаждения во время продолжительных дождей, может быть быстро обнаружено и опустошено падальщиками (неспециализированными гнездовыми хищниками), такими как врановые птицы или чайки. Кроме того, не исключено, что погибших птенцов иногда выбрасывают или выносят из гнезда животные, намеревающиеся его занять. Так, обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*) охотно использует покинутые птицами гнезда (как и разоренные ею самой) подходящего размера, например гнезда рябинника (*Turdus pilaris*), в качестве спальных мест (данные автора по Москве). В подобных случаях при очередной проверке гнезда наблюдателем исчезновение выводка, с высокой вероятностью, будет ошибочно истолковано как гнездовое хищничество, а подлинная причина гибели выводка, участие падальщика или вселенца в этой “инсценировке” останутся не выявленными. Риск подобных ошибок, очевидно, должен снижаться с учащением проверок содержимого гнезд, однако, как уже подчеркивалось, частые проверки нежелательны по другим причинам, особенно потому, что могут привлекать к гнезду внимание хищников (Major, 1990; но см. Nichols et al., 1984; Jacobson et al., 2011).

Благодаря все более широкому применению автономных фото/видеокамер для постоянных наблюдений за гнездами птиц, в 2006 г. были получены первые доказательства существования еще одного источника “инсценированных” ошибок в оценке причин неуспешного гнездования традиционным способом. У двух североамериканских наземногнездящихся видов воробьиных, а именно у трехцветной карделлины (*Cardellina rubrifrons*, Parulidae) и рыжеспинного юнко (*Junco phaeonotus*, Passerellidae), зафиксированы по одному случаю выноса родителями из гнезда подряд всех птенцов выводка (соответственно трех птенцов четырехсуточного возраста и двух птенцов однодневного возраста), которые перестали подавать признаки жизни и, скорее всего, погибли еще в гнездах. Это произошло во время серии сильных гроз, сопровождавшихся дождями, градом и похолоданием, от последствий которых взрослые птицы, судя по всему, оказались не в состоянии птенцов защитить. Последующее поведение родителей, очевидно, следует рассматривать как доведение до абсурда, “по инерции”, последовательности стереотипных действий по поддержанию чистоты в гнезде. В гнезде юнко осталось яйцо, по-видимому, неоплодотворенное. Взрослые птицы окончательно оставили эти гнезда, соответственно, сразу после и спустя 9.5 часов после выноса последнего птенца.

При последующей рутинной проверке содержания этих гнезд наблюдатель, еще не видевший видеозаписей и не знавший о подлинных обстоятельствах исчезновения птенцов, возложил предполагаемую ответственность на гнездовых хищников, уточнив в обоих случаях, что гнездо и выстилка лотка не были повреждены. Учитывая новизну и методическую важность этой информации, авторы наблюдений посвятили ей специальную публикацию (Kirkpatrick et al., 2009). С тех пор, насколько нам известно, других доказательств существования подобных случаев опубликовано не было.

Цель настоящего сообщения – представить и обсудить (1) новые доказательства случаев выбрасывания родителями из гнезд тел (почти) всех птенцов из погибших выводков; (2) факты полного или частичного уничтожения родителями “улик” нападения хищников на гнездо сразу или вскоре после гибели всего потомства (кладки или выводка); (3) прецедент укладки самкой дополнительной выстилки лотка для повторной откладки яиц поверх умершего последним птенца предыдущего, погибшего выводка. Подобные “куръезы” в поведении взрослых птиц, особенно две первые категории “бесмысленных” действий по поддержанию чистоты в гнездах, в которых погибло все потомство, с высокой вероятностью могут становиться причинами ошибок в оценке наблюдателями – в ходе проверок гнезд – причин неудачного исхода размножения. Сведения получены в процессе изучения Московской городской популяции рябинника – евразийского вида, гнездящегося преимущественно на деревьях и склонного к образованию колониальных поселений. Среди воробьиных птиц небольших размеров этот дрозд выделяется способностью жестко оборонять в светлое время суток окрестности своего гнезда, а “заодно” и близко расположенные гнезда соседних пар от хищников. Известно, что у рябинника, как и у многих других видов, в случае гибели отдельных птенцов (например, из-за недоедания) родители уносят их из гнезда и его ближайших окрестностей (Wiklund, 1982).

Следует подчеркнуть, что для воробьиных птиц прямые доказательства каких-либо “странных” действий родителей на гнезде после гибели в нем всего потомства, как правило, весьма немногочисленны или отсутствуют даже в отношении хорошо изученных видов. Еще реже в литературе приводятся детальные описания подобных действий. Сведения рассеяны по частным заметкам на разных языках, и по ним, как правило, невозможно судить о том, насколько данному виду свойственны, насколько регулярны у него проявления подобных форм поведения. Автор посчитал необходимым привести максимально детальное описание всех действий птиц (а не просто констатировать итог этих действий) для

того, чтобы запротоколировать наблюдения и обеспечить возможность последующей расшифровки их поведения или оценки определяющей его мотивации другими исследователями.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В период между 2011 и 2022 гг. на Воробьевых горах в пределах “старой” территории МГУ ежегодно (в 2011 г. – участок 9.5 га, в 2012 г. – два участка общей площадью 13.8 га, в 2013–2016 гг. – 145 га, в 2017–2022 гг. – 47.4 га), а еще на семи модельных территориях Москвы (большинство – также в юго-западном секторе города; от 6 до 93 га) в отдельные годы с конца марта–начала апреля до июля картировали гнезда рябинника, отслеживали их судьбы, оценивали вероятные причины репродуктивных потерь и численность потенциальных гнездовых хищников (Морозов и др., 2015; Морозов, Худяков, 2016; Морозов, 2022). На территории МГУ в 2013–2018 гг. в некоторых гнездах кольцевали птенцов, главным образом – применяя индивидуальные сочетания серийного и цветных колец, в 2014 и 2016 гг. изучали рост птенцов. Там же в 2014–2016 гг. произвели сборы двукрылых насекомых, обитающих в гнездах рябинника, в первую очередь – кровососущих личинок мух (Кривошеина и др., 2017, 2018).

В 2016–2020 гг. на территории МГУ наряду с традиционными методами отслеживания судьбы гнезд применялась видео- и фоторегистрация с помощью фотоловушек (Seelock Spromise S128, Bushnell NatureView HD Cam with Live View, Spypoint Solar и Forestcam LS-870), установленных на деревьях в общей сложности над 148 гнездами рябинника (от 17 гнезд в 2016 г. до 39 в 2020 г.). Камеры располагали в пределах нескольких участков (“разбросанных” по территории между ул. Менделеевской, проспектами Вернадского, Университетским и Ломоносовским) общей площадью ~50 га, размещали на высотах 4.1–12.2 м, обычно в 0.75–2.0 м, редко в 2.3–3.0 м от гнезд, прямо или сбоку над ними (Морозов, 2022). В 1% случаев фотоловушки были установлены до начала откладки яиц, в 26% – на стадии откладки, в 2% – откладки либо насиживания законченной кладки (осталось неизвестным), в 48% – насиживания законченной кладки, в 5% – вылупления птенцов и в 18% случаев – на стадии выкармливания после вылупления последнего птенца. Из-за установки камер были брошены восемь гнезд со слабо насиженными кладками. Наибольшее число одновременно работающих камер – 14, максимальный годовой объем наблюдений превысил 500 фотоловушесуток (и то и другое – в 2020 г., когда фотоловушки работали в режиме фоторегистрации сериями по три снимка подряд; в предшествующие четыре

года использовался режим записи видеороликов продолжительностью от 5–6 до 30 сек). Взрослые птицы, за единичными исключениями, не были индивидуально маркированы (цветными кольцами и т.п.), хотя на видеозаписях и сериях фотоснимков с камер самца и самку конкретной пары зачистую можно было отличать друг от друга не только по поведению на гнезде, но и по деталям окраски.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

В последние 1.5–2 десятка лет рябинник гнездился почти по всей территории города (Калякин и др., 2014), местами с очень высокой плотностью. Например, в 2013–2015 гг. на территории МГУ на Воробьевых горах в первой половине сезона гнездования (апрель–май) его плотность составляла 158–210 пар/км<sup>2</sup>, во второй половине (2-я половина мая–июнь), когда многие пары/особи предпринимали вторую либо позднюю повторную (компенсирующую) попытку размножения, – 43–91 пары/км<sup>2</sup>. Календарные сроки начала размножения некоторых пар и вылета из гнезд первых выводков в Москве в некоторые годы были беспрецедентно ранними. Например, в 2015 г. первые кладки появились в третьей декаде марта, первый выводок покинул гнездо 17 апреля, почти 7% всех кладок “первого цикла” были начаты в первую декаду апреля. Столь ранние сроки оказались рекордными не только для Москвы и Подмосквья, но и для регионов Восточной Европы, расположенных гораздо южнее. Случаи раннего гнездования наблюдались даже в поздние по метеорологическим условиям весны 2011 и 2013 гг., что свидетельствует об определенном постоянстве изменений фенологии в московской популяции (Морозов, Худяков, 2016 и неопubl.).

Во все годы с 2013 до 2022 хищничество абсолютно лидировало среди причин гибели гнезд рябинника, но дважды существенный вклад в годовые потери внесли аномальные метеорологические явления – обильные осадки в виде соответственно дождя (15–17 мая 2015 г.; в сочетании с сильным порывистым ветром) и дождя со снежной крупой, а затем и мокрого снега (8–9 мая 2017 г.), в обоих случаях на фоне похолоданий (Морозов, Худяков, 2016 и неопubl.; Морозов, 2022). Эти погодные аномалии привели к смерти во многих гнездах целых выводков, в 2017 г. главным образом средней (рис. 1, 2), а в 2015 г. и младшей возрастных категорий. Выводки, в которых старшие птенцы достигали возраста ~9 суток и старше, из-за непогоды гибли редко. Видимого ущерба гнездам с кладками непогода не наносила. Единичные случаи гибели целого (или большинства птенцов) выводка наблюдались и во время дождей 29 мая–4 июня 2020 г., сочетавшихся с прохладной и ветренной погодой (Морозов, неопubl.). Судя по всему, смерть выводков во время всех этих погодных аномалий была вызвана переохлаждением и обусловлена не снижением доступности для родителей основного корма (дождевых червей), а собственно непогодой. Некоторые самки оказались явно не в состоянии эффективно защитить обогреваемых ими птенцов от осадков. Не исключено к тому же, что некоторые самцы не были готовы обеспечивать

рологическим условиям весны 2011 и 2013 гг., что свидетельствует об определенном постоянстве изменений фенологии в московской популяции (Морозов, Худяков, 2016 и неопubl.).



**Рис. 1.** Гнездо рябинника с шестью птенцами в возрасте ~ от 5 до 7.5 суток без видимых травм, погибшими (не позднее середины дня 10 мая) во время непогоды 8–10 мая 2017 г. (территория МГУ, улица Лебедева, Воробьевы горы, Москва, 11 мая 2017 г.; фото автора).



**Рис. 2.** Гнездо рябинника с давними, хорошо сохранившимися останками птенцов в возрасте ~6–7 суток, погибшими предположительно во время непогоды 8–10 мая 2017 г. (спорткомплекс МГУ, Воробьевы горы, Москва, 7 июня 2017 г.; фото автора).

выводки достаточным количеством корма (который, казалось бы, был доступен в избытке, во всяком случае, 15–17 мая 2015 г.) в обстоятельствах, когда самкам приходилось больше обычного находиться в гнезде и не тратить время на сбор корма для птенцов. Погибшие выводки иногда оставались лежать в гнездах на протяжении многих дней и даже недель (рис. 2). По-видимому, сохранность останков отчасти “обеспечивали” те соседние пары рябинников, которые успешно пережили непогоду и продолжали, обороняя собственные гнезда, защищать от дневных хищников и падальщиков, в первую очередь от серой вороны (*Corvus cornix*), и прилежащие участки.

Частичные потери яиц и птенцов во многих, в том числе в целом “успешных” гнездах рябинника – обычное, ежегодно наблюдаемое явление. Величина полной кладки у этого дрозда варьирует от 3–4 до 7–8 яиц. В Москве, как и в большинстве других регионов, наиболее обычны полные кладки из 5 и 6 яиц<sup>2</sup>. Поскольку самка рябинника откладывает по одному яйцу приблизительно каждые сутки подряд, а насиживать кладку она обычно в той или иной степени начинает (задолго) до появления последнего яйца, процесс вылупления птенцов из разных яиц одной кладки нередко растягивается на 2–3 (до 3.4) суток. В итоге птенцы резко различаются по размерам, развиваются асинхронно, поэтому частичные потери среди них, не связанные с нападением хищников, особенно случаи гибели младших птенцов не представляют редкости. Обычно погибшие птенцы исчезают из гнезд на протяжении ближайших 1–1.5 суток, очевидно, в большинстве случаев выносятся или выбрасываются родителями (рис. 3в–3е; дополнительный материал: Видео 1). Однако иногда их тела остаются в жилых гнездах дольше, постепенно затаптываются и мумифицируются.

Что касается частичных потерь, следует подчеркнуть, что при “досрочном” исчезновении из гнезда некоторых, в том числе большинства, птенцов иногда, пусть очень редко, оказывается возможным и без данных видео/фотонаблюдения говорить о том, что они, скорее всего, не были изъяты хищниками, а погибли по иным причинам. Например, в парке “Новодевичьи пруды” после сильных дождей 8 мая 2021 г. из одного из контролируемых автором гнезд рябинника, расположенного на высоте 8.9 м, исчезли четыре из пяти птенцов в возрасте ~ от 6.5 до 9 суток. Во второй половине дня

<sup>2</sup> Обнаруженные нами одна кладка из 10 яиц, единичные кладки из 9 яиц, а возможно и очень редкие кладки из 8 яиц (Морозов, Худяков, 2016 и неопубл.), вероятнее всего, были смешанными – появились в результате внутривидового гнездового паразитизма, подкладывания одного или нескольких яиц “чужой” самкой.

9 мая тела трех птенцов без видимых следов нападения хищников (у одного лопнула кожа на брюхе от падения с высоты) были обнаружены на земле на расстояниях 3.6–5.8 м от гнездового дерева. Вероятнее всего, птенцы погибли из-за переохлаждения во время дождей, после чего были вынесены родителями. В гнезде, осмотренном с помощью зеркала на телескопическом удилище, находились два птенца в возрасте ~8–9 суток, один из которых выглядел вялым, а другой – погибшим. Спустя три дня в гнезде был обнаружен единственный птенец, оперившийся и подвижный.

#### Случаи выбрасывания родителями из гнезд тел всех или всех, кроме одного, птенцов из погибших выводков

Оба доказанных случая зафиксированы во время двух из трех вышеупомянутых погодных аномалий – в мае 2017 и 2020 гг.

**В 2017 г.** в Москве существенное похолодание началось 7 мая, 8 мая стал самым холодным днем месяца со средней температурой воздуха +2.4 °С, до 12 мая включительно среднесуточные температуры оставались ниже +5 °С (<http://weatherarchive.ru/Temperature/Moscow/May-2017>). В период с 8 по 13 мая аномалия средней суточной температуры составляла –5 ... –10 °С, а ночами температура была близка к 0 °С, самая низкая (–1.1 °С) отмечена ночью 11 мая (Бережная и др., 2017). В ночь на 8 мая на Воробьевых горах ~ через 50 мин после полуночи, пошел слабый снег, вероятно, с дождем, позже – временами также со снежной крупой, который то чуть усиливался, то (почти) прекращался. После 12:40 снегопад, поначалу со снежной крупой, усилился, к 13:20 под деревьями образовался снежный покров, который ~до 15:30–16:00 продолжал прирастать, а затем стал медленно уменьшаться (здесь и далее указано московское время суток UTC+3). Слабый снегопад возобновился в ночь на 9 мая и продолжался почти до 7:00, позже в этот день существенных осадков не наблюдалось. Ночью снежный покров сохранялся, но на протяжении раннего утра 9 мая практически исчез (данные автора, в том числе по записям фотоловушек). За сутки 8 мая на Воробьевых горах выпало 33.8 мм осадков (Локошенко, 2018), для Москвы приводится значение 27.6 мм при месячной норме 51 мм (Сатина, 2017). Еще раз снежный покров менее значительной толщины (~ 1 см) ненадолго образовался в результате снегопада в ночь с 11 на 12 мая (данные автора по записям фотоловушек; Сатина, 2017; Локошенко, 2018).

С вечера 7 мая на территории МГУ наблюдение с помощью фотоловушек, которые записывали 20-секундные видеоролики, велось за шестью жилыми гнездами рябинника, одно из которых

содержало сильно насиженную кладку, два — птенцов в возрасте ~ от 1.5 до 3.5 суток и три — птенцов в возрасте ~ от 6 до 8 суток. Планировалось кольцевание птенцов в последних трех гнездах, но из-за похолодания и осадков, чтобы не усугублять положение выводков и взрослых птиц, от этого намерения пришлось отказаться.

Все же из-за непогоды в одном из этих трех гнезд (в третьей декаде апреля в полной кладке было пять яиц), располагавшемся на высоте 9 м (фотоловушка была установлена 25 апреля в 1.0 м над гнездом) в развилке ствола дуба черешчатого (*Quercus robur*) на территории спорткомплекса (55°42'07.2"N, 37°32'12.1"E), менее чем за сутки — с утра 8 мая до ночи на 9 мая — погибли четыре из пяти птенцов ~7–8-суточного возраста (рис. 3а–3о). Два птенца умерли 8 мая между 8:00 и 10:00, третий — между 11:15 и 12:30 (рис. 3а), еще один — в ночь на 9 мая. Однако все четыре погибших птенца оставались в гнезде до позднего утра 9 мая (рис. 3б): один был вынесен самкой в 10:37 (рис. 3в, 3г; дополнительный материал: Видео 1), другой — в 10:45 (рис. 3д, 3е; дополнительный материал: Видео 1), третий — в 11:05, четвертый (умерший третьим по счету) — между 14:10 и 14:19. Пятый, обессиленный птенец погиб в возрасте ~9–10 суток либо вечером (после 17:40) 9 мая, либо 10 мая (видеозаписи не дают возможности установить время смерти точнее). Одной из причин его ослабления и смерти, наряду с прямым воздействием погодных условий, судя по всему, стало “неадекватное” поведение самки. Самец в период с 7 мая до гибели последнего птенца вел себя нормально, а именно приносил дождевых червей (преимущественно — довольно крупных) и либо кормил (или пытался кормить ослабевших) птенцов сам, либо передавал червей для птенцов самке.

В период с ночи на 8 мая до второй половины дня 9 мая при выпадении существенных осадков самка, расставляя крылья, прикрывала собой лоток гнезда, что является обычным поведением в подобных обстоятельствах. Она старалась прикрывать и периодически согревать птенцов даже после того, как погибли четверо из них. Фекальные капсулы поедали или выносили из гнезда оба родителя. Однако после гибели птенцов в поведении самки появились “странности”. Они заключались в более чем суточной задержке с выносом большинства погибших птенцов из гнезда и в возникшей у нее утром 9 мая потребности время от времени, часто с остервенением, дергать клювом из птенцов перья, главным образом маховые, находившиеся на стадиях раскрывшихся трубочек или ранних кисточек, и либо поесть выдранные перья на месте (часто), либо уносить из гнезда (редко) (рис. 3и, 3к; дополнительный материал: Видео 2).

Впервые самка проделала это за 36 мин до выноса первого погибшего птенца, 9 мая в 10:01 (выдирала из него и поедала трубочки/ранние кисточки маховых — Дополнительный материал: Видео 2), затем в 10:14 (у него же выдирала одновременно три раскрывшиеся трубочки маховых и унесла их), после чего предпринимала подобные действия многократно. Несколько раз она подбирала в лотке гнезда и поедала выдернутые ранее и оброненные трубочки и кисточки перьев. Иногда самка принималась тормозить и/или таскать того или иного погибшего птенца по лотку. Вероятно, такое поведение в целом можно интерпретировать как попытки ухватить погибшего птенца за крыло или другую часть тела и удалить его (и вырванные при этом перья) из гнезда, но которые почему-то (иногда подолгу) не доводились ею до конца. Перед тем как вынести четвертого погибшего птенца, самка регулярно им “занималась” с 11:32, т.е. на протяжении 2.7 часов: не менее 10 раз принималась его клевать, выдирать и поесть кисточки и трубочки маховых перьев (например, в 11:56, 11:59 и 12:09), прихватывать или хватать и таскать птенца по лотку (рис. 3л, 3м; Дополнительный материал: Видео 3). В 12:08 она выдирала из него одновременно два маховых пера на стадии ранней кисточки и унесла их из гнезда (рис. 3к; Дополнительный материал: Видео 2). В 12:46, стоя на краю гнезда, самка несколько раз клювом схватывала этого погибшего птенца за надклювье, таскала по лотку, затем втянула его голову и шею на край гнезда, задним ходом взлетела и зависла в воздухе, таща его из гнезда (рис. 3л, 3м; Дополнительный материал: Видео 3), но через 2 сек выпустила надклювье, а еще через пару секунд села обратно на край гнезда. После этого шея и голова перевешивались через верхний край гнезда, но не более чем через 16 сек погибший птенец снова оказался полностью в лотке, где самка продолжала схватывать и таскать его за надклювье. К 12:48 погибший птенец снова оказался на краю гнезда, но уже в другом месте, где пролежал дольше 20 сек, возможно ~1 мин, а затем снова оказался в лотке. В 12:50 самка, хватая за клюв, резко дергала голову и шею этого птенца из стороны в сторону, в 14:09 в общей сложности на протяжении как минимум 40 сек резкими движениями хватала его за крылья и брюхо, переворачивала, таскала по всему лотку (Дополнительный материал: Видео 3).

Мало того, она несколько раз принималась выдергивать кисточки/трубочки перьев из левого крыла у единственного остающегося в живых птенца. Это наблюдалось как при наличии погибших птенцов, так и после выноса всех их из гнезда. Движения самки были такими же, как при выдерживании трубочек и кисточек перьев из погибших птенцов. Например, через полминуты после выноса из гнезда второго тела и при наличии в гнезде



**Рис. 3.** Фрагменты событий (*a–e*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте ~ от 7 до 9 суток вследствие непогоды 7–9 мая 2017 г. (территория спорткомплекса МГУ, Воробьевы горы, Москва; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View, указано московское время суток UTC+3): *a* – самка на гнезде с тремя погибшими и двумя живыми птенцами (8 мая, 13:50); *б* – самец на гнезде с четырьмя погибшими и одним живым птенцами (этот и последующие снимки сделаны 9 мая, этот – в 9:49); *в*, *г* – самка схватила одного из четырех погибших птенцов за конец крыла (*в*) и выносит его (*г*) из гнезда (10:37); *д*, *е* – самка выносит следующего, одного из трех оставшихся погибших птенцов (10:45);



**Рис. 3** (Продолжение). Фрагменты событий (а–о, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте ~ от 7 до 9 суток вследствие непогоды 7–9 мая 2017 г. (территория спорткомплекса МГУ, Воробьевы горы, Москва; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View, указано московское время суток UTC+3): *ж* – самка дергает живого птенца за основания растущих маховых перьев на левом крыле, вырванные перья проглатывает (10:46); *з* – у живого птенца на левом крыле видны проем и немного крови на месте вырванных самкой маховых перьев (11:08); *и*, *к* – самка поедает на месте (*и* – 11:56), реже уносит из гнезда (*к* – 12:08) растущие перья в чехлах, вырванные ею из крыла четвертого, еще не выброшенного мертвого птенца; *л*, *м* – самка тянет за надклювье четвертого погибшего птенца и едва не вытаскивает его из гнезда (12:46);



**Рис. 3** (Окончание). Фрагменты событий (*a–o*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте ~ от 7 до 9 суток вследствие непогоды 7–9 мая 2017 г. (территория спорткомплекса МГУ, Воробьевы горы, Москва; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View, указано московское время суток UTC+3): *n* – ~ за полчаса до исчезновения из гнезда четвертого погибшего птенца (на фото он закрыт взрослой птицей) самка снова принимается выдергивать из крыла живого птенца перья и поедает их (13:45); *o* – самец принес дождевого червя, которого ослабевший птенец не смог ни проглотить, ни удержать в клюве (14:35).

еще двух погибших птенцов (9 мая в 10:46) она на протяжении по меньшей мере 20 сек сильно и резко дергала попискивающего птенца клювом за крыло – главным образом за основания маховых перьев (освободившихся из чехлов не более чем на треть), пытаясь их выдирать, и при этом иногда проглатывала что-то, вероятно, оторванные фрагменты перьевых чехлов (рис. 3ж; Дополнительный материал: Видео 4). В 11:08 – через 3.5 мин после выноса третьего тела и за 3.0–3.2 часа до выноса четвертого – самка дергала и поедала маховые перья то живого, то погибшего птенцов, что привело к появлению у первого небольшого количества крови на крыле (рис. 3з). В 13:46 она на протяжении по меньшей мере 22 сек снова дергала из живого птенца маховые перья и поедала их (рис. 3и; Дополнительный материал: Видео 4), в 13:57 начала хватать погибшего птенца за горло, подклювье и грудь, но через 8 сек “переключилась” на левое крыло живого птенца (Дополнительный материал: Видео 4).

После того как четвертое тело наконец было вынесено ею из гнезда (между 14:10 и 14:19), самка хотя и не постоянно, но продолжала обогривать еще живого пятого птенца. При этом – пусть лишь дважды (в 16:53 и 17:16) и уже не так остервенело – она все же принималась щипать и дергать клювом перья его (левых) крыла и бока тела. По всей видимости, ее “озадачивали” малая подвижность и апатичность птенца, отсутствие энергичной реакции с его стороны на прилеты родителей, низкие частота и интенсивность попыток выпрашивать корм. Вероятно, по этим же причинам самец после исчезновения

четвертого тела, если судить по записям фотоловушки, принес в гнездо корм – довольно крупных дождевых червей – лишь дважды. В 14:35, отделив головной конец, он вложил переднюю часть тела червя (спереди от пояска) в разинутый клюв птенца, но тот не смог удержать ее, и червь соскользнул на дно лотка (рис. 3о). В 16:09 птенец вообще не отреагировал на принос корма, и через 15–17 сек самец был вынужден проглотить червя сам. Неудивительно, что в итоге птенец совершенно обессилел, и под конец (9 мая после 17:38), похоже, еще до наступления смерти был оставлен обоими родителями – во всяком случае, больше камера не зафиксировала появлений взрослых птиц на гнезде. Возможно, только по этой причине погибший птенец не был вынесен самкой. Когда 14 мая в 0:58 автор снимал фотоловушку, тело этого птенца все еще находилось в гнезде.

Заметим, что 12 мая в 15:00 на земле ~ в 1.5–2.5 м друг от друга и ~ в 5 м от ствола этого гнездового дерева были обнаружены три погибших птенца рябинника ~7–8-суточного возраста. Ни на одном из них не было следов поедания хищником, хотя у одного имелась обширная и довольно глубокая рана на груди, которая могла появиться и после смерти. Однако по возрасту эти птенцы могли быть и из другого гнезда, расположенного в 12–15 м, за которым видеонаблюдение не велось. Днем 9 мая, когда его содержимое проверялось с помощью зеркала на удилище, там находились не менее трех птенцов, по крайней мере, один из которых был живым, хотя и вялым, а некоторые другие, возможно, уже погибли. Никаких травм у птенцов видно не было. Похоже,

что и в этом гнезде выводок пострадал от непогоды. К 12 мая оно оказалось пустым, и крайне маловероятно, что за три дня птенцы могли восстановиться и вырасти настолько, чтобы его покинуть. Не исключено, что и из него погибшие птенцы были вынесены родителями.

**В 2020 г.** был отслежен еще один случай выбрашивания взрослой птицей из гнезда своего выводка, погибшего во время дождей. На этот раз самка выбросила всех до последнего птенцов. В Москве последние три дня мая были прохладными (среднесуточная температура воздуха варьировала в диапазоне от +7.9 до +15.2 °C) (<http://weatherarchive.ru/Temperature/Moscow/May-2020>, <http://weatherarchive.ru/Temperature/Moscow/June-2020>), довольно ветренными (29 мая в наименьшей степени) и чрезвычайно дождливыми: 29 и 31 мая выпало соответственно 37.7 и 34.0 мм осадков, что намного превысило абсолютные максимумы для этих дней (Бережная и др., 2020), причем во время сильного дождя 29 мая—ночью 30 мая за 12 часов выпало 34 мм (Паршина, 2020). Утром и днем 30 мая повсюду на территории МГУ на асфальтовых и других плотных покрытиях отмечено очень большое количество крупных дождевых червей. В отличие от 2015 и 2017 гг., массовой гибели выводков рябинника в гнездах из-за непогоды в 2020 г. не наблюдалось.

В последние дни мая на территории МГУ наблюдение с помощью фотоловушек, которые при каждом срабатывании записывали серии по три фото подряд, велось за 11 жилыми гнездами рябинника. Из них к 29 мая в одном происходила откладка яиц, по одному гнезду содержали законченную слабо насиженную кладку, средне насиженную кладку, кладку перед вылуплением, птенцов моложе 2 суток, в возрасте от 2 до 5 суток и в возрасте ~ от 9 до 11 суток; еще в четырех гнездах находились птенцы в возрасте от 4.5 до 8 суток.

Выводок погиб в одном из последних гнезд (рис. 4а–4и). Оно располагалось на высоте 5.3 м у ствола в месте отхождения двух очень толстых живых ветвей на липе (*Tilia* sp.) по ул. Академика Хохлова, недалеко от северо-восточного торца Физического факультета (55°42'03.8"N, 37°31'50.6"E). Фотоловушка была установлена 18 мая в 1.2 м над гнездом. Полная кладка в этом гнезде содержала шесть яиц, но 22 мая один из двух вылупившихся птенцов по неизвестной причине умер. В тот же день, после вылупления третьего птенца, погибший птенец был, судя по всему, вынесен самкой: камера зафиксировала, как самка прихватывает тело, а спустя 5 сек его уже не было. К 29 мая в гнезде находились пять птенцов в возрасте от 4.5 до 7–7.5 суток.

Ночью на 28 мая карта памяти фотоловушки, наблюдавшей за этим гнездом, заполнилась. К этому

моменту все пять птенцов были живы. Съемка возобновилась 30 мая в 6:28, после замены карты памяти и аккумуляторов. Перед заменой самка, до того, как ее вспугнули (~в 6:10), сидела в гнезде. Самец беспокоился поблизости. В гнезде находились четыре живых птенца с несколько нарушенной общей моторикой, судя по всему, из-за переохлаждения, и один птенец, погибший, судя по его возрасту и состоянию, не раньше 29 мая, скорее всего, накануне вечером или минувшей ночью. Это был не самый маленький птенец в выводке, тем более на момент его гибели. В 6:42, через 9 мин после замены карты памяти и ухода наблюдателя, самка продолжила укрывать собой и обогревать птенцов. Тридцатого мая в 13:13 она выбросила из гнезда погибшего птенца, а в 13:16 схватила клювом за крыло самого “младшего” живого птенца и попыталась вытащить из лотка и его, взлетев и зависнув в воздухе сначала над гнездом, а затем сбоку от гнезда (рис. 4а–4в), но через несколько секунд прервала эту попытку. В 13:17 самец принес дождевого червя и в присутствии самки скормил его одному из старших птенцов. Еще один птенец (среди четырех — один из двух “младших”, которые хотя и не резко, но уступали в размерах и развитии двум старшим) погиб 30 мая между 15:49 и 16:10 (~ с 15:14 безнадёжность его состояния стала очевидной на фотоснимках) и был выброшен самкой из гнезда в 20:06.

Дожди ранним утром 31 мая (после 3:45) стали критическими для оставшихся трех птенцов, хотя самка укрывала и обогревала их, а самец еще затемно начал приносить для них дождевых червей (с 3:11 до 3:43 — четыре раза). Приблизительно после 5:34 гнездо стало плохо пропускать попадающую в него дождевую воду, и не позднее чем к 7:41 (вероятно, раньше) она скопилась на дне лотка. В 7:03 все три птенца, в 8:15 два из них, в 8:16 один птенец еще были живы. Однако они сидели/лежали в холодной “луже”, и в 8:15 на принос корма самцом уже ни один из них никак не отреагировал. Последний птенец погиб, насколько можно судить по фотоснимкам, вскоре после 8:16. Самка продолжала периодически и подолгу обогревать и, расставляя крылья, укрывать от дождя погибших птенцов до 14:04. Приносы в гнездо дождевых червей фиксировались камерой 9–11 раз в интервале между 9:41 и 16:12; во всех этих случаях, кроме одного предположительного, корм приносил самец и то ли передавал самке, то ли проглатывал сам.

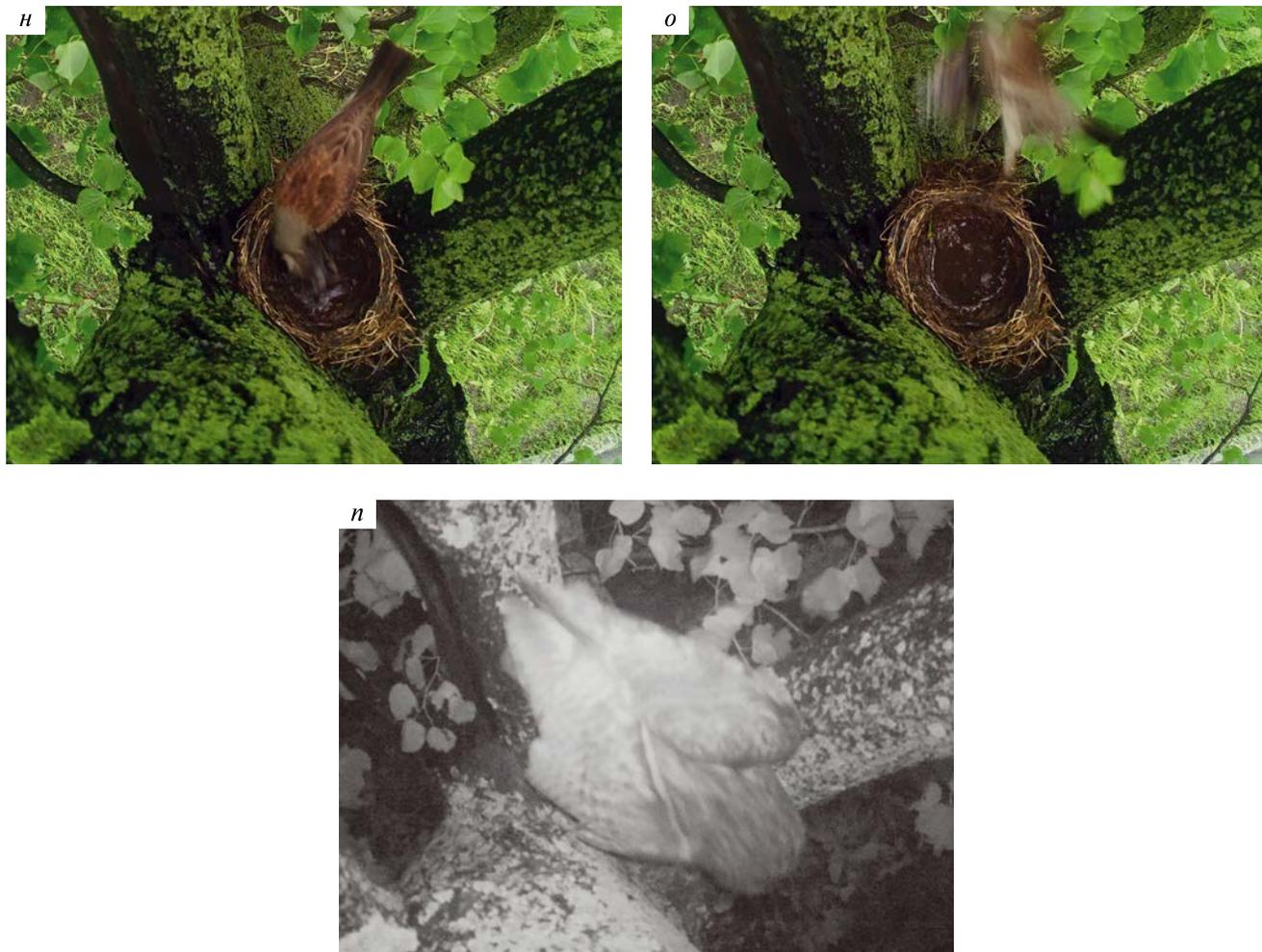
В 8:20 самка вытащила из воды на дне лотка тело младшего птенца и водрузила его шею и голову на верхний край гнезда (затем голова несколько свесилась через край), где, опираясь боком туловища на одного из двух других погибших птенцов, он пролежал 3.5 часа (рис. 4г, 4д). Лишь в 11:51 самка выбросила его из гнезда. В 13:20 она



**Рис. 4.** Фрагменты событий (*a–n*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте от ~6–6.5 до 9–9.5 суток из-за дождей в конце мая 2020 г. (улица Академика Хохлова возле Физического факультета МГУ, Воробьевы горы, Москва; снимки сделаны фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View): *a, б, в* – через 3 мин после выбрасывания мертвого птенца, самка пытается вынести из гнезда также “младшего” из четырех живых птенцов, ухватив его клювом за крыло, но не доводит эту попытку до конца (30 мая, ~13:16); *г, д* – вытащив из воды на дне лотка одного из трех погибших птенцов, самка водрузила его туловище на одно из двух других тел, а шею и голову – на верхний край гнезда (31 мая, ~8:20); *е–и* – самка схватила клювом одного из двух оставшихся мертвых птенцов (*е*).



**Рис. 4** (Продолжение). Фрагменты событий (*а–п*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте от ~6–6.5 до 9–9.5 суток из-за дождей в конце мая 2020 г. (улица Академика Хохлова возле Физического факультета МГУ, Воробьевы горы, Москва; снимки сделаны фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View): *е–и* – самка схватила клювом одного из двух оставшихся мертвых птенцов (*е*), уложила боком на верхний край гнезда и проходящую вплотную толстую ветвь и улетела, оставив тело птенца в таком положении на 8–10 сек (*ж*), а вернувшись, втащила его назад в лоток (*з*, *и*) (31 мая, ~13:20–13:22); *к–м* – самка вытащила из воды на дне лотка одно из двух тел (*к*), на 3 секунды оставила его лежать на верхнем краю гнезда с опорой головой на второе тело (*л*), а затем выбросила из гнезда (*м*) (31 мая, ~16:32);



**Рис. 4** (Окончание). Фрагменты событий (*a–n*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью птенцами, погибшими в возрасте от ~6–6.5 до 9–9.5 суток из-за дождей в конце мая 2020 г. (улица Академика Хохлова возле Физического факультета МГУ, Воробьевы горы, Москва; снимки сделаны фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View): *n*, *o* – самка выбрасывает последнего погибшего птенца (31 мая, ~16:33); *n* – пустое гнездо посетила ушастая сова (1 июня, ~1:29). Показания таймера фотоловушки пришлось немного корректировать, поэтому время суток указано приблизительно.

схватила клювом еще одного птенца, уложила боком на верхний край гнезда и на проходящую вплотную толстую ветвь и улетела, на 8–10 сек оставив тело в таком положении, но затем вернулась и втащила его назад в лоток (рис. 4*e–4u*). Как ни странно, это один из очень немногих задокументированных в литературе случаев (чуть ли не второй – см. Gimpel, Carr, 2017), когда погибший птенец открыто гнездящейся воробьиной птицы, вынесенный кем-то из родителей полностью за пределы лотка и почти что за пределы гнезда (если бы не ветвь, птенец рябинника упал бы на землю), затем затаскивался бы ими обратно в лоток. В последующие 7 мин, а также в 14:42 самка рябинника схватывала клювом и перемещала в лотке все того же погибшего птенца, но лишь

в 16:32–16:33 она выбросила из гнезда подряд сначала его (рис. 4*к–4 м*), а через 45–46 сек и второго, последнего, птенца (рис. 4*н*, 4*о*). При этом “предпоследний” птенец 3 сек пролежал вверх брюхом на верхнем краю гнезда (вниз головой в лоток, рис. 4*л*) перед тем, как отлучившаяся самка вернулась и, потянув за заднюю часть брюха, сбросила его на землю (рис. 4*м*).

Через 23 сек после выбрасывания последнего тела самка появилась на гнезде и на протяжении 31 сек осматривала лоток. Еще один визит взрослой птицы и осмотр ею лотка, на дне которого по-прежнему было немало воды, состоялись через 1.7 часа (в 18:18) и продлились ~23 сек. Спустя 1.5 часа после полуночи 1 июня гнездо посетила

ушастая сова (*Asio otus*) (рис. 4n), т.е. даже если бы выводок пережил непогоду, он, скорее всего, все равно погиб бы, причем, возможно, исчез бы бесследно, поскольку при похищении птенцов младшего и среднего возрастов этот хищник зачастую не оставляет никаких следов (данные автора).

В 7:48 первого июня, когда автор снимал фотоловушку, в гнезде на дне лотка все еще стояла вода. На земле были обнаружены четыре из пяти погибших птенцов, выброшенных из гнезда в предыдущие два дня. Благодаря сериям фотоснимков, сделанных камерой, удалось установить места падения индивидуально для трех птенцов, погибших 31 мая. Один птенец находился ~ в 4 м, другой (выброшенный 31 мая предпоследним) — ~ в 1 м от ствола, еще два (один — выброшенный 31 мая первым по счету, другой — последним) — возле ствола гнездового дерева. Ни один из птенцов не имел видимых повреждений. Таким образом, в отличие от случая в 2017 г., из этого гнезда по меньшей мере три последние из пяти погибших птенцов были не вынесены (хотя бы на несколько метров), а выброшены самкой.

#### Уничтожение родителями следов нападения хищника на гнездо

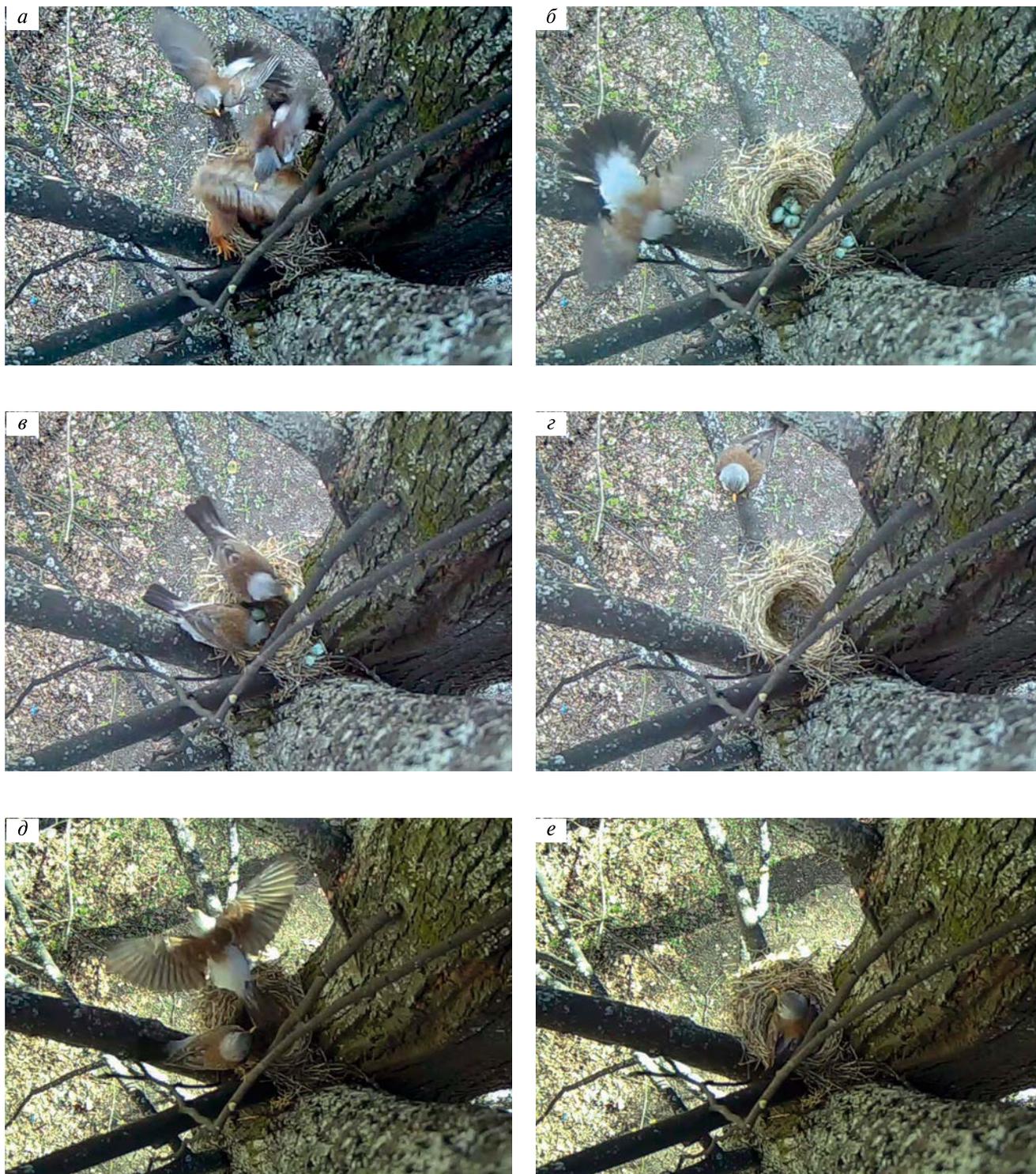
За пять лет на территории МГУ фотоловушки зафиксировали уничтожение всего потомства (кладок, выводков) в 33 гнездах рябинника четырьмя видами хищников: серой вороной (20 гнезд; 61%), ушастой совой (9; 27%), в разные даты серой вороной и ушастой совой в одном и том же гнезде (1; 3%), сойкой (*Garrulus glandarius*) (2; 6%) и обыкновенной белкой (1 гнездо; 3%). При этом трижды жертвами (в двух случаях — ушастой совы, в одном — серой вороны) становились сидящие на гнездах самки, что сопровождалось и гибелью всего потомства (Морозов, 2022 и неопубл.). Приведенные показатели не включают “успешные” в целом гнезда (из которых вылетели хотя бы по одному слетку), понесшие частичные потери из-за хищников, поскольку восстановление чистоты и порядка в таких гнездах родителями после нападения хищников резонно расценивать как “целесообразное”, адаптивное поведение. Более того, в двух из этих 33 гнезд потомство было уничтожено (ушастой совой) в конце гнездового цикла — в период выкармливания птенцов старше 9 суток, т.е. на стадии, когда у родителей стремление наводить порядок и тем более обогревать содержимое гнезда уже ослаблено. В частности, вероятность того, что на этой стадии после нападения хищника самка рябинника усядется в опустевшее гнездо и таким способом “пассивно” утратит высколоченную выстилку лотка чрезвычайно мала.



Рис. 5. Самец утром поедает оставшиеся в гнезде перья самки, которую ночью схватила ушастая сова (территория ГАИШ МГУ, Воробьевы горы, Москва, 5 июня 2016 г., 4:27; кадр видеозаписи, сделанной фотоловушкой Seelock Spromise S128).

Камеры задокументировали восемь случаев активного или/и пассивного (в результате сидения самки в пустом лотке) уничтожения родителями признаков разорения их гнезд хищниками: шесть случаев ликвидации всех и два случая — части “улик” (рис. 5–8; Дополнительный материал: Видео 5–8).

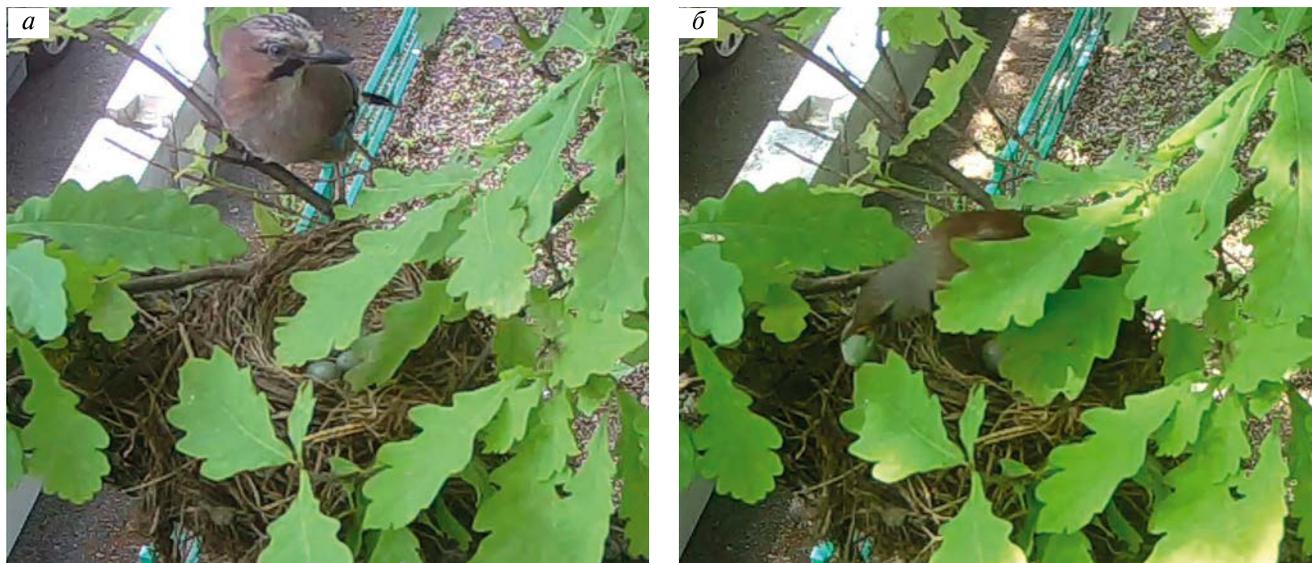
**Гнездо № 2016–140–130.** Территория Государственного астрономического института им. П.К. Штернберга (ГАИШ) МГУ, 55°42'06.1"N, 37°32'26.5"E, на живой липе, высота расположения гнезда 8.7 м, расстояние камеры от гнезда 1.7 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 21 мая 2016 г. Хищник, напавший на гнездо. Ушастая сова. Дата и время нападения. 5 июня в 0:15. Интенсивность обороны гнезда родителями. Не обороняли, поскольку нападение совы произошло ночью. Что/кого уничтожил хищник? Сова схватила с гнезда и практически без задержки унесла самку, которая насиживала кладку (Дополнительный материал: Видео 5). Сова “провалилась” с добычей вниз, там присела с ней, возможно, на землю. Больше прилетов совы на гнездо ни этой ночью, ни позже — до снятия камеры 6 июня в 11:06 — зафиксировано не было. Кладка из пяти яиц (все — с эмбрионами незадолго до начала вылупления) погибла, поскольку у рябинника самцы не участвуют в обогревании яиц и птенцов. Оставленные хищником “следы”. Гнездо, особенно лоток, усыпаны контурными, рулевыми и маховыми перьями самки рябинника. Кладка осталась в гнезде, но в скорлупе двух яиц были обнаружены обширные вмятины. Во время нападения много перьев жертвы полетело вниз, в частности, скопление (пучков) мелких контурных и маховых перьев было найдено на земле в 1.7 м от ствола дерева. Однако другие разлетевшиеся перья среди травы



**Рис. 6.** Действия пары рябинников во время и после уничтожения их кладки обыкновенной белкой (возле Химического факультета МГУ, Воробьевы горы, Москва, 3 мая 2017 г.; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкай Seelock Spromise S128): *a* – пара птиц атакует белку (6:09); *б* – гнездо сразу после уничтожения кладки (6:10); *в* – во время поедания обоими родителями скорлупы яиц самец (сверху) взял в клюв крупный фрагмент скорлупы, чтобы вынести его из гнезда (6:12); *г* – гнездо через 30 мин после ухода белки, после ликвидации родителями следов ее нападения (6:40); *д*, *е* – самка “вытеснила” из лотка забравшегося туда самца (*д* – он улетает) и уселась в пустое гнездо (*е*) (8:32).



**Рис. 7.** Фрагменты событий (*a–d*, приведены в хронологическом порядке) в гнезде рябинника с пятью маленькими птенцами и одним яйцом, похищенными в три приема серыми воронами (сквер между Физическим и Химическим факультетами МГУ, Воробьевы горы, Москва, 8 мая 2018 г.; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкой Bushnell NatureView HD Cam with Live View): *a* – через 2 мин после похищения воронами четырех из пяти птенцов, самка рябинника выносит из лотка пучок гнездового материала (5:41); *б* – последним похищается яйцо (5:46); *в* – после похищения воронами потомства самка не только сидит в пустом гнезде, но и периодически трамбуется лоток: быстро работая ногами, она по 1.5–3 сек надавливает грудью на дно, а сгибами полурасставленных крыльев, зобом, горлом и подхвостьем одновременно – на стены лотка (6:14); *г* – сидя в пустом гнезде, самка также поправляет торчащие из его верхнего края сухие травинки (6:14); *д* – дождевого червя, принесенного птенцам более чем через час после их исчезновения, самец пытается передать самке, сидящей в пустом гнезде (7:00).



**Рис. 8.** Ликвидация рябинниками остатков кладки из четырех яиц, уничтоженной сойкой непосредственно в их гнезде (студенческая автопарковка МГУ, Воробьевы горы, Москва, 3 июня 2018 г.; кадры видеозаписей, сделанных фотоловушкай Seelock Sprromise S128): *а* – сойка добралась до гнезда рябинника незамеченной (12:42); *б* – рябинник (по всей видимости, самка) выносит из гнезда скорлупу одного из съеденных сойкой яиц (12:49).

малозаметны. Уничтожение следов разорения самцом и его сопутствующие действия. Самец 5 июня объявился на гнезде в 4:26 – через 4 ч 11 мин после нападения совы. При его подлете значительное количество перьев самки сдуло с/из гнезда, и они полетели вниз. За 17 сек он подряд пять раз извлек из лотка и “жадно” проглотил по 1–(2), затем дважды по 2–4 мелких контурных пера, а под конец одним разом унес из гнезда еще 2–4 мелких контурных пера (Рис. 5; Дополнительный материал: Видео 5). К 4:29, т.е. через 3 мин после появления самца рябинника и через 4 ч 14 мин после нападения совы, перьев самки в гнезде не осталось. В 5:13 самец принес в гнездо корм – зеленую гусеницу или личинку пилильщика – и держа ее в клюве, принялся рассматривать яйца. Судя по всему, именно он продолжал беспокоиться вблизи гнезда по меньшей мере до полудня 6 июня, в 4:32 снова ненадолго появился на гнезде с кормом. Итог очистки гнезда самцом, затраченное на это время. 5 июня к 4:29, т.е. через 4 часа 14 мин после нападения совы, стараниями самца перьев самки в гнезде уже не было. Перья остались лишь на земле среди травы. (В гнезде – кладка из пяти яиц, все с эмбрионами незадолго до начала вылупления, на скорлупе двух яиц – обширные вмятины.).

**Гнездо № 2017–85–78.** Возле северо-восточной части Химфака МГУ, 55°42′09.1″N, 37°31′38.9″E, на живой липе, высота расположения гнезда 7.1 м, расстояние камеры от гнезда ~1.6 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. ≤27 апреля 2017 г. Хищник, напавший на гнездо. Обыкновенная

белка. Дата и время нападения. 3 мая в 6:09. Интенсивность обороны гнезда родителями. Высокая, с нанесением белке, хотя и не на высокой скорости, но большого числа ударов в задранный хвост, туловище и область головы обоими родителями (Рис. 6а; Дополнительный материал: Видео 6), к которым, возможно, присоединилась третья птица (из соседней пары?). Что/кого уничтожил хищник? Законченная (видимо, слабо насиженная) кладка из шести яиц полностью уничтожена за 45–50 сек. Оставленные хищником “следы”. 3 мая в 6:10 в лотке, а также на гнездовом материале снаружи от чаши гнезда – скорлупа яиц в большом количестве, в том числе очень крупные фрагменты (>> половинок – выеденные яйца) (Рис. 6б; Дополнительный материал: Видео 6). Уничтожение следов разорения родителями и сопутствующие действия. За 9–10 мин – с 6:10 до 6:19 – оба родителя съели скорлупу и остатки содержимого яиц; также, по меньшей мере один крупный фрагмент скорлупы был унесен самцом из гнезда (Рис. 6в; Дополнительный материал: Видео 6). Из крупных фрагментов, последним (между 6:18 и 6:19) исчез осколок, лежавший на гнездовом материале снаружи от чаши гнезда. Его исчезновение пришлось на паузу между видеозаписями, но как раз перед ней самка вошла в лоток и стала разглядывать этот осколок. Позже в 6:19 самка сначала добирала в лотке мелкие осколки, а затем уселась в пустое гнездо, и просидела в нем, по-видимому, 20 мин подряд. В 8:32 самка “вытеснила” из лотка забравшегося туда самца (Рис. 6д), снова села в гнездо

(Рис. 6е; Дополнительный материал: Видео 6) и просидела в нем, по всей видимости, до 9:01. Последняя регистрация возле гнезда взрослой птицы (самца) – в 9:06. Итог очистки гнезда родителями и его насиживания самкой, затраченное на это время. Стараниями обоих родителей 3 мая к 6:20, через 9.5–10 мин после ухода белки, в гнезде оставалось лишь немного мелких осколков скорлупы, а к 6:40, т.е. через 30 мин после окончания разорения, следов нападения хищника уже видно не было, выстилка лотка выглядела чистой и аккуратной (Рис. 6г).

**Гнездо № 2018–17–7.** Сквер между Химфаком и Физфаком МГУ, 55°42′04.1″N, 37°31′43.8″E, на живой робинии ложноакациевой (*Robinia pseudoacacia*), высота расположения гнезда 5.1 м, расстояние камеры от гнезда 2.3 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 20 апреля 2018 г. Хищник, напавший на гнездо. Серая ворона. Дата и время нападения. 6 мая в 12:48. Интенсивность обороны гнезда родителями. Высокая, судя по голосам рябинников и вороны (на видео). Что/кого уничтожил хищник? Ворона унесла в клюве все содержимое гнезда: пятерых птенцов в возрасте от 0.1 до 1.4 суток. Оставленные хищником “следы”. Сильно всклокочена выстилка лотка, часть ее была унесена вороной в клюве вместе с птенцами. Утром 7 мая на земле под гнездовым деревом было обнаружено несколько контурных перьев рябинника. Уничтожение следов разорения самкой и сопутствующие действия. В 13:04 самка прилетела на гнездо, осмотрела его и неспешно уселась в опустевший лоток, прихватила клювом сухую траву на верхнем краю гнезда. Судя по всему, просидела в гнезде ~ 5 мин, после чего включилась в продолжающееся рядом противостояние между рябинниками и серыми воронами. Очевидно, она же еще раз появилась в 14:59 – просидела на краю гнезда 14 сек, осматривая лоток, аккуратно поклевала выстилку. Итог действий самки, затраченное ею время. Благодаря тому, что самка посидела в опустевшем гнезде, на видео за 6 мая к 13:10, т.е. через 22 мин после нападения хищника, и при прямом осмотре гнезда 7 мая в 9:27 беспорядка в нем не отмечено, выстилка была снова примята, лоток выглядел довольно глубоким.

**Гнездо № 2018–33–21.** Сквер между Химфаком и Физфаком МГУ, 55°42′05.3″N, 37°31′47″E, на живом клене Гиннала (*Acer tataricum* subsp. *ginnala*), высота расположения гнезда 6.1 м, расстояние камеры от гнезда 0.9 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 21 апреля 2018 г. Хищник, напавший на гнездо. Серая ворона, вероятно, не менее двух особей. Дата и время нападения. 8 мая в 5:39, 5:45 и 5:46. Интенсивность обороны гнезда родителями. Довольно высокая (но результативность

невысокая, возможно, из-за одновременного нападения не менее, чем двух ворон, и их сильной мотивации). Что/кого уничтожил хищник? В гнезде было пять птенцов в возрасте от 0.7 до 2.1 суток и одно (проклюнутое?) яйцо. После первого нападения исчезли четыре птенца, после второго – пятый птенец, во время третьего было унесено яйцо (Рис. 7б). Оставленные хищником “следы”. После первого нападения – незначительный “беспорядок” в выстилке лотка. Уничтожение следов разорения самкой и сопутствующие действия родителей. Во время разорения вороной 8 мая в 5:41 (когда в гнезде еще оставались одно яйцо и один раненый (с гематомой на брюхе) птенец в возрасте 0.7–1.5 суток) самка рябинника вынесла из лотка не очень большой пучок материала (сухой травы), видимо, вырванный или всклокоченный при нападении (Рис. 7а; Дополнительный материал: Видео 7). Почти сразу после этого вернулась, извлекла клювом из толщи дна лотка что-то небольшое (с прилипшими травинками) и выбросила из гнезда. В 5:43 она сидела поверх яйца и птенца, но вскоре привстала и клювом подвинула яйцо, поковырялась в дне лотка и снова плотно уселась в гнездо. Затем покинула гнездо, приняв участие в его обороне от ворон. К 5:49, т.е. через 3 мин после кражи вороной яйца, самка уселась в опустевшее гнездо и принялась, покачиваясь и крутясь в лотке, уминать его телом. С 5:53 в процессе этих действий она стала дополнительно, время от времени, быстро работая ногами, ~ по 1.5–3 сек надавливать грудью на дно, а сгибами полу-расставленных крыльев, зобом, горлом и подхвостьем одновременно – на стены лотка (Рис. 7в; Дополнительный материал: Видео 7). Кроме того, самка стала иногда прихватывать клювом, теревить, запихивать вниз в лоток торчащие из верхнего края гнезда концы сухих травинок, как бы поправляя их (Рис. 7г), хотя движения выглядели скорее “ритуальными”, бесполезными. Она регулярно (несколько реже после ~7:00) осуществляла все эти действия, уминала телом лоток – вплоть до 8:31, после чего появлений на гнезде родителей камера больше не зафиксировала. Самка дважды (6:06 и 8:23), а самец один раз (7:01) приносили в гнездо корм, предназначавшийся погибшим птенцам (нередкое у рябинника поведение), и были вынуждены его сами проглатывать. Итог очистки/ремонта гнезда и его насиживания самкой, затраченное ею на это время. Гнездо не выглядело поврежденным или брошенным уже через 11 мин после первого и через 4 мин после последнего нападения хищника – 8 мая к 5:50 и тем более на протяжении последующих почти 9 часов. (Однако в 14:38 гнездо посетила пара лазоревок (*Cyanistes caeruleus*), и самка лазоревки принялась выхватывать сухую траву из выстилки лотка, ворошить ее. С 14:49 до 15:29,

с 18:18 до 18:23 и в 19:21 она много раз собирала в гнезде, главным образом в лотке, и уносила пучки материала. При этом отбрасывала часть матерала, в том числе за пределы гнезда. В итоге выстилка лотка заметно поредела.)

**Гнездо № 2018–143–108.** Студенческая автопарковка МГУ, 55°42′11.7″N, 37°32′24.8″E, на живом дубе черешчатом, высота расположения гнезда 4.3 м, расстояние камеры от гнезда 1.1 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 26 мая 2018 г. Хищник, напавший на гнездо. Сойка. Дата и время нападения. 3 июня в 12:42. Интенсивность обороны гнезда родителями. Не обороняли: самка покинула гнездо за 1.6 мин до появления сойки, и действия последней, похоже, не были замечены (отлучившимися?) родителями (Рис. 8а; Дополнительный материал: Видео 8). Что/кого уничтожил хищник? Полная кладка из четырех яиц на средней стадии насиживания (уничтожена за ≤2.6 мин). Оставленные хищником “следы”. В лотке – скорлупа с остатками содержимого, в том числе очень крупные фрагменты (>> половинок), возможно, всех четырех яиц (Рис. 8б; Дополнительный материал: Видео 8). Уничтожение следов разорения родителями и сопутствующие действия. В течение ~2 мин между 12:47 и 12:50 минимум в четыре приема взрослая птица (похоже, во всех случаях самка) съела на месте часть остатков содержимого и, видимо, скорлупы, а самые крупные фрагменты скорлупы вынесла из гнезда (Рис. 8б; Дополнительный материал: Видео 8). В 12:53 самка уселась в пустое гнездо и, поначалу покрутившись, просидела в нем ~4.7 мин. Итог очистки гнезда одним/обоими родителями и его насиживания самкой, затраченное на это время. Следов нападения, по всей видимости, не осталось уже через ~6 мин после исчезновения хищника: к 12:50, лоток, похоже, был очищен от скорлупы, и беспорядка в гнезде не наблюдалось, а к 12:58 (после нескольких минут насиживания самкой пустого гнезда) – тем более.

**Гнездо № 2019–1–1.** Сквер между Химфаком и Физфаком МГУ, 55°42′04.1″N, 37°31′43.8″E, на живой робинии ложноакациевой, высота расположения гнезда 5.1 м (это гнездо размещалось на том же дереве и в той же развилке ветви, что и гнездо предыдущего года № 2018–17–7), расстояние камеры от гнезда 1.8 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 27 марта 2019 г. Хищник, напавший на гнездо. Серая ворона, не менее трех особей. Дата и время нападения. 11 апреля с 8:12 до 8:16. Интенсивность обороны гнезда родителями. Непосредственно возле гнезда – низкая, возможно, из-за одновременного присутствия поблизости нескольких ворон, но, судя по голосам рябинников (на видео), более высокая поодаль. Что/кого уничтожил хищник? Все три находившиеся

в гнезде яйца с эмбрионами незадолго до начала вылупления. (В полной кладке было пять яиц, но при неустановленных обстоятельствах одно из них исчезло ночью на 8 апреля, еще одно – утром того же дня.). Оставленные хищником “следы”. Явно всклокочен материал (сухая трава) выстилки лотка и верхнего края гнезда. Уничтожение следов разорения самкой и сопутствующие действия. В 8:28 самка прилетела, села на край гнезда и поклевала дно лотка, а через ~10 сек прихватила клювом и унесла сухую травинку, застрявшую на ветви в нескольких дециметрах от гнезда. К 8:32 она вернулась, уселась в пустое гнездо и просидела в нем ~6.2 мин. За это время несколько раз принималась уминать лоток телом, крутясь в нем, быстро перебирая ногами, ~ по 1.5–2 сек надавливая грудью на дно, а сгибами полу-расставленных крыльев, зобом, горлом и подхвостьем одновременно – на стены лотка (подобно тому, как это делала самка в разоренном гнезде № 2018–33–21, см. выше). При этом дважды прихватывала клювом – теребила или запихивала вниз в лоток – торчащие из верхнего края гнезда концы сухих травинок, как бы поправляя их. После 8:38 появившийся на гнезде родителей камера больше не зафиксировала. Итог ремонта гнезда и его насиживания самкой, затраченное ею на это время. Следов нападения не осталось через 22 мин после отбытия ворон с гнезда благодаря тому, что самка ~6.2 мин просидела в опустевшем гнезде: выстилка обрела нормальный вид, лоток стал выглядеть аккуратным и глубоким.

**Гнездо № 2019–110–80.** Ул. Лебедева, 55°42′07.3″N, 37°32′09.9″E, на живой липе, высота расположения гнезда 5.1 м, расстояние камеры от гнезда 1.3 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. 5 мая 2019 г. Хищник, напавший на гнездо. Ушастая сова. Дата и время нападения. 19 мая в 22:24–22:27, затем 22 мая в 22:15, 22:17, 22:20, а в 23:07 еще и “контрольный” прилет на ветвь рядом с гнездом. Интенсивность обороны гнезда родителями. Практически не обороняли, поскольку все прилеты совы происходили в темное время суток: 19 мая в начале нападения и 22 мая при первом нападении недолго окрикивали “издали”. Что/кого уничтожил хищник? 19 мая – обоих птенцов в возрасте 0.1 и 0.7 суток (в гнезде остались 4 яйца); 22 мая – еще трех птенцов в возрасте от ~1–1.5 до 2.7 суток, по одному за каждый из первых трех прилетов (осталось целое неоплодотворенное яйцо). Оставленные хищником “следы”. 19 мая после почти 3 мин пребывания совы материал верхнего края гнезда и верхней части лотка в том месте, где она сидела, оказался несколько примятым и немного выступающим в сторону центра лотка; 22 мая после трех визитов совы на гнездо, начиная с первого (т.е. и в 22:15, и в 22:23), ~ в том же месте

(где опять она садилась) материал оказался прямым и несколько всклокоченным в сторону центра лотка. Уничтожение следов разорения самкой и сопутствующие события. 20 мая в 0:19, т.е. через 1 ч 52 мин после исчезновения совы, самка рябинника села в гнездо с четырьмя яйцами и, судя по записям камеры, просидела в нем до 3:45. В 2:00 и 3:21 самец приносил в гнездо и пытался всучить самке корм, предназначавшийся птенцам. По всей видимости он же принес корм и в 3:47, во время паузы в насиживании. Самка села на яйца в 3:52, но почти сразу ухватила клювом с верхнего края гнезда какой-то небольшой объект и унесла его; вновь вернулась и уселась через ~1 мин. 22 мая в 22:33 — через 12 мин после третьего визита совы — самка рябинника села в гнездо (с одним неоплодотворенным яйцом) и просидела ~33 мин — вплоть до четвертого, “контрольного” прилета совы на ветвь возле гнезда. В 23:54 самка рябинника снова уселась в гнездо, судя по записям камеры — на 3.5 часа, а 23 мая с 3:28 до 3:59 она еще трижды садилась на 10, 3 и 2 мин. В 3:24, 3:27 и 3:53 камера засняла взрослую птицу, судя по поведению самца, топтавшуюся с кормом на краю гнезда (в 3:27 сама в итоге и съела принесенный корм). Итог насиживания самкой гнезда, затраченное ею на это время. И в ночь на 20 мая, и в ночь на 23 мая благодаря длительному сидению самки рябинника в гнезде после визитов совы следов нападения не осталось; 22 мая к 23:07 — через ~44 мин после 3-го визита совы в гнездо и непосредственно перед ее “контрольным” прилетом на ветвь возле гнезда, на видеозаписи следы “выступа” гнездового материала в сторону центра лотка были уже едва заметны; 23 мая к 3:59, после еще более длительного, с несколькими перерывами, сидения самки в гнезде, они и подавно исчезли. (В гнезде осталось неоплодотворенное яйцо без повреждений.)

**Гнездо № 2020—13—8.** Возле Физфака МГУ по ул. Лебедева, 55°41'59.2"N, 37°31'50.8"E, на живой липе, высота расположения гнезда 5.6 м, расстояние камеры от гнезда 1.2 м. Рассчитанная дата откладки первого яйца. ≤12 апреля 2020 г. Хищник, напавший на гнездо. Серая ворона. Дата и время нападения. 2 мая в 12:41 и 12:49. Интенсивность обороны гнезда родителями. Не известна. Что/кого уничтожил хищник? Пять птенцов в возрасте от 0.8 до ~2.5 суток унесены в два приема (по 2—3 птенца) с интервалом в 7—8 мин. Фотоловушка успела зафиксировать хищника — тень улетающей вороны — лишь во время второго похищения. Оставленные хищником “следы”. После второго похищения, т.е. исчезновения всех птенцов, сильно всклокочена выстилка лотка. Уничтожение следов разорения родителями и сопутствующие действия. В 12:54 взрослая птица (самка?) принялась топтаться в лотке, приводить его в порядок, и всего за 34 сек, уже к 12:53, когда она отлучилась,

он стал выглядеть более или менее нормально. Через ~1.5 мин самка объявилась на краю гнезда, еще через ~40 сек на несколько секунд уселась в пустое гнездо, затем привстала и что-то поделала в лотке, в 12:56 отлучилась, вернулась через 2.2 мин, пробыла на гнезде и вблизи него почти 2 мин, в том числе 12—15 сек стояла (и сидела?) в лотке, улетела, вернулась через 3.2 мин, села в гнездо на 24 сек, в 13:04 отлучилась на 10.2 мин. С 13:14 до 15:02 взрослые птицы, похоже, обоюбого пола, поодиночке появлялись 10 раз на время от 2 до 25 сек и осматривали лоток, стоя на краю гнезда. Позже (вплоть до 22:27) их появлений камера больше не зафиксировала. Итог ремонта гнезда одним/обоими родителями и его насиживания самкой, затраченное на это время. Следов нападения практически не осталось уже через 3.6 мин и тем более (благодаря тому, что самка 2—3 раза ненадолго садилась в пустое гнездо) через 15 мин после второго похищения птенцов: выстилка обрела нормальный вид, лоток стал выглядеть, аккуратным и достаточно глубоким.

Таким образом, “фальсификация улик” взрослыми птицами наблюдалась приблизительно в каждом четвертом разоренном гнезде (24—26%,  $n = 31-33$ ). В одном из этих гнезд (№ 2018—33—21) незначительный беспорядок в материале лотка был устранен самкой рябинника в период между последовательными нападениями серой вороны. В остальных семи случаях “сокрытие улик” одним или обоими родителями произошло после завершения (последнего) нападения хищника. В шести из них следы были ликвидированы не более чем через 44 мин (в двух случаях — в течение нескольких минут) после (последнего) пребывания хищника на гнезде жертвы, и лишь в одном случае (№ 2016—140—130), а именно после нападения ушастой совы на насиживающую самку рябинника вскоре после полуночи, самец только рано утром, спустя 4.2 часа, частью съел на месте, частью вынес из гнезда ее перья.

В обоих случаях сокрытия части “улик” родителями были ликвидированы собственно следы нападения (в одном гнезде — многочисленные перья схваченной совы самки, в другом — беспорядок в гнездовом материале), но остались яйца: в одном гнезде (№ 2016—140—130) — кладка из пяти яиц (два из них с вмятинами на скорлупе) с эмбрионами незадолго до начала вылупления, в другом — неоплодотворенное яйцо (№ 2019—110—80). Если бы за этими гнездами не наблюдали фотоловушки, все равно после нападения хищника даже при однократном осмотре содержимого обоих гнезд со значительных дистанций, например через зеркало на телескопическом удлинителе (в бинокль), выяснилось бы, что в них как минимум происходила откладка яиц, хотя оперившиеся птенцы (судя по состоянию выстилки лотка и т.п.), скорее

всего, отсутствовали. В этом случае перед влезанием на деревья и непосредственной проверкой содержимого этих яиц было бы правильнее сначала, не привлекая внимание потенциальных разорителей, убедиться (посредством наблюдений с земли) в том, что самки уже не появляются на гнездах, то есть яйца “брошены”.

Шесть случаев полного уничтожения родителями признаков разорения хищниками и прецедент выбрасывания самкой из гнезда всех до последнего тел птенцов из выводка, погибшего из-за дождей в конце мая 2020 г. (см. предыдущий подраздел), вместе составляют 35% от тех случаев гибели всего потомства ( $n = 20$  гнезд), когда в гнезде, за которым наблюдала камера, в итоге не осталось ни явных повреждений, ни (скорлупы) яиц или останков, ни следов содержимого яиц или крови, которые можно было бы разглядеть при обычной проверке (если только наблюдателю не повезло бы случайно проводить эту проверку во время или сразу после гибели (последних) яиц или птенцов — в непродолжительное время до завершения уборки и/или ремонта гнезда родителями).

**Сооружение самкой дополнительной выстилки лотка для повторной откладки яиц поверх умершего последним птенца из предыдущего, погибшего выводка**

Прецедент был отслежен в третьей декаде мая 2017 г. Гнездо располагалось на высоте 5.1 м у ствола в месте отхождения двух крупных живых ветвей на липе на территории Государственного астрономического института им. П. К. Штернберга МГУ, рядом с Университетским проспектом (55°42'04.1"N, 37°32'39.4"E). Первая кладка в этом гнезде, по расчетам начатая 27–29 апреля, содержала, во всяком случае до утра 9 мая, пять яиц. Фотоловушка была установлена рано утром 15 мая в 1.45 м над гнездом, когда в нем остались одно яйцо и два птенца в возрасте примерно трех суток. В дальнейшем оба птенца выглядели ослабленными, вялыми, моторика у них была несколько нарушена. Они умерли в разное время “ненастоящей” смертью, по неизвестной причине. Один погиб в ночь с 15 на 16 мая под обогревавшей их самкой и исчез рано утром — судя по всему, был вынесен взрослой птицей. Яйцо исчезло вечером 18 мая или в ночь на 19 мая. Последний птенец 21 мая незадолго до полуночи был едва жив (возможно, вечером недостаточно обогревался самкой) и умер в ночь на 22 мая ~ в недельном возрасте.

Утром 22 мая между 4:13 и 5:45 самка минимум трижды садилась в гнездо (на время от <1 мин до, видимо, 21 мин) и обогревала погибшего птенца. Попыток выбросить его из гнезда камера не зафиксировала. В 5:46–5:47 самка положила поверх

погибшего птенца первые два пучка сухой травы. Самец при этом и позже несколько раз рассматривал содержимое лотка (дополнительный материал: видео 9). В 6:23 самка уселась в гнездо. Сидя в нем, иногда крутилась, привставала, топталась и что-то делала клювом на дне лотка. В 6:36, когда она покинула гнездо, недавно принесенная сухая трава была примята ко дну лотка, а поскольку ее было немного, под ней четко просматривалось притоптанное тело птенца. В 7:22 самец принес дождевых червей, которых, заглянув в лоток, проглотил сам. В 8:58 самка появилась на краю гнезда, осмотрела лоток, взяла с верхнего края гнезда сухую травинку и положила ее на дно лотка. В 10:23 самка ~ на 37 сек уселась в гнездо.

Утром 23 мая, между 5:15 и 5:45, тело птенца оказалось почти скрыто под выстилкой лотка, которая была то ли всклокочена (вероятно, в том числе и “старая” выстилка), то ли пополнена новой порцией сухой травы, хотя фотоловушка не зафиксировала ни этих действий, ни даже прилетов птиц на гнездо. В 15:17 самка уселась в гнездо и принялась, время от времени меняя положение, периодически уминать лоток телом: быстро работая ногами, ~ по 1.5–4 сек надавливать грудью на дно, а сгибами полурасставленных крыльев, зобом, горлом и подхвостьем одновременно на стены лотка — аналогично тому, как это делали самки в разоренных гнездах 2018–33–21 и 2019–1–1 (Дополнительный материал: Видео 9). Как и эти две самки, она тоже прихватывала клювом, теребила или пыталась запихивать в лоток торчащие из растрепанного верхнего края гнезда сухие травинки, как бы поправляя их, что выглядело скорее “ритуально”, не очень результативно. Когда в 15:31 самка покинула гнездо, погибший птенец на дне лотка стал снова виден практически полностью. Появившись на гнезде в следующий раз в 18:49, она продолжила трамбовать лоток вышеописанным способом и теребить гнездовой материал до 19:01, а затем с 20:09 до 20:11.

С раннего утра 24 мая эта деятельность возобновилась. В 3:36 и 4:35 самка снова принесла пучки сухой травы и уложила поверх птенца, неоднократно уминала выстилку, а также прихватывала и поправляла материал верхнего края гнезда. В итоге к 4:58 погибший птенец опять “стал невидимым” — оказался погребенным в толще свежей выстилки (дополнительный материал: видео 9). Между 5:04 и 5:27 на дно лотка поверх сухой травы были положены и притоптаны прошлогодние листья деревьев. Ворошение или/и пополнение сухой травой, трамбование выстилки было зафиксировано также в периоды 6:00–6:39 и 10:49–10:54. В 6:09 вместе с самкой возле гнезда наблюдался и самец.

Обустройство лотка продолжилось утром 25 мая с 4:04 до 7:53, особенно после 6:56. В 4:07

и, видимо, в 7:40–7:43 самка добавила на дно лотка прошлогодние листья деревьев, но в основном занималась трамбованием выстилки, в том числе часто принимая позу с полурасставленными крыльями, а также укладкой торчащих из верхнего края гнезда сухих травинок. Самец был зафиксирован на гнезде или возле него, всякий раз вместе с самкой, трижды: в 4:04, 4:40 и 7:34.

Первое яйцо повторной кладки было отложено 25 мая в период между 7:50 и (скорее всего, незадолго до) 8:55. В 8:08 самец затеял “ритуальную игру” (продолжительностью 18 сек) с сидящей в гнезде самкой, настойчиво предлагая ей взять у него из клюва в клюв живое небольшое членистоногое, которое в итоге проглотил сам после того, как получил от нее свой “подарок” назад (дополнительный материал: видео 9). Кладка содержала шесть яиц, последнее было отложено в период между вечером 29 мая (20:55) и концом ночи 30 мая (3:16), скорее всего, ближе к последнему. Три яйца оказались неоплодотворенными, из остальных с вечера 8 июня до конца ночи 9 июня вылупились три птенца, которые покинули гнездо рано утром и днем 21 июня.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее, обсуждая данные о сроках размножения рябинника в Москве в 2010–2015 гг., сравнивая их с литературными сведениями и оценивая влияние двух аномальных метеорологических явлений на успешность гнездования в 2015 г., мы предположили, что у этого дрозда после гибели в гнезде всего выводка родители в отдельных случаях способны выбросить всех до последнего погибших птенцов, после чего самка может еще какое-то время обогревать пустое гнездо (Морозов, Худяков, 2016). Основаниями для предположения послужили: (1) информация о двух подобных случаях у североамериканских мелких видов воробьиных (Kirkpatrick et al., 2009); (2) собственные наблюдения за поведением некоторых самок рябинника во время и после непогоды (продолжительных дождей на фоне похолодания) 15–17 мая 2015 г., из-за которой в гнездах у значительной части пар погибли все птенцы (Морозов, Худяков, 2016); (3) результаты исследования Дольника (1960), согласно которым у целого ряда видов воробьиных птиц, включая рябинника, среди трех компонентов так называемого гнездового комплекса (гнездо как таковое, яйца, птенцы) главным стимулятором насиживания и обогрева птенцов выступает собственно гнездо, а не его содержимое; (4) наши неоднократные наблюдения в 2013–2015 гг. на территории МГУ того, как во время кольцевания птенцов рябинника (в нормальную погоду) некоторые самки садились в свои временно опустевшие

гнезда и продолжали насиживание (Морозов, Худяков, 2016 и неопубл.).

Сведения, полученные в дальнейшем благодаря применению фотоловушек и представленные в настоящем сообщении, подтверждают это предположение. Действительно, зафиксированы отдельные случаи выбрасывания самками из гнезд всех и всех кроме одного тел птенцов из выводков, погибших из-за непогоды. Перед завершением этих действий самки довольно долго обогревали гнезда с телами птенцов – в одном случае с какого-то момента только с погибшими птенцами, в другом с погибшими и одним еще живым, хотя и очень ослабленным, вялым птенцом, который погиб уже после того, как все мертвые тела были вынесены, а гнездо с ним оставлено родителями. Эти сведения являются одним из очень немногих, вероятно, вторым (после Kirkpatrick et al., 2009), а для евразийского вида, видимо, первым публикуемым доказательством существования подобного поведения у воробьиных птиц.

Кроме того, отмечены случаи уничтожения следов, “сокрытия улики” нападения хищника взрослыми рябинниками сразу или вскоре (в течение 0.1–4.2 часа) после завершения разорения их гнезда: поедание на месте и вынос родителями перьев, утраченных ими в результате атак хищника, скорлупы и остатков содержимого уничтоженных им яиц, приведение в порядок всклокоченных при нападении выстилки лотка и материала верхнего края гнезда. Иногда устранение беспорядка в укладке гнездового материала достигалось в том числе или главным образом благодаря тому, что самка просто усаживалась в разоренное, опустевшее гнездо, крутилась в лотке, приминая выстилку. Как уже отмечалось, некоторые самки поступают так и во время кольцевания птенцов<sup>3</sup>. В связи с этим следует отметить, что самка рябинника, выбросившая тела всех до единого птенцов, погибших из-за непогоды в конце мая 2020 г., возможно, лишь потому не пыталась затем сесть в пустое гнездо, что на дне лотка стояла дождевая вода (см. предыдущий абзац, раздел “Результаты” и рис. 4к–4о).

Подобные “курьезы” в поведении родителей, по всей видимости, можно рассматривать как доведение ими до абсурда, “по инерции”, последовательности стереотипных действий по обогреванию потомства и поддержанию чистоты и порядка

<sup>3</sup> Необходимо подчеркнуть, что речь идет о непродолжительном, не более нескольких часов, обогревании взрослой птицей опустевшего гнезда вслед за исчезновением из него кладки или всех птенцов, а не о фиксируемых изредка случаях длительного, по несколько или много дней, насиживания пустых гнезд, которые отмечены у ряда видов. Последние случаи, очевидно, представляют собой иное явление, причины которого пока неясны (Davidson-Onsgard et al., 2024).

в гнезде. Пока трудно судить о том, насколько такие, казалось бы, “бессмысленные” (если судить с адапционистских позиций) действия части особей/пар, предпринимаемые после того, как все их потомство уже погибло, свойственны другим воробьиным птицам. Нельзя исключать, что это (или “обыденность” этих действий) — особенность рябинника, которая сопряжена с другими чертами биологии вида, среди которых следует отметить в первую очередь следующие три.

Во-первых, как уже подчеркивалось выше, главным стимулятором насиживания и обогривания птенцов у этого дрозда выступает собственно гнездо, а не его содержимое (Дольник, 1960).

Во-вторых, рябинник выделяется среди других некрупных видов воробьиных способностью эффективно противостоять, в светлое время суток, разорителям гнезд. Она проявляется не только в умении жестко атаковать хищников и препятствовать их приближению к гнезду, которое общеизвестно, но и в действиях родителей после нанесения разорителями частичного урона кладке или выводку. По сравнению со многими другими видами воробьиных (в том числе дроздов, например черным (*Turdus merula*) и певчим (*T. philomelos*) дроздами) у рябинника явно повышен “порог дезертирства” после нападения хищников на гнездо. Например, самки рябинника, даже в период откладки и на ранних этапах насиживания законченной кладки, зачастую не бросают гнезда с яйцами, сохранившимися после нападения серых ворон и других хищников, а продолжают насиживание. В подобных обстоятельствах случается, что при необходимости они удаляют из гнезда (поедают или выносят) остатки уничтоженных и поврежденных яиц перед тем, как сесть на уцелевшие, а если “частичный грабёж” произошёл до завершения откладки, то в ближайшие дни и докладывают яйца (Морозов, Худяков, неопубл. данные). Более того, на стадиях завершения насиживания кладки, вылупления и выкармливания птенцов самки рябинника, нередко даже в темное время суток, т.е. очень сильно рискуя собой, после некоторой “паузы” снова садятся в гнезда (в том числе и в уже пустые), подвергшиеся нападению ушастой совы (по записям фотоловушек — через 0.2–3.7 часа после отбытия совы с гнезда; девять случаев в шести гнездах), которая имеет обыкновение возвращаться и добирать всех птенцов (яйца чаще всего игнорирует), а также напоследок иногда наносить еще и “контрольный” визит на гнездо (Морозов, неопубл. данные).

В-третьих, некоторым из тех пар рябинника (кстати, как и черного дрозда), которые откладывают вторую кладку после вылета первого выводка, свойственно иногда использовать для этого (свои) старые “успешные” гнезда этого же года (Glutz von

Blotzheim, 1962, цит. по: Handbook ..., 1988). В Москве в некоторые годы прошлого десятилетия доля таких кладок в старые гнезда местами была близка к 10% от общего числа поздних кладок, начатых после 15 мая, или даже превышала эту величину (Морозов, Худяков, неопубл. данные). При этом самки, как правило, обновляли выстилку лотка, поскольку в успешных гнездах, тем более со значительным количеством птенцов, зачастую от старой выстилки оставалось немного. Однако даже с учетом этих особенностей прецедент сооружения свежей выстилки для повторной откладки яиц поверх тела птенца предыдущего, погибшего выводка все-таки необычен тем, что повторное размножение было предпринято в “неуспешном” (хотя и не по вине хищников) гнезде, а тело умершего последним недельного птенца к тому же не было удалено родителями из гнезда.

Охарактеризованные выше “курьезы” в родительском поведении представляют интерес не только в контексте изучения образа жизни конкретного вида. Они могут с высокой вероятностью становиться причиной ошибочных суждений полевых исследователей о нападении и “почерке” хищников при однократных осмотрах и даже при отслеживании судеб гнезд, если оно осуществляется традиционным способом (см. введение к статье). В этом плане подобные действия родителей “дополняют” и усугубляют последствия явлений иного рода (предполагается рассмотреть их в другой публикации), которые также нередко приводят к уничтожению или изменению “улик”. Имеются в виду зыбкие в “неуспешные” гнезда особей других видов и конспецифичных посторонних особей, например, растаскивающих чужой гнездовой материал. Однако “фальсификация” родителями следов гибели потомства приблизительно в четверти “неуспешных” гнезд, как у рябинника в Москве, — фактор, способный и сам по себе исказить оценку исследователями соотношения причин гнездовых потерь. Уничтожение взрослыми рябинниками всех имевшихся признаков гибели их кладок/выводков отмечено приблизительно в каждом третьем гнезде, из которого (до расчетных сроков вылета) бесследно исчезло все потомство. Поэтому в дальнейшем важно выяснить, насколько широк круг видов, которым свойственны подобные “курьезные” действия родителей на гнезде после гибели в нем всего потомства.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен В.В. Худякову, постоянному участнику полевых исследований в 2013–2016 гг., результаты которых послужили основой для последующей работы с применением фотоловушек. Две высокоскоростные камеры Spurpoint Solar оказались в моем распоряжении благодаря

Г.М. Тертицкому и И.Г. Покровскому. Х. Гроот Куркамп и А.Б. Поповкина посодействовали в поиске некоторых литературных сведений. Автор очень благодарен двум анонимным рецензентам за конструктивные замечания и советы.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в соответствии с госзаданием № 0109-2019-0006, а также было поддержано программами президиума РАН № I.1.17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” и I.2.41 “Биоразнообразии природных систем и биологические ресурсы России”.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Эксперименты с людьми или животными не проводились.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бережная Т.В., Голубев А.Д., Паршина Л.Н.*, 2017. Аномальные гидрометеорологические явления на территории Российской Федерации в мае 2017 г. // *Метеорология и гидрология*. № 8. С. 131–143.
- Бережная Т.В., Голубев А.Д., Паршина Л.Н.*, 2020. Аномальные гидрометеорологические явления на территории Российской Федерации в мае 2020 г. // *Метеорология и гидрология*. № 8. С. 129–137.
- Благосклонов К.Н.*, 1949. Охрана и привлечение птиц полезных в сельском хозяйстве. М.: Учпедгиз. 224 с.
- Дольник В.Р.*, 1960. О врожденных компонентах инстинктивной деятельности птиц в гнездовой период // *Вестник Ленинградского ун-та*. № 21. Серия биологии. Вып. 4. С. 101–112.
- Зеленская Л.А.*, 2019. Экология урбанизированной популяции тихоокеанской чайки (*Larus schistisagus*) в сравнении с естественными колониями. 1. Особенности размещения гнезд и продуктивность // *Зоологический журнал*. Т. 98. № 4. С. 420–436.
- Калякин М.В., Волцит О.В., Гроот Куркамп Х.* (ред.-сост.), 2014. Атлас птиц города Москвы. М.: Фитон XXI. 332 с.
- Карташев Н.Н.*, 1949. Птичьи базары Восточного Мурмана // *Охрана природы*. Сборник 7. М.: Всероссийское общество охраны природы. С. 115–122.
- Кривошеина Н.П., Морозов Н.С., Худяков В.В.*, 2017. К биологии паразита птиц *Neottiophilum praeustum* (Meigen 1826) (Diptera, Neottiophilidae) // *Зоологический журнал*. Т. 96. № 8. С. 937–942.
- Кривошеина Н.П., Морозов Н.С., Худяков В.В.*, 2018. Двукрылые насекомые (Diptera) в гнездах рябинника (*Turdus pilaris*) на территории Москвы // *Зоологический журнал*. Т. 97. № 4. С. 408–421.
- Локощенко М.А.*, 2018. Снежный покров // *Эколого-климатические характеристики атмосферы Москвы в 2017 г. по данным Метеорологической обсерватории МГУ имени М.В. Ломоносова* / Ред. М.А. Локощенко. М.: МАКС Пресс. С. 47–59.
- Мальчевский А.С.*, 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц европейской части СССР. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 281 с.
- Мельников Ю.И.*, 2012. Адаптация околородных и водоплавающих птиц к гнездованию в условиях динамичного гидрологического режима: достройка гнезд по мере подъема уровня воды // *Бюллетень Московского общества испытателей природы*. Отдел биологический. Т. 117. № 2. С. 3–15.
- Морозов Н.С.*, 2022. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 3. Хищники в российских городах – препятствие для синурбизации видов-жертв? // *Зоологический журнал*. Т. 101. № 1. С. 37–66.
- Морозов Н.С., Худяков В.В.*, 2016. Дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*) в Москве в 2015 г.: сроки гнездования и последствия двух аномальных метеорологических явлений // *Шиловцева О.А.* (ред.). Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2015 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ. М.: МАКС Пресс. С. 220–268.
- Морозов Н.С., Худяков В.В., Панфилова И.М.*, 2015. Рябинник (*Turdus pilaris*) в большом городе: особенности размножения и репродуктивные потери из-за хищников // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии (Алматы, 18–24 августа 2015 г.). I. Тезисы. Алматы: Мензбировское орнитологическое общество. С. 342–343.
- Нумеров А.Д.*, 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж. 517 с.
- Паршина Л.Н.*, 2020. Погода на территории Российской Федерации в мае 2020 г. // *Метеорология и гидрология*. № 8. С. 123–129.
- Сатина Н.В.*, 2017. Погода на территории Российской Федерации в мае 2017 г. // *Метеорология и гидрология*. № 8. С. 126–131.
- Строков В.В.*, 1968. Выбрасывание птенцов из гнезд взрослыми птицами // *Зоологический журнал*. Т. 47. № 6. С. 951–952.
- Шутова Е.В.*, 1997. Влияние паразитирования каллифорид Calliphoridae (Diptera) на выживание

- птенцов воробьиных птиц // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск 22. С. 8–12.
- Ackerman J. T., Eadie J. Mc A., Yarris G. S., Loughman D. L., McLandress M. R., 2003. Cues for investment: nest desertion in response to partial clutch depredation in dabbling ducks // *Animal Behaviour*. V. 66. № 5. P. 871–883.
- Arcese P., Smith J. N. M., Hatch M. I., 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography // *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. V. 93. № 10. P. 4608–4611.
- Arheimer O., Svensson S., 2008. Breeding performance of the Fieldfare *Turdus pilaris* in the subalpine birch zone in southern Lapland: a 20 year study // *Ornis Svecica*. V. 18. № 1. P. 17–44.
- Arnold T. W., 1992. The adaptive significance of eggshell removal by nesting birds: testing the egg-capping hypothesis // *Condor*. V. 94. № 2. P. 547–548.
- Berger A. J., 1953. Reaction of female Horned Larks to banded young // *Bird Banding*. V. 24. № 1. P. 19–20.
- Blair R. H., Tucker B. W., 1941. Nest sanitation // *British Birds*. V. 34. P. 206–215, 226–235, 250–255.
- Boal C. W., Mannan R. W., 1999. Comparative breeding ecology of Cooper's Hawks in urban and exurban areas of southeastern Arizona // *Journal of Wildlife Management*. V. 63. № 1. P. 77–84.
- Boersma P. D., Rebstock G. A., 2014. Climate change increases reproductive failure in Magellanic Penguins // *PLoS ONE* 9 (1): e85602.
- Bordjan D., Tome D., 2014. Rain may have more influence than temperature on nest abandonment in the Great Tit *Parus major* // *Ardea*. V. 102. № 1. P. 79–86.
- Conrey R. Y., Skagen S. K., Yackel Adams A. A., Panjabi A. O., 2016. Extremes of heat, drought and precipitation depress reproductive performance in shortgrass prairie passerines // *Ibis*. V. 158. № 3. P. 614–629.
- Crick H. Q. P., Baillie S. R., Leech D. I., 2003. The UK Nest Record Scheme: its value for science and conservation // *Bird Study*. V. 50. № 3. P. 254–270.
- Davidson-Onsgard A., Jones T. M., Savides K., Kaiser S. A., 2024. Description of a Black-throated Blue Warbler (*Setophaga caerulescens*) incubating an empty nest and review of this breeding anomaly in birds // *Wilson Journal of Ornithology*. V. 136. № 3. P. 393–404.
- Dinsmore S. J., Dinsmore J. J., 2007. Modeling avian nest survival in program MARK // S. L. Jones, G. R. Geupel (eds). *Beyond Mayfield: measurements of nest-survival data / Studies in Avian Biology*. № 34. Camarillo, California: Cooper Ornithological Society. P. 73–83.
- Emlen S. T., Wrege P. H., 1991. Breeding biology of White-fronted Bee-eaters at Nakuru: The influence of helpers on breeder fitness // *Journal of Animal Ecology*. V. 60. № 1. P. 309–326.
- Etterson M. A., Nagy L. R., Robinson T. R., 2007. Partitioning risk among different causes of nest failure // *Auk*. V. 124. № 2. P. 432–443.
- Fisher R. J., Wellicome T. I., Bayne E. M., Poulin R. G., Todd L. D. et al., 2015. Extreme precipitation reduces reproductive output of an endangered raptor // *Journal of Applied Ecology*. V. 52. № 6. P. 1500–1508.
- Gimpel M. E., Carr J. M., 2017. First known case of a passerine presumably returning a dead chick to the nest // *Maryland Birdlife*. V. 66. № 2. P. 29–35.
- Glutz von Blotzheim U. N., 1962. *Die Brutvögel der Schweiz. Eine Zusammenfassung unserer heutigen Kenntnisse über Verbreitung, Bestandesdichte, Ernährung und Fortpflanzung der seit 1900 in der Schweiz als Brutvögel nachgewiesenen Arten*. Herausgegeben von der Schweizerischen Vogelwarte Sempach. Aarau: Verlag Aargauer Tagblatt. 648 s.
- Götmark F., 1992. The effects of investigator disturbance on nesting birds // D. M. Power (ed.). *Current Ornithology*. V. 9. New York: Plenum Press. P. 63–104.
- Guigueno M. F., Sealy S. G., 2012. Nest sanitation in passerine birds: implications for egg rejection in hosts of brood parasites // *Journal of Ornithology*. V. 153. № 1. P. 35–52.
- Guigueno M. F., Sealy S. G., 2017. Implications of nest sanitation in the evolution of egg rejection // M. Soler (ed.). *Avian Brood Parasitism: Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*. Cham: Springer. P. 385–399.
- Guppy M., Guppy S., Marchant R., Priddel D., Carlile N. et al., 2017. Nest predation of woodland birds in south-east Australia: importance of unexpected predators // *Emu*. V. 117. № 1. P. 92–96.
- Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. V. 5. Tyrant Flycatchers to Thrushes, 1988 / S. Cramp (ed.). Oxford: Oxford Univ. press. 1063 p.
- Homann P. H., 1963. Reaction of Wood Warbler to young // *Bird Banding*. V. 34. № 1. P. 95.
- Hoover J. P., Robinson S. K., 2007. Retaliatory mafia behavior by a parasitic cowbird favors host acceptance of parasitic eggs // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. V. 104. № 11. P. 4479–4483.
- Ibáñez-Álamo J. D., Sanllorente O., Soler M., 2012. The impact of researcher disturbance on nest predation rates: a meta-analysis // *Ibis*. V. 154. № 1. P. 5–14.
- Inch T., Nicoll M. A. C., Feare C. J., Horswill C., 2024. Population viability analysis predicts long-term impacts of commercial Sooty Tern egg harvesting to a large breeding colony on a small oceanic island // *Ibis*. Published Online: 2024-05-08. doi: 10.1111/ibi.13326
- Jacobson M. D., Tsakiris E. T., Long A. M., Jensen W. E., 2011. No evidence for observer effects on Lark Sparrow nest survival // *Journal of Field Ornithology*. V. 82. № 2. P. 184–192.

- Johnsgard P.A., Kear J.*, 1968. A review of parental carrying of young by waterfowl // O.S. Pettingill, D.A. Lancaster (eds). *The Living Bird: Seventh Annual of the Cornell Laboratory of Ornithology*. P. 89–102.
- Kirkpatrick C., Conway C.J., Ali M.H.*, 2009. Sanitation of entire broods of dead nestlings may bias cause-specific nest failure rates // *Ibis*. V. 151. № 1. P. 207–211.
- Klett A.T., Shaffer T.L., Johnson D.H.*, 1988. Duck nest success in the prairie pothole region // *Journal of Wildlife Management*. V. 52. № 3. P. 431–440.
- Larivière S.*, 1999. Reasons why predators cannot be inferred from nest remains // *Condor*. V. 101. № 3. P. 718–721.
- Li Q., Bi J., Wu J., Yang C.*, 2021. Impact of nest sanitation behavior on hosts' egg rejection: an empirical study and meta-analyses // *Current Zoology*. V. 67. № 6. P. 683–690.
- Lobato E., Moreno J., Merino S., Sanz J.J., Arriero E. et al.*, 2006. Maternal clutch reduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: an undescribed clutch size adjustment mechanism // *Journal of Avian Biology*. V. 37. № 6. P. 637–641.
- Luro A.B., Hauber M.E.*, 2017. A test of the nest sanitation hypothesis for the evolution of foreign egg rejection in an avian brood parasite rejecter host species // *The Science of Nature*. V. 104. Article number 14. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1446-8>
- Major R.E.*, 1990. The effect of human observers on the intensity of nest predation // *Ibis*. V. 132. № 4. P. 608–612.
- Major R.E.*, 1991. Identification of nest predators by photography, dummy eggs, and adhesive tape // *Auk*. V. 108. № 1. P. 190–195.
- Manolis J.C., Andersen D.E., Cuthbert F.J.*, 2000. Uncertain nest fates in songbird studies and variation in Mayfield estimation // *Auk*. V. 117. № 3. P. 615–626.
- Marini M.A., Melo C.*, 1998. Predators of quail eggs and the evidence of the remains: implications for nest predation studies // *Condor*. V. 100. № 2. P. 395–399.
- Martin T.E.*, 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? // J.M. Hagan III, D.W. Johnston (eds). *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Land Birds*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. P. 455–473.
- Martin T.E., Geupel G.R.*, 1993. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring success // *Journal of Field Ornithology*. V. 64. № 4. P. 507–519.
- Marzluff J.M., Withey J.C., Whittaker K.A., Oleyar M.D., Unfried T.M. et al.*, 2007. Consequences of habitat utilization by nest predators and breeding songbirds across multiple scales in an urbanizing landscape // *Condor*. V. 109. № 3. P. 516–534.
- Mayer-Gross H., Crick H.Q.P., Greenwood J.J.D.*, 1997. The effect of observers visiting the nests of passerines: an experimental study // *Bird Study*. V. 44. № 1. P. 53–65.
- Mayfield H.*, 1961. Nesting success calculated from exposure // *Wilson Bulletin*. V. 73. № 3. P. 255–261.
- Mayfield H.F.*, 1975. Suggestions for calculating nest success // *Wilson Bulletin*. V. 87. № 4. P. 456–466.
- Montevocchi W.A.*, 1974. Eggshell removal and nest sanitation in Ring Dove // *Wilson Bulletin*. V. 86. № 2. P. 136–143.
- Montevocchi W.A.*, 1976. Eggshell removal by Laughing Gulls // *Bird-Banding*. V. 47. № 2. P. 129–135.
- Montgomerie R.D., Weatherhead P.J.*, 1988. Risks and rewards of nest defence by parent birds // *Quarterly Review of Biology*. V. 63. № 2. P. 167–187.
- Moreno J.*, 2012. Parental infanticide in birds through early eviction from the nest: rare or under-reported? // *Journal of Avian Biology*. V. 43. № 1. P. 43–49.
- Newton I.*, 2004. Population limitation in migrants // *Ibis*. V. 146. № 2. P. 197–226.
- Nice M.M.*, 1957. Nesting success in altricial birds // *Auk*. V. 74. № 3. P. 305–321.
- Nichols J.D., Percival H.F., Coon R.A., Conroy M.J., Hensler G.L., Hines J.E.*, 1984. Observer visitation frequency and success of Mourning Dove nests: a field experiment // *Auk*. V. 101. № 2. P. 398–402.
- Nilsson S.G.*, 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition // *Ornis Scandinavica*. V. 15. № 3. P. 167–175.
- Paclik M., Misik J., Weidinger K.*, 2009. Nest predation and nest defence in European and North American woodpeckers: a review // *Annales Zoologici Fennici*. V. 46. № 5. P. 361–379.
- Pavel V., Chutný B., Petrusková T., Petrušek A.*, 2008. Blow fly *Trypocalliphora braueri* parasitism on Meadow Pipit and Bluethroat nestlings in Central Europe // *Journal of Ornithology*. V. 149. P. 193–197.
- Pieron M.R., Rohwer F.C.*, 2010. Effects of large-scale predator reduction on nest success of upland nesting ducks // *Journal of Wildlife Management*. V. 74. № 1. P. 124–132.
- Ralph C.J., Geupel G.R., Pyle P., Martin T.E., DeSante D.F.*, 1993. *Handbook of Field Methods for Monitoring Landbirds*. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-144. 41 p.
- Ricklefs R.E.*, 1969. An analysis of nesting mortality in birds // *Smithsonian Contributions to Zoology*. № 9. P. 1–48.
- Robinson G.L., Conway C.J., Kirkpatrick C., LaRochette D.D.*, 2010. Response to nestling throat ligatures by three songbirds // *Wilson Journal of Ornithology*. V. 122. № 4. P. 806–809.
- Rothstein S.I.*, 1975. An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism // *Condor*. V. 77. № 3. P. 250–271.

- Shaffer T.L.*, 2004. A unified approach to analyzing nest success // *Auk*. V. 121. № 2. P. 526–540.
- Shitikov D., Samsonov S., Makarova T.*, 2019. Cold weather events provoke egg ejection behaviour in open-nesting passerines // *Ibis*. V. 161. № 2. P. 441–446.
- Skutch A.F.*, 1976. *Parent Birds and Their Young*. Austin: University of Texas Press. 503 p.
- Sordahl T.A.*, 1994. Eggshell removal behavior of American Avocets and Black-necked Stilts // *Journal of Field Ornithology*. V. 65. № 4. P. 461–465.
- Spear L.B., Anderson D.W.*, 1989. Nest-site selection by Yellow-footed Gulls // *Condor*. V. 91. № 1. P. 91–99.
- Stanley T.R.*, 2004. Estimating stage-specific daily survival probabilities of nests when nest age is unknown // *Auk*. V. 121. № 1. P. 134–147.
- Stewart R.M.*, 1972. Nestling mortality in swallows due to inclement weather // *California Birds*. V. 3. № 3. P. 69–70.
- Székely T., Webb J.N., Houston A.I., McNamara J.M.*, 1996. An evolutionary approach to offspring desertion in birds // V. Nolan Jr., E.D. Ketterson (eds). *Current Ornithology*, Volume 13. New York and London: Plenum Press. P. 271–330.
- Šulc M., Hughes A.E., Mari L., Troscianko J., Tomášek O. et al.*, 2022. Nest sanitation as an effective defence against brood parasitism // *Animal Cognition*. V. 25. № 4. P. 991–1002.
- Tella J.L., Hiraldo F., Donazar-Sancho J.A., Negro J.J.*, 1996. Costs and benefits of urban nesting in the Lesser Kestrel // D.M. Bird, D.E. Varland, J.J. Negro (eds). *Raptors in Human Landscapes: Adaptions to Built and Cultivated Environments*. London: Academic Press. P. 53–60.
- Tiainen J., Väisänen R.A.*, 1991. Nest record scheme // *Monitoring bird populations: a manual of methods applied in Finland*. Helsinki: Zoological Museum, Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki. P. 75–86.
- Tinbergen N., Broekhuysen G.J., Feekes F., Houghton J.C.W., Kruuk H., Szulc E.*, 1962. Egg shell removal by the Black-headed Gull, *Larus ridibundus* L.; a behaviour component of camouflage // *Behaviour*. V. 19. № 1/2. P. 74–117.
- Thompson F.R. III*, 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America // *Ibis*. V. 149. Suppl. 2. P. 98–109.
- Vuorisalo T., Andersson H., Hugg T., Lahtinen R., Laaksonen H. et al.*, 2003. Urban development from an avian perspective: causes of hooded crow (*Corvus corone corone*) urbanization in two Finnish cities // *Landscape and Urban Planning*. V. 62. № 2. P. 69–87.
- Weidinger K.*, 2008. Nest monitoring does not increase nest predation in open-nesting songbirds: inference from continuous nest-survival data // *Auk*. V. 125. № 4. P. 859–868.
- Wesołowski T., Tomiałojć L.*, 2005. Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? // *Journal of Avian Biology*. V. 36. № 5. P. 361–367.
- Westmoreland D., Best L.B.*, 1985. The effect of disturbance on Mourning Dove nesting success // *Auk*. V. 102. № 4. P. 774–780.
- Whittingham M.J., Bradbury R.B., Wilson J.D., Morris A.J., Perkins A.J. et al.*, 2001. Chaffinch *Fringilla coelebs* foraging patterns, nestling survival and territory distribution on lowland farmland // *Bird Study*. V. 48. № 3. P. 257–270.
- Wiggins D.A., Pärt T., Gustafsson L.*, 1994. Correlates of clutch desertion by female Collared Flycatchers *Ficedula albicollis* // *Journal of Avian Biology*. V. 25. № 2. P. 93–97.
- Wiklund C.G.*, 1982. Fieldfare (*Turdus pilaris*) breeding success in relation to colony size, nest position and association with Merlins (*Falco columbarius*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 11. № 3. P. 165–172.
- Wiklund C.G., Andersson M.*, 1994. Natural selection of colony size in a passerine bird // *Journal of Animal Ecology*. V. 63. № 4. P. 765–774.
- Yang C., Wang L., Liang W., Möller A.P.*, 2015. Nest sanitation behavior in hirundines as a pre-adaptation to egg rejection to counter brood parasitism // *Animal Cognition*. V. 18. № 1. P. 355–360.
- Zajac T.*, 1995. Selection on laying date in the Blue Tit *Parus caeruleus* and the Great Tit *Parus major* caused by weather conditions // *Acta Ornithologica*. V. 30. № 2. P. 145–151.

**“STRANGE BEHAVIOURS” OF PARENTS AT THE NEST  
IN AN AVIAN PREY SPECIES AS A POTENTIAL SOURCE  
OF BIAS WHEN STUDYING NEST PREDATION  
AND SIGNS LEFT BY DIFFERENT PREDATORS**

**N. S. Morozov\***

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

*\*e-mail: morozovn33@gmail.com*

In most passerines, parent birds clean their nests. Egg shells, fecal sacs, and dead nestlings, as well as foreign objects, for example, leaf and twig debris, as they appear, are usually removed from nests in one or another way. If, for one reason or another (nest predation, inclement weather, starvation etc.), all offspring die, parents abandon the nest with egg or/and nestling remains. Finding one or another nest empty and intact before the earliest possible fledging date, observers who monitor nests usually attribute the failure to predation. Automated cameras placed at 148 Fieldfare (*Turdus pilaris*) nests in 2016–2020 to study nest predation in Moscow City, Russia documented two cases of sanitation (by females) of entire and almost entire (all but one dead nestling) broods of dead nestlings that had died due to inclement weather. This information is one of the very few, probably the second, and for Eurasian species probably the first published evidence of such a behaviour in passerines. In addition, eight cases of removal by parents of the traces of predation were recorded immediately or soon after (within 0.1–4.2 hours) complete depredation of nest contents: eating at the nest or the removal by parents of egg shells, remains of egg contents, as well as feathers lost by parents as a result of predator attacks, an active or passive elimination of disturbances in the lining of the nest cup. Complete or partial “concealment of evidence” by parents occurred in about every four depredated nests, including those in which predators did not leave any “evidence”. The removal by parents of all evidence of clutch/brood failure that had happened for any reason, not only due to predation, was recorded in approximately every third nest from which all offspring disappeared without a trace before the earliest possible fledging date. These behaviours of parents could possibly be considered as bringing them to the point of absurdity, “by inertia”, a sequence of stereotypic actions to maintain cleanliness, as well as the lining of the nest. An observation was also made of a female adding fresh lining to the nest cup on top of a dead, ca. 7-day old nestling from the failed previous brood and then laying a replacement clutch. All these cases are interesting not only because they provide new information on parental behaviour in the Fieldfare. These “strange behaviours” are also a potential source of bias when studying nest predation and signs left by different predatory species with traditional methods for monitoring the nests, with neither video monitoring nor automatic photography. Furthermore, it must not be excluded that, under some circumstances, even estimates of the relative frequency of different causes of nest failure can be biased due to these behavioural curiosities. That is why it is important to know how many and how frequently do bird species show similar behaviours.

*Keywords:* Fieldfare, *Turdus pilaris*, nesting success, nest predation, parental behaviour, nest sanitation, dead nestlings, sanitation of broods, signs of failure, traces of predation, removal of traces, trail cameras

УДК 569.742.7+599.742.7+57.086.3

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ МИКРОАНАТОМИЯ ОСТЕВЫХ ВОЛОС ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВОГО ВОЛКА (*CANIS LUPUS SSP.*) ИЗ ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЯКУТИИ, ПО ДАННЫМ СЭМ

© 2024 г. О. Ф. Чернова<sup>а,\*</sup>, А. И. Климовский<sup>б,\*\*</sup>, А. В. Протопопов<sup>б, с,\*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН,  
Москва, 119071 Россия

<sup>б</sup> Академия наук Республики Саха (Якутия), Якутск, 677000 Россия

<sup>с</sup> Северо-Восточный федеральный университет имени М. К. Аммосова,  
Якутск, 677000 Россия

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

\*\* e-mail: aisen87@mail.ru

\*\*\* e-mail: a.protopopov@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2024 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 15.07.2024 г.

С помощью данных сканирующей электронной микроскопии проведен сравнительно-морфологический анализ микроструктуры остевых волос мумии взрослого самца древнего волка (*Canis lupus ssp.*) возрастом  $45504 \pm 150$  BP, найденной в позднечетвертичных отложениях в Якутии. Остевые волосы, отобранные по максимальной толщине (ости I), значительно различаются на разных участках кожного покрова волка по профилю и морфометрии, а сердцевина вибрисс имеет специфическое строение. Показано, что микроструктура ячеистой сердцевины волос древнего волка сходна с таковой у рецентных представителей Canidae, таких как шакал (*C. aureus*), гривистый (*Chrysocyon brachyurus*) и красный (*Cuon alpinus*) волки, некоторые породы домашней собаки (*Canis familiaris*) (акита-ину, бассет, далматин, ирландский терьер, миттельшнауцер, русская псовая борзая, хортая борзая) и африканская лисица (*Vulpes pallida*). У этих видов неупорядоченная (ажурная или губчатая) сердцевина самой толстой части стержня волоса отличается от упорядоченной (ячеистой, с правильно расположенными крупными полостями) сердцевины обыкновенной (*V. vulpes*), тибетской (*V. ferrilata*) и серой (*Urocyon cinereoargenteus*) лисиц, песца (*Alopex lagopus*), корсака (*V. corsac*), американского корсака (*V. velox*). Для дифференциации остевых волос волков от волос лисиц необходимо сравнивать именно их медиальную часть, так как в основании волос ячеистая сердцевина найдена и у некоторых пород собак (акита-ину, неаполитанский мастиф, миттельшнауцер, хортая борзая) и корсака. Орнамент кутикулы сильно варьирует по стержню остевого волоса, что характерно для волков и лисиц. Он особенно специфичен на участке стержня перед его утолщенной частью, так как состоит из вытянутых вдоль волоса ланцетовидных или копьевидных чешуек. Орнамент кутикулы, образованный ланцетовидными или копьевидными чешуйками, вполне сходен у древнего и рецентных волков, песца и африканской лисицы, а также некоторых пород домашней собаки (акита-ину, бассет). Но кутикула волос многих других видов отличается от таковой у волос волков. Таким образом, присутствие на волосах ланцетовидной или копьевидной кутикулы имеет ограниченную диагностическую ценность для различения видов. Согласно нашим данным, волосы древнего волка по своей микроструктуре (толщина стержня, степень развития сердцевины и ее микроанатомия, орнамент кутикулы и его вариабельность по стержню остевого волоса) практически не отличаются от волос рецентных волков. Таким образом, подтверждается представление о том, что волк как вид был уже полностью сформирован в плейстоцене. Микроструктура волос различается у волков и лисиц. Волосы волка сходны с волосами шакала и домашней собаки, что обусловлено филогенетической близостью этих видов.

**Ключевые слова:** Canidae, вымерший волк, архитектура волос, кутикула, сердцевина, межвидовые различия

**DOI:** 10.31857/S0044513424090078, **EDN:** trkrml

Позднеплейстоценовый волк (*Canis lupus* ssp.) был повсеместно распространен в Евразии и Северной Америке. По краниальным признакам он мало отличается от таковых у волков из западносибирских и европейских местонахождений (Лазарев, 2005). Таксономия этого подвида волка окончательно не утверждена и остается дискуссионной, он рассматривается как вымершая экоморфа серого волка или берингийского волка (*C. lupus*). Он существовал в период с позднего плейстоцена (129 тыс. лет назад) до раннего голоцена (11 тыс. лет назад). По данным Боескорова и Барышникова (2013), древний волк, обитавший в Якутии, не достигал максимальных размеров для вида, характерных для подвида серого волка – лесного евразийского волка (*C. l. lupus* Linnaeus 1758), и, в целом, соответствовал средним параметрам рецентного тундрового волка (*C. l. albus* Kerr 1798) Евразии. Но он обладал более коротким и широким небом с крупными Р4 (относительно общего размера черепа), что позволяло ему охотиться или (скорее всего) обгладывать остатки зверей позднеплейстоценовой мегафауны (Боескоров, Барышников, 2013).

Позднеплейстоценовые ископаемые остатки волков разной сохранности находят довольно часто по всей территории северо-востока Якутии (Климовский, Колесов, 2022). Это связано в первую очередь с активными действиями искателей бивня мамонта, которые проводят поисковые работы в бассейнах рек Яна, Индигирка, и Колыма. Некоторые остатки волков уникальны. Например, в 2018 г. в бассейне р. Индигирка (в Абыйском р-не) (68°35'15.4509" с.ш., 147°05'29.5704" в.д.) была найдена голова волка с частью шеи с мягкими тканями (Plotnikov et al., 2023). Эту находку изучает международная группа ученых во главе с профессором палеонтологии и медицины Наоки Сузуки, из Jikei University School of Medicine (Токио, Япония). В 2022 г. в местности “Дэгдэ” на правом берегу р. Бадяриха (Абыйский р-н, 68°12'1697" с.ш., 146°64'3257" в.д.) соавтором данной статьи А.И. Климовским была найдена голова древнего волка с мягкими тканями и задней частью тела.

Микроструктура кожного покрова рецентного волка, в том числе и волос, хорошо изучена и наиболее полно представлена в монографической публикации (Волк, 1985, глава IV). Известно изменение густоты шерсти в зависимости от региона обитания зверя (Огнев, 1947; Черевитинов, 1951; Замахаева, 1979), описан окрас шерсти (Волк, 1985). Проиллюстрирована микроструктура остевых волос волка на уровне световой микроскопии ([www.alaskafurid.wordpress.com](http://www.alaskafurid.wordpress.com); Kennedy, 1982; Keller, 1981, 1984; Chakraborty, De, 2010; Tóth, 2017; Agrasik, 2021) и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) (Головин, 2001; Волк, 1985,

глава IV; Чернова, Целикова, 2004, с. 298; Чернова и др., 2011, рис. 36–38). Определены полиморфность (“дифференцировка” по: Черевитинов, 1951, с. 6) – подразделение шерсти на разные ярусы, категории и размерные порядки волос, а также индивидуальные особенности волос на обширном сравнительном материале (12 разновозрастных особей обоего пола), с применением СЭМ (Волк, 1985, с. 107–118). Волосяной покров представлен направляющими, остевыми (до пяти размерных порядков) и пуховыми (до трех размерных порядков). Метрические характеристики волос индивидуальны для каждой особи (Волк, 1985, табл. 19). Обычно толщина направляющих волос у взрослых волков не превышает 138 мкм (Волк, 1985, табл. 19), 200 мкм, иногда 228 мкм ([www.alaskafurid.wordpress.com](http://www.alaskafurid.wordpress.com)), а у остей она достигает 110–115 мкм (Волк, 1985, табл. 19). Индекс сердцевины (отношение толщины сердцевины к толщине волоса, %) равен у остей 45–74%, у пуха – 40% ([www.alaskafurid.wordpress.com](http://www.alaskafurid.wordpress.com)), но значительно варьирует у волос разных категорий, из разных участков тела и у разных особей (Волк, 1985, табл. 19). В прикорневой части волоса и в кончике его стержня сердцевина не развита. Микроструктура ячеистой (губчатой) сердцевины волос не видоспецифична, так как она сходна с таковой у шакала (*C. aureus* Linnaeus 1758) (Волк, 1985, с. 124). Тем не менее применение методов статистического анализа позволило различать волосы волка, лисицы (*Vulpes vulpes* Linnaeus 1758) и шакала, особенно по окрасу и микроструктуре волос, орнаменту (“pattern”, англ.) кутикулы и степени развития сердцевины (Agrasik, 2021). Орнамент кутикулы значительно изменяется по стержню волоса, что обычно для всех представителей семейства Canidae (Волк, 1985, с. 124).

Таким образом, для волка характерна яркая полиморфность волосяного покрова и индивидуальные особенности микроструктуры волос разных категорий и размерных порядков, а видовая специфичность основных параметров микроструктур волос слабо выражена, судя по сходству этих микроструктур с таковыми у других представителей подсемейства Caninae.

Цель нашего исследования состоит в сравнительном морфологическом анализе микроструктуры (на уровне СЭМ) остевых волос плейстоценового волка, голоценового волка и рецентных представителей родов подсемейства Caninae для выявления адаптаций волосяного покрова древнего волка к суровым условиям обитания в Арктике в плейстоцене.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужили фрагменты шерсти мумии взрослого самца плейстоценового волка (колл. № АБ-23-1). В 2021 г. мумия была найдена местным жителем на территории северо-восточной части Республики Саха (Якутия) в Абыйской низменности, в среднем течении р. Индигирка, в бассейне р. Тирахтэх, на левом берегу р. “Муостах” (68.594678 с.ш., 147.202291 в.д.) в ходе поисков бивней мамонта, методом размыва струей воды на позднечетвертичном местонахождении в “костеносных” слоях едомного горизонта, в 1.5 км ниже по течению от ранее найденного позднелайстоценового волка ( $28150 \pm 150$  ВР) (Beta-507802) (Плотников и др., 2022). Мумия была передана Академии наук Республики Саха (Якутия) для дальнейшего изучения (рис. 1А–1D).

Радиоуглеродный анализ проведен сотрудниками Центра коллективного пользования научным оборудованием “Ускорительная масс-спектрометрия” (УМЦ) Новосибирского государственного университета, Новосибирского научного центра

(НГУ-ННЦ (ЦКПУМС) и УМЦ НГУ-ННЦ (AMS Golden Valley). Химическая подготовка образцов осуществлялась в лаборатории изотопных исследований Центра коллективного пользования оборудованием “Геохронология кайнозоя” Института археологии и этнографии Сибирского отделения Российской Академии наук (ИАЭТ СО РАН). Возраст этой находки GV-04963 составляет  $45\,504 \pm 150$  ВР.

Для изучения волос в СЭМ мы использовали общепринятую методику (Соколов и др., 1988). Самую крупную вибрису и наиболее толстые остевые волосы (размерная категория – ость I) из разных участков тела волка (морда, ухо, спина, крестец, бок, грудь, брюхо, бедро, голень, хвост) очищали в шампуне, промывали в дистиллированной воде, проводили через спирты возрастающей концентрации (от 30 до 100%) и ацетон, высушивали в критической точке на установке Hitachi Critical Point Dryer HCP-1 (Япония). Далее образцы напыляли золотом в вакууме на установке S150A Sputter Coater (Edwards, Великобритания). Препараты

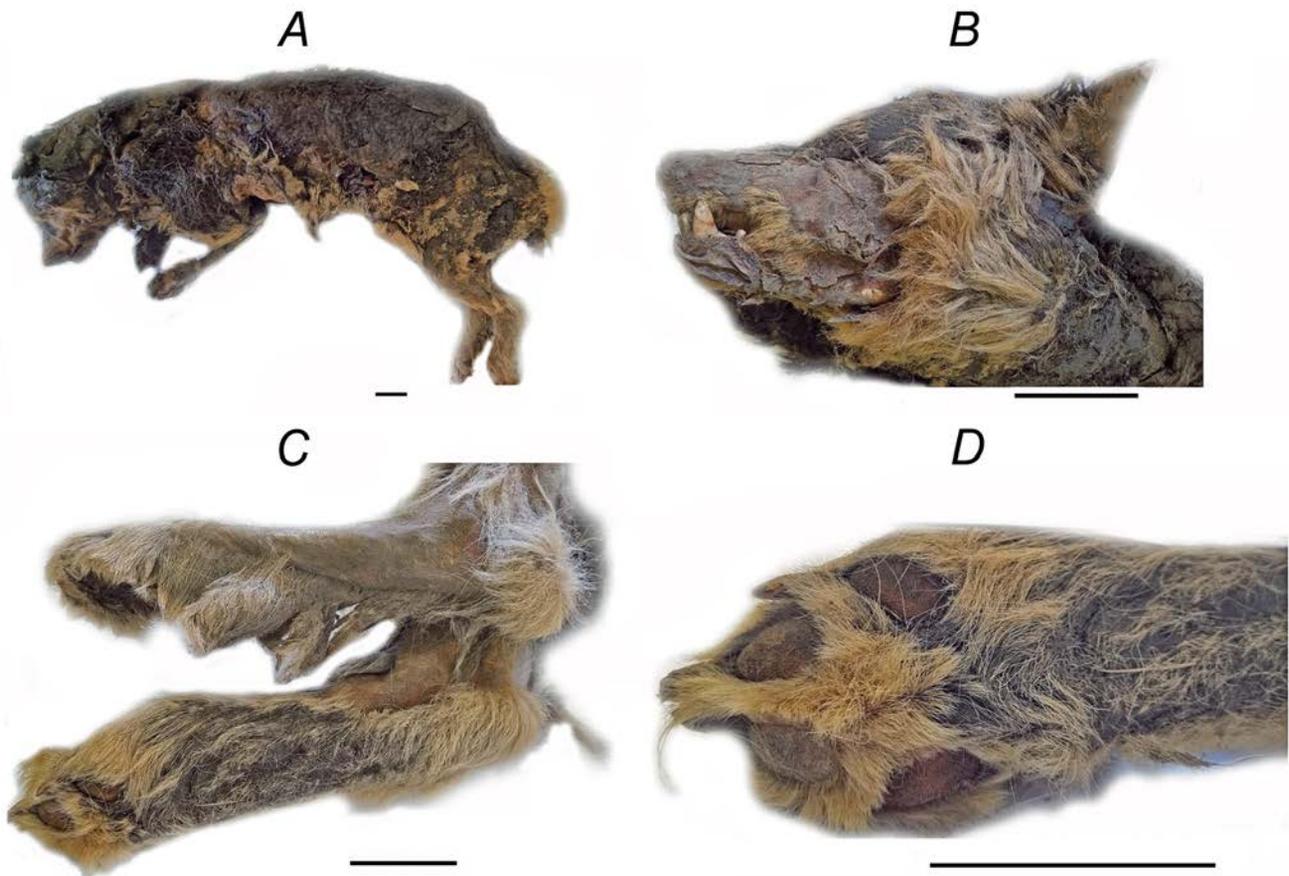
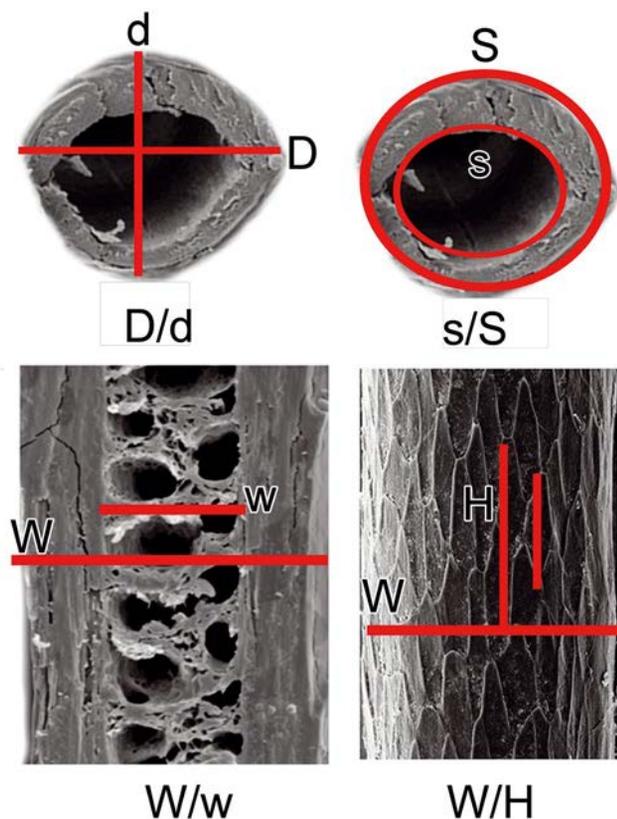


Рис. 1. Внешний вид взрослого самца плейстоценового волка (*Canis lupus ssp.*): А – найденная мумия, В – голова, С – стопы, D – кисть. Масштаб 5 см. Фото А.И. Климовского.



**Рис. 2.** Промеры микроструктур остевых волос взрослого самца плейстоценового волка (*Canis lupus* ssp.):  $D/d$  – отношение большего диаметра волоса к его меньшему диаметру на поперечном сечении,  $s/S \times 100\%$  – Индекс сердцевины 1 – отношение (%) площади сердцевинного тяжа к площади поперечного сечения волоса,  $W/w$  – Индекс сердцевины 2 – отношение толщины волоса к толщине сердцевины на продольном сечении,  $W/H$  – Индекс кутикулы – отношение толщины волоса к высоте кутикулярных чешуек на тотальном препарате. Данные СЭМ.

изучали в растровом электронном микроскопе Vega TS5130MM (Tescan, Чехия), получая электронные изображения орнамента кутикулы на тотальных препаратах и микроструктуры волос на поперечных и продольных сечениях основания и расширенной срединной части (гранна, “shield”, англ.) стержня. Электронные изображения редактировали в программе “Adobe Photoshop Element 11” (США), но изменения касались лишь их компоновки, яркости и контраста. Полученные данные анализировали в программе “ImageJ” (Abramoff et al., 2004); морфометрические данные статистически обрабатывали и представляли в графической форме с помощью программы “STATISTICA 10” (США).

Для морфологического описания волос применяли общепринятую терминологию (Церевитинов, 1951; Соколов, 1973; Соколов и др., 1988, рис. 83;

Чернова, Целикова, 2004). Отмечена полиморфность (“дифференцировка”) волосяного покрова (категории и размерные порядки волос). Термин “архитектура волос” обозначает трехмерную структуру наружных и внутренних элементов волоса, полученных на объемных электронных изображениях в СЭМ. “Кольцевидная кутикула” отличается тем, что одна длинная чешуйка полностью оборачивает стержень, чешуйка “лентовидной кутикулы” лежит поперек стержня в виде сплошной узкой ленты, а видоизмененная “ланцетовидная”, “копьевидная” и “шевронная” кутикула состоит из высоких чешуек, вытянутых под разным углом ( $30^\circ$ – $90^\circ$ ) к поперечной оси стержня (Moore et al., 1974, fig. 9; Соколов и др., 1988, рис. 97а; Teerink, 1991). Сердцевина волос относится к типам “губчатая”, “ячеистая” (“multicellular”, “lattice”, англ.) (Moore et al., 1974; Волк, 1985, с. 107; Teerink, 1991; Чернова, Целикова, 2004, с. 44; Tóth, 2017). Мы различаем неупорядоченную губчатую, ажурную или ячеистую сердцевину, в которой микроструктуры сердцевины располагаются хаотично, а также упорядоченную ячеистую сердцевину, в которой крупные воздушные полости располагаются в определенном порядке. В однорядной лестничной сердцевине перегородки лежат однорядно поперек длинной оси стержня.

Помимо определения абсолютных размеров основных структур самой крупных остей I, мы вычисляли их относительные индексы (рис. 2):

$D/d$  – отношение большего диаметра волоса к его меньшему диаметру на поперечном сечении, что дает представление о профиле (конфигурации) стержня;

$s/S \times 100\%$  – Индекс сердцевины 1 – отношение площади сердцевинного тяжа к площади поперечного сечения волоса, что позволяет судить о степени развития сердцевины;

$W/w$  – Индекс сердцевины 2 – отношение толщины волоса к толщине сердцевины на продольном сечении стержня, что также показывает степень развития сердцевины;

$W/H$  – Индекс кутикулы – отношение толщины волоса к высоте кутикулярных чешуек на тотальном препарате, что позволяет определять тип орнамента кутикулы.

Для проведения сравнительного морфологического анализа микроструктуры волос древнего волка мы использовали собственную базу данных, взяв для сравнения ости I голоценового полярного волка (*Canis lupus albus* Kerr 1792) (Chernova et al., 2019), рецентных серого волка (*C. l. lupus* Linnaeus 1758), койота (*C. latrans* Say 1823), шакала (*C. aureus* Linnaeus 1758), красного волка (*Cuon alpinus* Pallas 1811), гривистого волка (*Chrysocyon brachyurus* Illiger

1815), обыкновенной лисицы, тибетской лисицы (*V. ferrilata* Hodgson 1842), африканской лисицы (*V. pallida* Cretzschmar 1827), корсака (*V. corsac* Linnaeus 1768), американского корсака (*V. velox* Say 1823), серой лисицы (*Urocyon cinereoargenteus* Schreber 1775), песца (*Alopex lagopus* Linnaeus 1758), медновского голубого песца (*A. l. semenovi* Огнев 1931), домашней собаки (*C. familiaris* Linnaeus 1758) восьми пород (акита-ину, бассет, далматин, ирландский терьер, неаполитанский мастиф, миттельшнауцер, русская псовая борзая, хортая борзая) (Чернова, Целикова, 2004; Чернова и др., 2011, 2019).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Комковатая свалывшаяся шерсть сохранилась почти по всему телу мумии, которая имеет темно-серый окрас на дорсальной и латеральной сторонах тела и на верхней части головы (рис. 1А, 1В) и желтоватый окрас на боковых участках шеи (рис. 1В), на брюхе, хвосте (рис. 1А) и конечностях (рис. 1С, 1D). На кисти короткие желтоватые волосы образуют плотную “щетку”. Щетка покрывает кожу в центральной части подошвы, закрывает тенар и гипотенар, но отсутствует на оголенных межпальцевых мозолях, имеющих типичное для волков расположение (рис. 1D). На стопах волосы также формируют густые и более длинные боковые пучки волос (рис. 1С).

Волосной покров изученной особи полиморфный, состоит из волос разных категорий и их размерных порядков, которые, кроме того, различаются в разных участках кожного покрова по профилю стержня и метрическим данным. Шерсть представлена вибриссами, направляющими, остевыми и пуховыми волосами. Мы рассматриваем остевые волосы первого порядка (ости I) и вибриссу.

**Профиль и толщина вибриссы и остевых волос.** Вибрисса жесткая, ярко-рыжего цвета (вероятно, окрашена наполнителем), сильно деформирована, но в неповрежденных участках имеет правильный цилиндрический изогнутый стержень (рис. 3А). “Арочная длина” (изогнутого стержня) вибриссы достигает 60 мм. Толщина вибриссы изменяется по стержню и максимальна в его нижней трети (до 386.7 мкм в прикорневой зоне) (табл. 1, рис. 4А, участки стержня 1–3). Стержень утолщен выше основания тонкой арочной части (рис. 4А, участок 6).

Остевые волосы, отобранные по максимальной толщине (ости I), значительно различаются на разных участках кожного покрова волка по профилю и морфометрии (табл. 1, 2, рис. 4С). В большинстве случаев стержень волоса утолщается в его середине или верхней трети, образуя “гранну” (рис. 4С, участок 4). Лишь у толстых (до 118.3 мкм) волос спицы стержень утолщен на участке выше основания

по сравнению с серединой стержня (рис. 4С, участки 2 и 3). У волос, изъятых из большинства сравниваемых участков тела, стержень немного истончается ниже середины волоса (рис. 4С, участок 3), а затем резко утолщается, максимально у толстых и коротких волос морды (до 125 мкм, рис. 4С, участок 4).

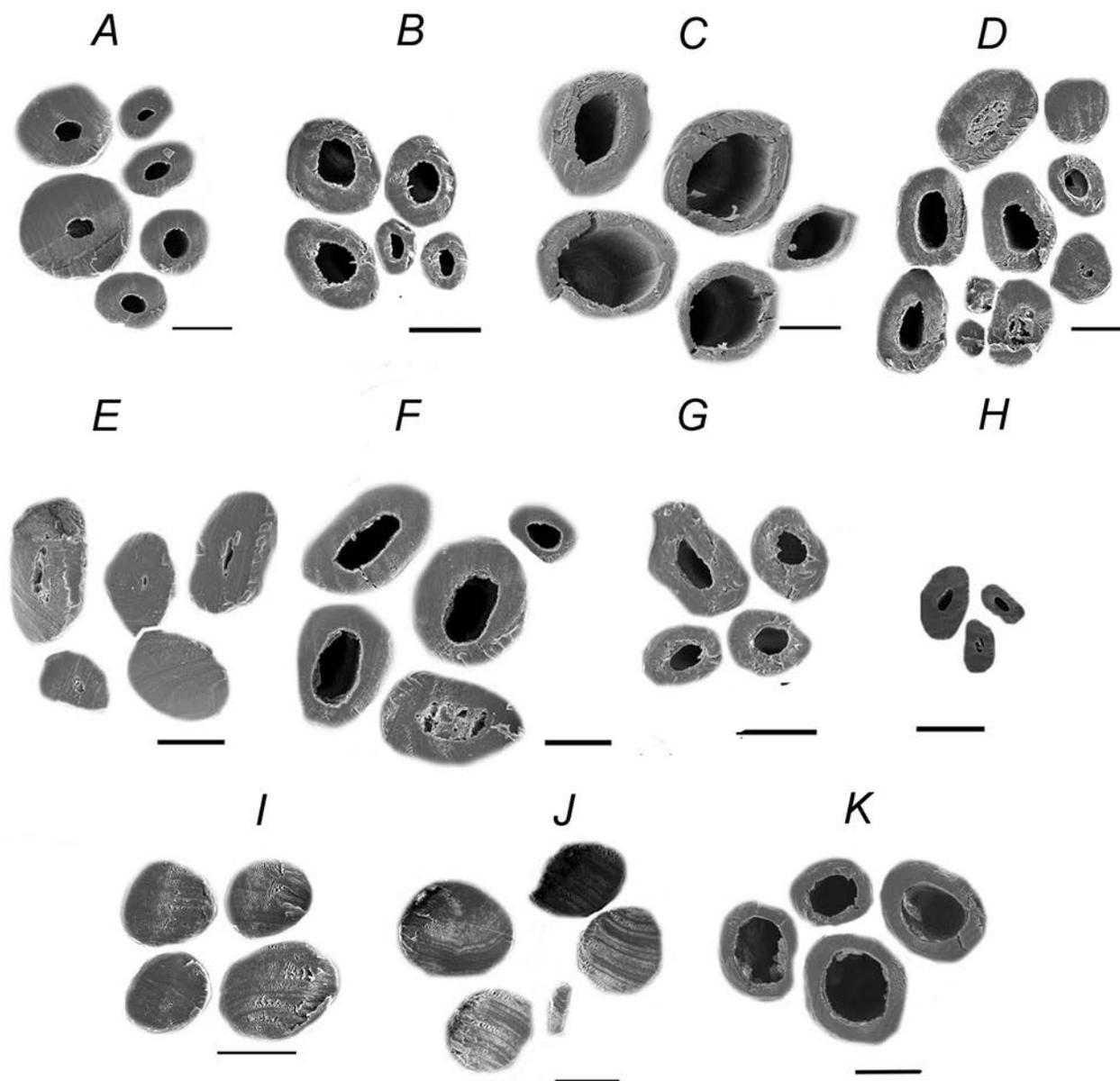
**Степень развития и архитектура сердцевин.** У вибриссы сердцевина имеется только в прикорневой части и основании, где занимает до 30% толщины стержня, а выше по стержню она отсутствует (табл. 1). Архитектура сердцевин вибриссы резко отличается от таковой у волос, так как она представлена цилиндрическими плотными закругленными блоками, вытянутыми вдоль длинной оси стержня в один ряд (рис. 5А). Размеры цельного самого крупного неразрушенного блока составляют  $344.1 \times 118.0$  мкм, а площадь латеральной стороны на продольном сечении стержня достигает  $38352.9$  мкм<sup>2</sup> (=  $0.04$  мм<sup>2</sup>).

У большинства остей I сердцевина отсутствует в прикорневой части и на вершине, имеется в основании волоса (рис. 4D, участок 1), затем незначительно истончается выше по стержню (рис. 4D, участок 2, бок, бедро, голень) или, напротив, утолщается (рис. 4D, участок 2, все пробы – морда, ухо, спина, бок, грудь, бедро, голень, кроме брюха и хвоста), достигая максимума в гранне (рис. 4D, участок 3). В волосах брюха и хвоста, напротив, сердцевина становится тоньше в гранне. В волосах стопы сердцевина отсутствует.

Архитектура сердцевин варьирует в разных участках стержня и зависит от толщины волоса. В основании стержня и ближе к вершине сердцевина однорядная лестничная с продолговатыми полостями; полости разделены тонкими волнистыми перегородками, вытянутыми поперек стержня (рис. 5В, 5С, 5Е) или лестничная одно-двухрядная ячеистая с округлыми полостями разной конфигурации (рис. 5F, 5G). В гранне сердцевина типичная ячеистая, причем размеры наиболее крупных округлых полостей, расположенных неупорядоченно, сильно варьируют, однако они ненамного крупнее, чем в однорядной лестничной сердцевине (соответственно  $371.5–713.3$  мкм<sup>2</sup> против  $336.9–643.2$  мкм<sup>2</sup>). Перегородки донной поверхности полостей слабо складчатые, но лишены перфораций, а перегородки между полостями сильно перфорированы, что придает сердцевине ажурный вид.

**Высота и орнамент кутикулы.** У вибриссы кутикула полностью разрушена, так что изучить ее не удалось.

У остей I высота чешуек кутикулы у волос из большинства проб значительно изменяется от прикорневой зоны до участка ниже гранны, далее в гранне чешуи уплощаются (рис. 4В, участки 3 и 4). Причем высота чешуек вдоль стержня



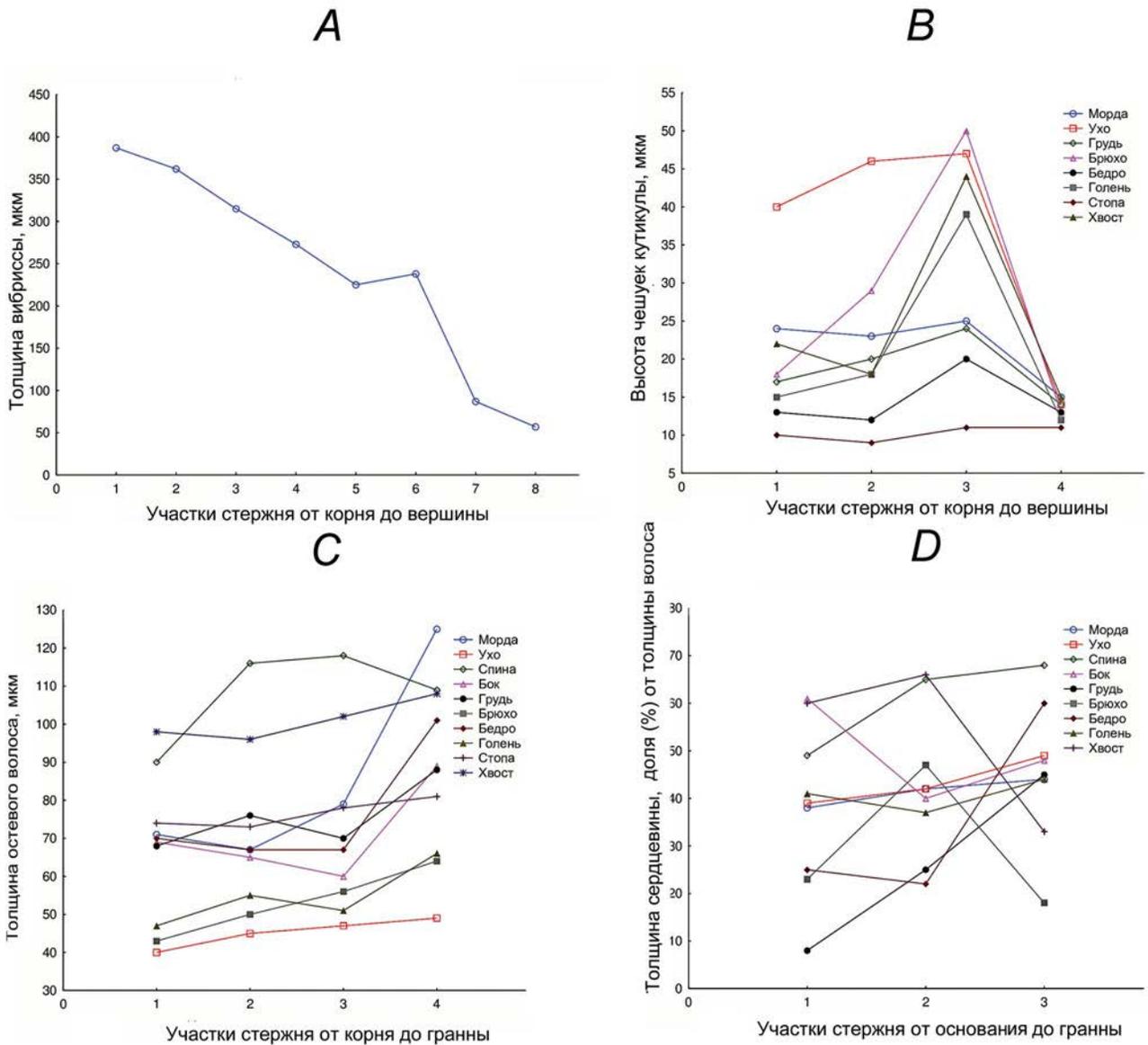
**Рис. 3.** Поперечные сечения волос из разных участков тела взрослого самца плейстоценового волка (*Canis lupus* ssp.): *A* – морда, *B* – ухо, *C* – спина, *D* – бок, *E* – грудь, *F* – брюхо, *G* – бедро, *H* – голень, *I* – кисть, *J* – стопа, *K* – хвост. Данные СЭМ. Масштаб 50 мкм.

в прикорневой зоне и основание стержня всегда больше, чем в гранне, за исключением волос стопы и бедра (рис. 4*B*, участки 1 и 4). Это связано со специфическим орнаментом кутикулы на участке перед гранной, который сформирован высокими ланцетовидными (“pentaloid”, “diamond petal”, англ.) или даже продольно вытянутыми чешуйками с заостренными вершинами (шевронный, “chevron”, англ.) (рис. 6, стрелки). В нижних отделах стержня чешуйки довольно высокие с волнистыми краями за счет скругленных треугольных выростов.

Апикальные края чешуек изрезаны слабо. Перед гранной орнамент изменяется за счет высоких ланцетовидных чешуек, которые особенно сильно вытягиваются на боковой и вентральной поверхности волоса.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Палеозоологические исследования волос вымерших видов млекопитающих несомненно представляют большой научный интерес, поскольку в целом



**Рис. 4.** Микрометрия вибриссы (A) и остевых волос (B–D) у взрослого самца плейстоценового волка (*Canis lupus* ssp.): A, C – толщина стержня; B – высота чешуек кутикулы; D – соотношение толщины сердцевины и толщины стержня.

По оси абсцисс нанесены обозначения участков стержня волоса, приведенных в табл. 1. A: 1 – корень, 2 – основание, 3 – выше основания, 4 – середина, 5 – выше середины, 6 – изгиб выше середины, 7 – перед вершиной, 8 – вершина. B: 1 – корень, 2 – основание, 3 – выше основания, 4 – гранна. C: 1 – корень, 2 – основание, 3 – выше основания, 4 – гранна. D: 1 – основание, 2 – выше основания, 3 – гранна. Полных данных о кутикуле волос спины не имеем, так как она сильно повреждена в гранне и выше по стержню (см. табл. 1).

ряде случаев позволяют не только сравнить волосы вымерших и рецентных видов с целью выяснения адаптаций зверей к разным условиям обитания, но и дополнить данные молекулярно-генетического анализа, что вкуче позволяет идентифицировать виды и судить об их филогенетических связях и эволюцию. Ценность волос для таких исследований обусловлена тем, что их кератиновые структуры отлично сохраняются в условиях вечной мерзлоты,

у мумий, в копролитах и погадках, а также в янтаре (например, Sidorchuk et al., 2019) и археологических артефактах, таких как предметы быта, меховая одежда, отходы жизнедеятельности человека (Chernova et al., 2019). Эти материалы способствуют идентификации остатков вымерших зверей. Трихологические исследования в этом аспекте многочисленны и результативны (Nobacek, 1997; Gilbert et al., 2007; Gharu, Trevedi, 2016; Kirillova et al., 2016). Многие

**Таблица 1.** Промеры толщины по стержню вибриссы и остевых волос взрослого самца плейстоценового волка (*Canis lupus ssp.*)

Категория, расположение волос	Участок стержня	Толщина стержня, мкм	Высота (мкм) или состояние кутикулы	Толщина (% толщины волоса) или состояние сердцевины
Вибрисса, вибриссная подушка морды	Корень	386.7 ± 2.0 σ = 4.1	Разрушена	29.9
	Основание	362.3 ± 3.2 σ = 10.4	9.3 ± 1.4 σ = 1.9	28.1
	Выше основания	315.0 ± 3.3 σ = 10.9	Разрушена	Отсутствует
	Середина	272.7 ± 1.6 σ = 2.4	То же	То же
	Выше середины	225.0 ± 1.0 σ = 1.1	То же	То же
	Изгиб выше середины	237.8 ± 0.3 σ = 0.1	То же	То же
	Перед вершиной	87.4 ± 0.5 σ = 0.2	Разрушена	Отсутствует
	Вершина	57.3 ± 2.2	То же	То же
Ость I, носовая часть морды	Корень	70.8 ± 1.6 σ = 2.4	23.8 ± 2.9 σ = 8.7	То же
	Основание	67.5 ± 1.4 σ = 2.0	23.1 ± 4.9 σ = 23.8	37.7
	Выше основания	78.6 ± 1.2 σ = 1.4	25.1 ± 1.8 σ = 3.2	41.6
	Гранна	125.0 ± 0.7 σ = 0.5	15.0 ± 0.5 σ = 0.3	44.3
Ость I, внутренняя сторона ушной раковины	Корень	40.4 ± 0.9 σ = 0.8	22.7 ± 1.8 σ = 3.3	Отсутствует
	Основание	45.7 ± 1.5 σ = 2.3	24.5 ± 5.7 σ = 32.3	38.7
	Выше основания	47.2 ± 0.3 σ = 0.1	21.7 ± 4.5 σ = 20.0	42.3
	Середина	23.3 ± 3.0 σ = 9.0	54.1 ± 1.7 σ = 2.9	49.3
	Гранна	49.2 ± 2.1 σ = 4.3	15.2 ± 1.0 σ = 1.0	54.6
Ость I, середина спины	Основание	116.3 ± 23.6 σ = 5.5	23.7 ± 7.3 σ = 53.6	49.3
	Выше основания	118.3 ± 0.8 σ = 0.6	Разрушена	64.8
	Середина	109.4 ± 0.6 σ = 0.3	То же	68.4
	Выше середины	105.9 ± 2.6 σ = 6.8	51.3 ± 15.0 σ = 226.4	72.0
	Ближе к вершине	101.4 ± 1.6 σ = 2.5	Разрушена	Отсутствует

Таблица 1. Продолжение

Категория, расположение волос	Участок стержня	Толщина стержня, мкм	Высота (мкм) или состояние кутикулы	Толщина (% толщины волоса) или состояние сердцевины
Ость I, середина бока	Корень	69.4 ± 1.0 σ = 1.1	13.5 ± 0.5 σ = 0.2	То же
	Основание	64.6 ± 0.9 σ = 0.9	Разрушена	61.5
	Выше основания	60.3 ± 5.6 σ = 31.4	То же	39.7
	Середина	71.3 ± 0.8 σ = 31.4	26.2 ± 2.8 σ = 8.1	48.4
	Гранна	88.9 ± 1.6 σ = 2.5	14.9 ± 5.1 σ = 25.8	47.7
Ость I, середина груди	Корень	67.7 ± 0.7 σ = 0.6	17.3 ± 2.2 σ = 5.0	Отсутствует
	Основание	75.8 ± 1.1 σ = 1.1	20.0 ± 1.9 σ = 3.7	8.1
	Выше основания	69.8 ± 1.5 σ = 2.2	23.7 ± 4.2 σ = 17.5	24.6
	Еще выше основания	73.5 ± 0.7 σ = 0.6	22.6 ± 4.1 σ = 16.9	35.4
	Середина	80.6 ± 0.9 σ = 0.8	26.5 ± 1.8 σ = 3.3	36.2
	Перед гранной	80.5 ± 2.0 σ = 4.2	20.9 ± 2.2 σ = 4.7	35.4
	Гранна	88.4 ± 1.7 σ = 2.9	14.3 ± 2.9 σ = 8.3	45.4
Ость I, середина брюха	Корень	43.0 ± 0.5 σ = 0.3	18.5 ± 4.7 σ = 55.6	Отсутствует
	Основание	50.0 ± 0.7 σ = 0.6	29.4 ± 2.9 σ = 8.7	23.3
	Выше основания	56.3 ± 1.3 σ = 1.7	42.4 ± 3.8 σ = 14.8	47.0
	Еще выше основания	53.0 ± 1.0 σ = 0.9	49.6 ± 9.5 σ = 91.2	35.7
	Перед гранной	53.6 ± 1.6 σ = 2.4	13.7 ± 3.8 σ = 14.1	19.9
	Гранна	63.6 ± 1.0 σ = 1.0	13.1 ± 1.5 σ = 2.4	18.1
Ость I, середина бедра	Корень	69.6 ± 0.7 σ = 0.5	13.5 ± 1.2 σ = 1.4	Отсутствует
	Основание	67.5 ± 0.8 σ = 0.7	12.3 ± 1.6 σ = 2.7	24.8
	Выше основания	66.9 ± 1.9 σ = 3.6	20.5 ± 1.6 σ = 2.6	22.2
	Еще выше основания	65.4 ± 0.8 σ = 0.6	19.6 ± 4.1 σ = 16.8	32.6
	Гранна	100.7 ± 0.5 σ = 0.3	12.7 ± 1.4 σ = 2.0	59.9

Таблица 1. Окончание

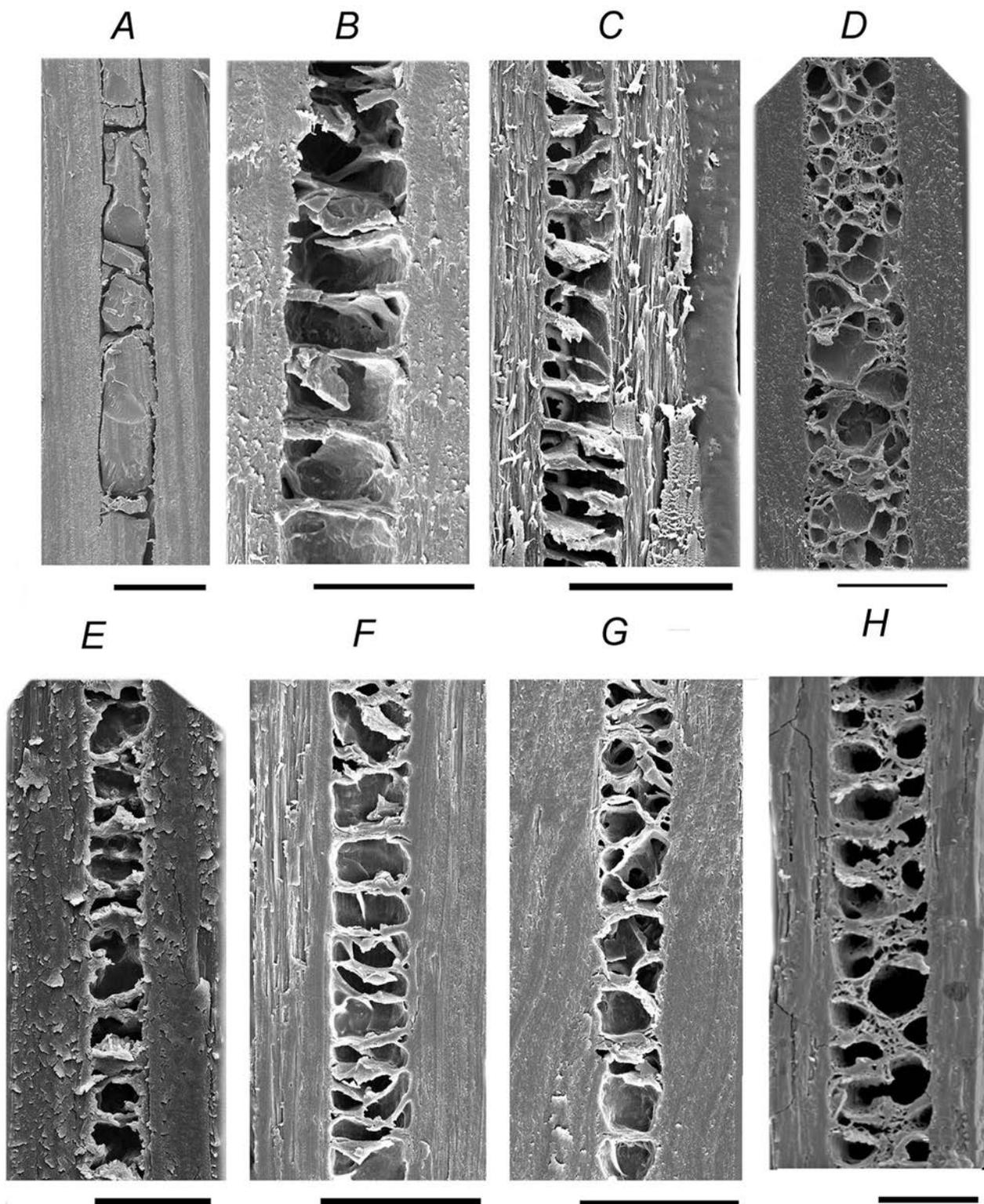
Категория, расположение волос	Участок стержня	Толщина стержня, мкм	Высота (мкм) или состояние кутикулы	Толщина (% толщины волоса) или состояние сердцевины
Ость I, середина голени	Корень	47.0 ± 0.5 σ = 0.2	15.2 ± 2.2 σ = 4.6	Отсутствует
	Основание	55.2 ± 1.8 σ = 3.2	18.3 ± 3.4 σ = 11.5	40.9
	Выше основания	50.8 ± 1.5 σ = 2.2	12.7 ± 1.4 σ = 2.0	37.0
	Еще выше основания	55.5 ± 1.4 σ = 2.0	38.7 ± 4.2 σ = 17.5	39.5
	Гранна	65.6 ± 0.7 σ = 0.4	11.6 ± 2.8 σ = 7.8	44.2
Ость I, середина дорсальной поверхности кисти	Корень	45.2 ± 0.6 σ = 0.4	9.6 ± 1.3 σ = 1.6	Отсутствует
	Основание	52.8 ± 0.3 σ = 0.09	9.4 ± 1.9 σ = 3.7	4.0
	Выше основания	51.0 ± 1.8 σ = 3.3	13.0 ± 1.1 σ = 1.2	2.0
	Середина	51.6 ± 1.7 σ = 2.8	10.3 ± 1.3 σ = 1.7	2.0
	Гранна	73.7 ± 1.6 σ = 2.5	12.6 ± 3.6 σ = 13.0	2.0
Ость I, середина дорсальной поверхности стопы	Корень	73.9 ± 0.5 σ = 0.2	9.8 ± 0.6 σ = 0.4	Отсутствует
	Основание	72.7 ± 1.0 σ = 1.0	9.3 ± 0.9 σ = 0.9	То же
	Выше основания	78.1 ± 0.9 σ = 0.8	11.2 ± 1.2 σ = 1.4	То же
	Середина	81.2 ± 0.6 σ = 0.4	11.0 ± 3.4 σ = 12.0	То же
Ость I, середина дорсальной поверхности хвоста	Корень	97.9 ± 1.9 σ = 3.7	21.6 ± 1.5 σ = 2.4	Отсутствует
	Основание	95.9 ± 0.4 σ = 0.2	18.3 ± 4.4 σ = 19.3	60.5
	Выше основания	102.3 ± 1.9 σ = 3.5	43.9 ± 7.5 σ = 56.1	66.3
	Еще выше основания	107.3 ± 1.4 σ = 2.0	41.8 ± 5.8 σ = 33.4	70.6
	Середина	101.4 ± 0.7 σ = 0.4	42.5 ± 2.8 σ = 7.7	72.3
	Начало гранны	104.8 ± 0.6 σ = 0.4	33.7 ± 13.2 σ = 175.6	66.1
	Гранна	108.1 ± 0.8 σ = 0.6	14.7 ± 4.8 σ = 23.0	33.1
	Выше гранны	92.9 ± 1.2 σ = 1.6	16.9 ± 2.6 σ = 6.8	23.5
	Вершина	34.6 ± 1.1 σ = 1.3	7.4 ± 1.2 σ = 1.8	Отсутствует

Примечания.  $M \pm m$  – средняя арифметическая с ошибкой средней арифметической,  $\sigma$  – дисперсия. Для каждого препарата выполнено три промера ( $n$ ).

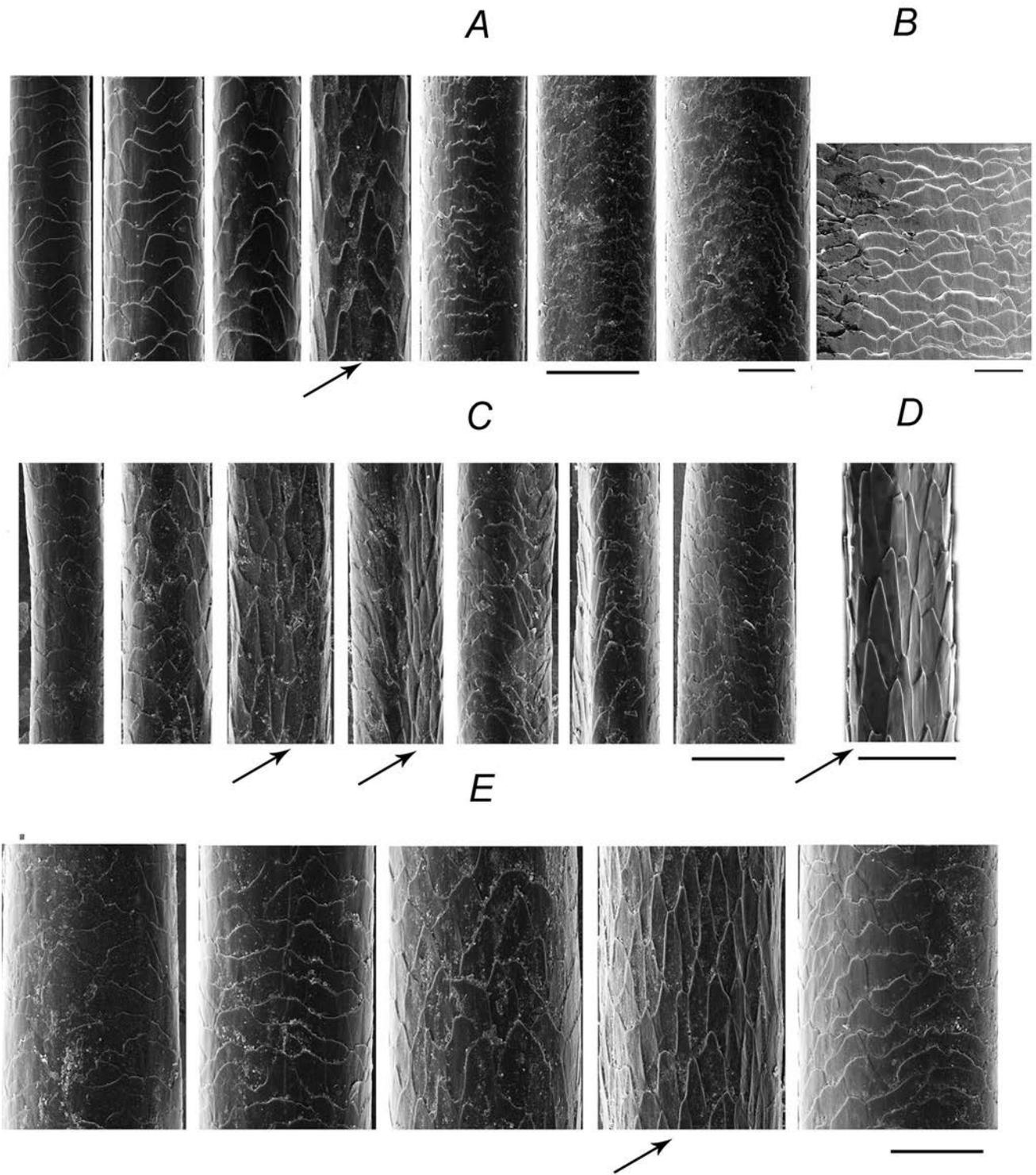
**Таблица 2.** Относительные промеры микроструктур остевых волос взрослого самца плейстоценового волка (*Canis lupus ssp.*)

Индекс	Пробы волос с разных участков тела										
	Морда	Ухо	Спина	Бок	Грудь	Брюхо	Бедро	Голень	Кисть	Стопа	Хвост
D/d	1.0 ± 0.01 σ = 0.0002	1.2 ± 0.1 σ = 0.02	1.2 ± 0.03 σ = 0.001	1.5 ± 0.2 σ = 0.1	1.6 ± 0.1 σ = 0.005	1.9 ± 0.3 σ = 0.08	1.3 ± 0.1 σ = 0.02	1.2 ± 0.1 σ = 0.0005	1.2 ± 0.1 σ = 0.02	1.0 ± 0.06 σ = 0.004	1.1 ± 0.01 σ = 0.0002
s/S, %	11.0 ± 6.6 σ = 43.2	21.3 ± 0.3 σ = 0.12	36.2 ± 14.0 σ = 197.3	20.8 ± 5.8 σ = 33.5	6.7 ± 0.4 σ = 0.18	10.6 ± 5.2 σ = 26.6	15.8 ± 3.8 σ = 14.6	21.7 ± 3.7 σ = 14.0	2.0 ± 0.01 σ = 0.001	Сердце-вина не развита	50.7 ± 7.8 σ = 60.5
W/w	2.5 ± 0.7 σ = 0.5	2.3 ± 0.1 σ = 0.02	1.6 ± 0.1 σ = 0.02	2.6 ± 0.4 σ = 0.2	2.7 ± 0.5 σ = 0.3	4.7 ± 0.3 σ = 0.08	3.8 ± 1.4 σ = 2.1	2.5 ± 0.2 σ = 0.03	4.2 ± 0.6 σ = 2.6	То же	1.7 ± 0.2 σ = 0.04
W/H, участок волоса: Корень	3.2 ± 0.6 σ = 0.3	2.0 ± 0.5 σ = 0.2	4.0 ± 0.2 σ = 0.05	4.5 ± 1.3 σ = 1.6	5.2 ± 2.6 σ = 7.0	3.1 ± 0.6 σ = 0.4	4.5 ± 0.4 σ = 0.2	3.0 ± 0.4 σ = 0.1	4.8 ± 0.7 σ = 0.5	7.1 ± 0.7 σ = 0.4	3.6 ± 0.8 σ = 0.7
Основание	3.4 ± 1.2 σ = 1.4	2.4 ± 0.6 σ = 0.3	3.9 ± 0.7 σ = 0.5	4.7 ± 0.6 σ = 0.3	3.8 ± 1.5 σ = 2.2	3.5 ± 0.6 σ = 0.4	4.4 ± 0.1 σ = 0.01	2.7 ± 0.7 σ = 0.5	5.7 ± 1.0 σ = 1.1	6.7 ± 2.2 σ = 5.1	5.0 ± 1.8 σ = 2.2
Середина	3.2 ± 0.4 σ = 0.1	3.2 ± 0.4 σ = 0.1	1.8 ± 0.5 σ = 0.3	2.7 ± 1.6 σ = 2.6	3.3 ± 0.3 σ = 0.1	1.1 ± 0.4 σ = 0.2	4.2 ± 1.9 σ = 3.7	1.5 ± 0.06 σ = 0.003	5.0 ± 0.8 σ = 0.6	7.1 ± 1.7 σ = 3.0	2.1 ± 0.4 σ = 0.2
Гранна	13.8 ± 4.1 σ = 17.0	2.6 ± 0.2 σ = 0.05	Кутикула разрушена	7.4 ± 1.3 σ = 1.6	4.9 ± 1.5 σ = 2.2	4.7 ± 0.6 σ = 0.4	9.2 ± 1.5 σ = 2.3	3.4 ± 1.8 σ = 3.1	6.0 ± 2.4 σ = 5.7	Гранна не развита	7.1 ± 2.2 σ = 4.9
Перед вершиной	Участок разрушен	Участок разрушен	То же	8.0 ± 3.2 σ = 10.4	Участок разрушен	Участок разрушен	Участок разрушен	Кутикула разрушена	Кутикула разрушена	Кутикула разрушена	4.3 ± 0.3 σ = 0.1

Примечания. Обозначения как в табл. 1. D/d – соотношение большого поперечного сечения стержня и меньшего, s/S – соотношение площадей поперечных сечений сердцевины и сечения стержня, W/w – соотношение толщин стержня и сердцевины на продольном сечении волоса, W/H – соотношение толщины волоса и высоты кутикулы на тотальном препарате.



**Рис. 5.** Архитектура сердцевины на продольном сечении вибриссы (A), основания (B–C, E–G) и грани (D) острого волоса из разных участков тела взрослого самца плейстоценового волка (*Canis lupus ssp.*) и основания острого волоса песца (*Alopecurus lagopus*) (H): B – морда, C – бок, D – грудь, E – брюхо, F – бедро, G – стопа. Данные СЭМ. Масштаб, мкм: A – 200; B–D, F, G – 50, E, H – 20.



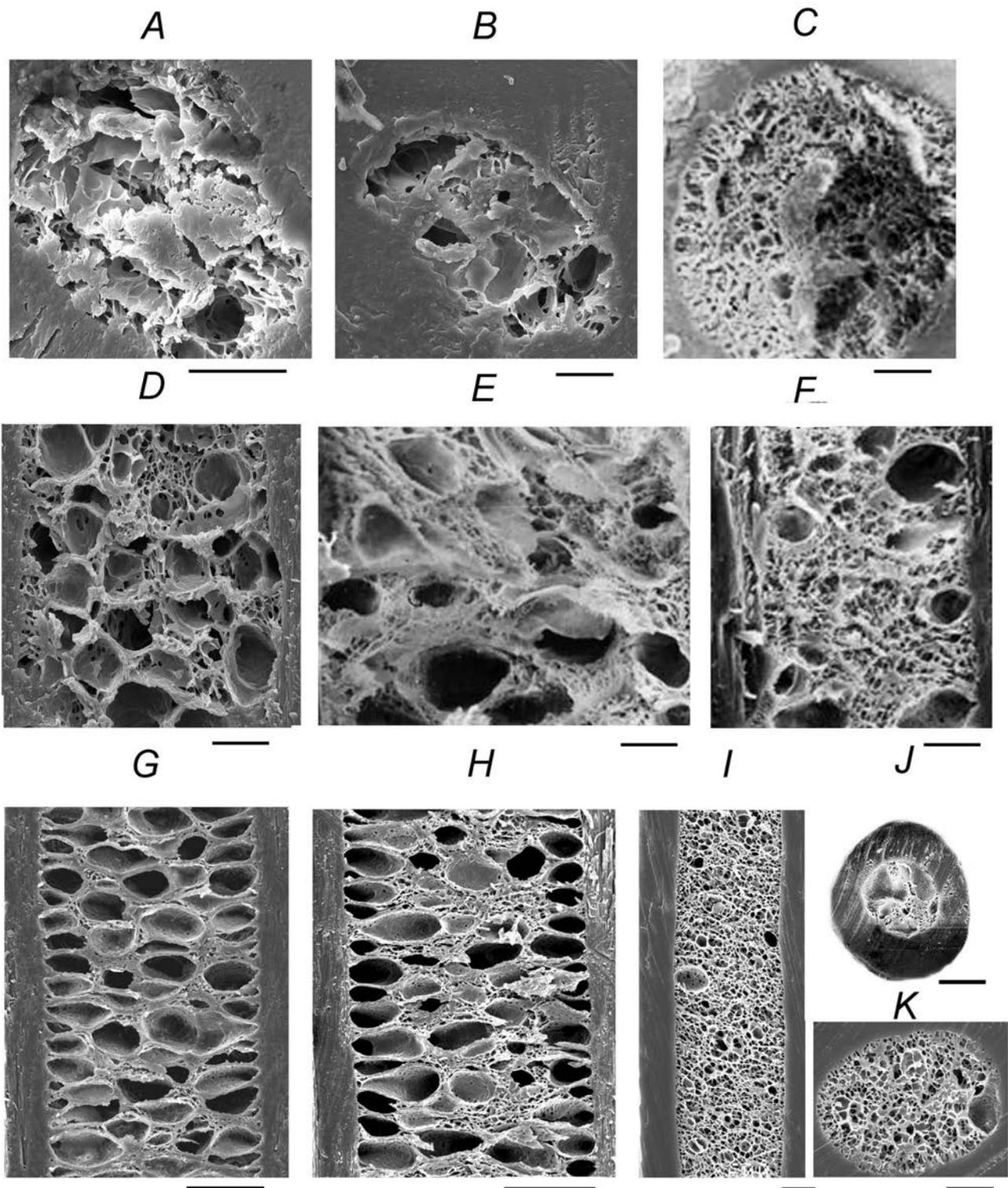
**Рис. 6.** Орнамент кутикулы остевых волос из разных участков тела (*A, C, E*) и вибриссы (*B*) у взрослого самца плейстоценового волка (*Canis lupus ssp.*), острого волоса холки взрослой особи песца (*Alopex lagopus*) (*D*): *A* – голень, *B* – вибрисса, *C* – брюхо, *E* – хвост. *A, C, E* – кутикула от основания стержня до грани (слева направо). *B* – кутикула верхней части вибриссы. Копьевидные чешуйки кутикулы обозначены стрелками. Данные СЭМ. Масштаб, мкм: *A* – 50 и 20; *B* – 20; *C, D, E* – 50.

из них, в том числе и наши с соавторами работы, посвящены представителям плейстоценовой мамонтовой фауны – шерстистому мамонту (*Mammuthus primigenius* Blumenbach 1799), шерстистому носорогу (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach 1799) (Chernova et al., 2015a), пещерному льву (*Panthera spelaea* Goldfuss 1810) (Chernova et al., 2020) и донскому зайцу (*Lepus tanaiticus* Gureev 1964) (Voeskorov et al., 2023; Chernova, Voeskorov, 2023), а также видам голоценового периода, таким как древний бизон (*Bison ex. gr. priscus*) (Chernova, Kirillova, 2013; Kirillova et al., 2015, 2016), Юкагирская лошадь (*Eguus* spp.) (Chernova et al., 2015), полярный волк (Chernova et al., 2019). Настоящее исследование волос плейстоценового волка дополнило круг изученного палеонтологического материала, позволило сравнить волосы этого подвида с таковыми у голоценового и рецентного волков, что расширило представление об этом звере и его морфофункциональных адаптациях к суровым условиям Арктики. Сравнение микроструктуры волос у всех перечисленных видов представляется перспективным для выявления общих приспособительных черт волосяного покрова у обитателей Арктики, и наши исследования в этой области будут продолжены по мере поступления палеонтологического материала, объем которого возрастает благодаря процессам потепления климата в Арктике.

**Профиль и метрические характеристики волос древнего волка.** Вибриссы имеют типичный профиль, они наиболее утолщены в основании стержня и изогнуты в виде арки, что характерно для этих сенсорных волос и отличает их от обычных волос шерсти. Известно несколько важных геометрических пропорций и корреляций между микроструктурами вибрисс, которые определяют их функциональное значение (Belli et al., 2017, fig. 1, 2018). Так, базальная ширина стержня варьирует у разных вибрисс в зависимости от их длины и положения в мистациальной области щеки, а толщина сердцевинного канала имеет линейную зависимость от базальной толщины вибриссы. Локальное утолщение вибрисс до сих пор было неизвестно, возможно, в нашем случае это связано с повреждением стержня, но может служить приспособлением к повышению прочности вибриссы именно на участке стержня, постепенно переходящего в тонкий гибкий кончик, непосредственно принимающий участие в тактильном контакте, что требует дальнейшего накопления данных о профиле вибрисс. Слабое развитие сердцевинной вибриссы служит для повышения ее прочности, именно по этой причине сердцевина имеется только в основании стержня. При изучении в СЭМ архитектура сердцевинной вибриссы демонстрирует своеобразные кератиновые структуры у разных видов млекопитающих (Chernova, Kulikov, 2011; Chernova, Zherebtsova, 2023, figs. 5, 6). (1)

Сердцевина не содержит полостей; сердцевинный канал заполнен рядом плотно упакованных, неперфорированных, округлых многогранников или цилиндров, ориентированных вдоль или под углом к продольной оси стержня. У многих видов хищников сердцевина имеет вид однорядной лестницы с узкими промежутками между плотными кератиновыми блоками. Именно к такому типу относится сердцевина вибриссы изученного нами древнего волка, которая аналогична таковой у ранее изученной нами вибриссы голоценового волка с Чукотки. (2) У грызунов в сердцевинном канале многогранники образуют двухрядный лестничный узор или ячеистую структуру (Chernova, Zherebtsova, 2023, fig. 5). (3) В сердцевине равномерно распределены плотные пирамидальные перегородки, разделяющие пространства канала на полиморфные фрагменты. Стенки перегородок могут быть ориентированы под углом  $45^{\circ}$ – $60^{\circ}$  к продольной оси вибриссы. Тела пирамидальных перегородок лишены перфораций и пигментных гранул и дают начало густо разветвленным подобным корням отросткам. Эти отростки закрепляются на корковом слое, выступающем сердцевинный канал (Chernova, Zherebtsova, 2023, fig. 5). Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что в разных таксонах млекопитающих строение вибриссы направлено на обеспечение оптимальной жесткости стержня либо (1) за счет системы плотных роговых цилиндров или многогранников, заполняющих весь сердцевинный канал и не оставляющих места для инертного воздуха (что найдено и в нашем случае), либо (2) за счет многочисленных массивных перегородок. В обоих случаях механическая жесткость вибриссного стержня повышена, что, вероятно, важно для проведения механических стимулов. Сами плотные перегородки могут улучшать проводимость тактильного сигнала.

При изучении вибрисс в самых разных аспектах вплоть до биомеханики, биомиметики (бионики) и нейрофизиологии, безусловно, стоит учитывать внутреннюю архитектуру стержня вибриссы, поскольку именно она во многом определяет свойства этого тактильного анализатора (Welker, 1964; Ahl, 1986; Sokolov, Kulikov, 1987). Большинство из работ по нейрофизиологии и биомеханике вибриссы выполнено на крысах и мышах, у которых сердцевинный канал полый (Prescott et al., 2011; Quist et al., 2011; Belli et al., 2017, 2018; Breese et al., 2023). Именно поэтому в этих исследованиях не учитывается архитектура сердцевинной вибриссы, которая у других видов разнообразна и безусловно влияет на функциональные способности вибриссы. Пока непонятна видоспецифичность или адаптивность архитектуры сердцевинной вибриссы к условиям обитания у разных биологических форм (наземные, подземные, норные, летающие, древесные,



**Рис. 7.** Микроструктура сердцевины волос взрослых особей плейстоценового волка (*Canis lupus ssp.*) (A, B, D) из Якутии, серого волка (*C. l. lupus*) (C, E) из Монголии, домашней собаки (*C. familiaris*): неаполитанский мастиф (F); обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) (G), песца (*Alopex lagopus*) (H), голоценового полярного волка (*C. lupus tundrarum*) (I, J, K) с Чукотки. A–C, J, K – поперечные сечения стержня; D–I – продольные сечения стержня. Данные СЭМ. Масштаб 10 мкм.

Таблица 3. Сравнительная характеристика микроструктур остевых волос у представителей Caninae, по данным СЭМ

Вид, подвид	Сердцевина в гранне стержня		Кутикула			
	Губчатая	Ячеистая	ниже гранны	в гранне		выше гранны
			Ланцетовидная или копьевидная	Лентовидная волнистая	Лентовидная уплощенная	Мозаичная
Плейстоценовый волк <i>Canis lupus ssp.</i>	+		+	+		
Полярный волк ( <i>C. lupus albus</i> )	+		+	+		
Серый волк ( <i>C. lupus lupus</i> )	+		+	+	+	
Шакал ( <i>C. aureus</i> )	+		+	+		
Койот ( <i>C. latrans</i> )	+		+	+		
Домашняя собака ( <i>C. familiaris</i> ): Акита-ину	+	+	+	+	+	+
Бассет	+		+	+		
Далматин	+			+		+
Ирландский терьер	+			+	+	
Неаполитанский мастиф	+	+		+	+	+
Миттельшнауцер	+	+		+	+	
Русская псовая борзая	+			+	+	
Хортая борзая	+	+		+	+	
Песец ( <i>Alopes lagopus</i> )		+	+	+	+	+
Медновский голубой песец ( <i>A. lagopus semenovi</i> )		+	+			
Корсак ( <i>Vulpes corsac</i> )	+	+		+	+	
Американский корсак ( <i>V. velox</i> )		+		+	+	
Обыкновенная лисица ( <i>V. vulpes</i> )		+		+		
Африканская лисица ( <i>V. pallida</i> )	+		+	+	+	
Тибетская лисица ( <i>V. ferrilata</i> )		+		+	+	+
Серая лисица ( <i>Urocyon cinereoargenteus</i> )		+			+	
Гривистый волк ( <i>Chrysocyon brachyurus</i> )	+			+	+	
Красный волк ( <i>Cuon alpinus</i> )	+			+	+	+

полуводные, водные), а также их обусловленность общностью происхождения таксонов разного ранга. Кроме того, не разработана типология вибрисс, чем мы предполагаем заняться в будущем, по мере накопления фактических данных. Уже сейчас можно констатировать, что архитектура сердцевин вибрисс сходна у родственных видов (на уровне рода), но значительно различается даже в пределах

одной клады, например, у грызунов *Stenohystrica* (Chernova, Zherebtsova, 2023).

В изученных остевых волосах степень развития сердцевин невелика, как невелико и разнообразие ее архитектуры. В основном сердцевина представлена лестничной и неупорядоченной губчатой и упорядоченной ячеистой структурой, размеры воздушных полостей которой сильно варьируют

даже в пределах одного волоса. У древнего волка слабое развитие сердцевинки в середине остевого волоса брюха и хвоста предполагает возрастание их механической прочности в ущерб теплозащитным свойствам, что приближает эти волосы к вибриссам (отсутствие сердцевинки в апикальных участках стержня) и волосам стопы, у которых сердцевинка полностью отсутствует. Все же в волосах хвоста сердцевинка относительно хорошо развита в нижних участках стержня (до 72% толщины волоса), что компенсирует ее слабое развитие в верхних участках стержня и повышает теплозащитные свойства этих волос. Недаром в холодную погоду волки и собаки прячут носы в хвост, свернувшись клубком на лежках.

**Сравнительно-морфологический анализ.** Сравнение толщины остевого волос и их архитектоники у древнего волка с таковыми у рецентных волков не выявило значительного утолщения волос у первого, во всяком случае для остей I. Так, толщина остей I выше середины стержня у древнего волка на спине достигает 105.9 мкм (табл. 1), у голоценового волка – 101 мкм (Chernova et al., 2019, табл. 3), а у рецентного волка – 112 мкм (Волк, 1985, табл. 19). На груди соответственно 88.4 и 100 мкм. У древнего волка наиболее толстые, но короткие волосы покрывали морду и спину, что можно объяснить их ролью в механической защите именно этих участков тела.

Степень развития сердцевинки волос у древнего волка вполне сопоставима с этим показателем у рецентных волков или даже меньше. Например, индекс сердцевинки у древнего волка достигает 72% на спине и лишь 45.4% на груди, а у рецентного волка соответственно 77 и 70% (причем это данные для волков, добытых в августе). У голоценового волка сердцевинка составляет всего 57% толщины волоса (Chernova et al., 2019, table 3). Эти данные не свидетельствуют в пользу того, что у древнего волка сердцевинка волос активнее участвовала в теплозащите, чем у рецентных волков. Это подтверждается фактом отсутствия или фрагментарности сердцевинки в волосах морды и лап. Вероятно, необходимость увеличения прочности волос у древнего волка превалировала над необходимостью усиления их теплозащитных свойств. Конечно, имеются и другие механизмы обеспечения теплозащиты, такие как густота шерсти, ее длина и обилие подпуши, изучение которых осталось за рамками нашего исследования, так как лучше всего сохранились только крупные ости.

Архитектура губчатой сердцевинки у плейстоценового волка (рис. 7A, 7B, 7D) сходна с таковой у голоценового волка (рис. 7I–7K), рецентного волка (рис. 7C, 7E) и собаки (рис. 7F), но отличается от упорядоченной ячеистой сердцевинки

у лисицы (рис. 7G) и песца (рис. 7H). Таким образом, мы подтвердили данные авторов более ранних работ (Аграсік, 2021) о том, что волка и лисицу можно различать по микроструктуре сердцевинки, а вот волосы волка, шакала и собаки по этому признаку не различить. Сравнение разных видов *Caninae* показывает, что для сердцевинки их волос характерна губчатая и ячеистая микроструктура, как и в целом для подсемейства (табл. 3). Губчатая сердцевинка обнаружена не только у волков (родов *Canis*, *Cuon*, *Chrysocyon*), но и у домашней собаки (акита-ину, бассет, ирландский терьер, миттельшнауцер, русская псовая борзая, хортая борзая), а также у корсака и африканской лисицы. Другие типы сердцевинки не обнаружены в гранне волос, хотя в тонком основании волос имеется однорядная лестничная сердцевинка.

Орнамент кутикулы, образованный ланцетовидными или копьевидными чешуйками, также вполне сходен у древнего и рецентных волков, песца и африканской лисицы (Волк, 1985, рис. 38–41; Чернова, Целикова, 2004, с. 298, с. 316), а также у некоторых пород домашней собаки (акита-ину, бассет) (Чернова, Целикова, 2004, с. 300, 301). Но кутикула волос многих других видов отличается от таковой у волос волков (табл. 3). Таким образом, такая особенность, как присутствие на волосах ланцетовидной или копьевидной (и даже шевронной) кутикулы имеет ограниченную пригодность для различения видов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами показано, что: (1) волосяной покров плейстоценового волка по своей микроструктуре (толщина волос, степень развития сердцевинки и ее архитектура, орнамент кутикулы и его вариабельность по стержню остевого волоса) практически не отличался от такового у рецентных волков, т.е. волк как вид был уже полностью сформирован в плейстоцене; (2) специфические подвидовые адаптации волосяного покрова древнего волка к условиям обитания не выявлены; (3) микроструктура волос волков отличается от таковой у лисиц, но имеет черты сходства с волосами шакала, койота и домашней собаки, что соответствует филогенетическим связям этих таксонов; (4) на разных участках тела (морда, ухо, спина, бок, грудь, бедро, голень, кисть, стопа, хвост) микроструктура и метрические характеристики различаются у волос разных типов и размерных категорий.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.А. Шкулёву за находку и передачу для исследований мумии плейстоценового волка.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской Академии наук, Академии наук Республики Саха (Якутия) и Северо-Восточного федерального университета имени М.К. Аммосова. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-27-20045, <https://rscf/project/24-27-2045/>.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе не использовались люди или живые животные, исследование основано на легальном музейном материале.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боескоров Г.Г., Барышников Г.Ф., 2013. Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. М.: Наука. 210 с.
- Волк (Происхождение, систематика, морфология, экология), 1985. Д.И. Бибиков, ред. М.: Наука. 606 с.
- Головин А.В., 2001. Особенности строения сердцевинных клеток остевых волос Волчьих (*Canidae*, *Carnivora*) // Проблемы эволюционной и экологической морфологии. М.: Биоинформсервис. С. 62–74.
- Замахеева И.М., 1979. Об изменчивости волосяного покрова волка // Экология. № 3. С. 99–101.
- Климовский А.И., Колесов С.В., 2022. Новые находки волка (*Canis lupus* L. 1758) в позднплейстоценовых отложениях Колымо-Индибирской низменности // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. Т. 27. № 4. С. 592–599.
- Лазарев П.А., 2005. Крупные млекопитающие антропогена Якутии (филогенез, систематика, палеоэкология, фаунистические комплексы, тафономия, останки). Дис. ... докт. биол. наук. Якутск: Институт прикладной экологии Севера Академии наук Республики Саха (Якутия). 317 с.
- Огнев С.И., 1947. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.-Л.: Издательство АН СССР. 809 с.
- Плотников В.В., Протопопов А.В., Наоки Сузуки, Дален Люве, 2022. Ископаемый волк (*Canis* sp.) из среднего течения реки Индигирка, верхний плейстоцен Якутии // Зоологический журнал. Т. 101. № 6. С. 693–702.
- Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.
- Соколов В.Е., Скурлат Л.Н., Степанова Л.В., Шабдаш С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 279 с.
- 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., Целикова Т.Н., 2004. Атлас волос млекопитающих (Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе). М.: Товарищество научных изданий КМК. 429 с.
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Жукова Ф.А. и др., 2011. Атлас микроструктуры волос млекопитающих – объектов судебной экспертизы. М.: Российский Федеральный Центр Судебной Экспертизы. 286 с.
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Киладзе А.Б. и др., 2019. Атлас микроструктуры волос редких видов млекопитающих, занесенных в красную книгу Российской Федерации. М.: Российский Федеральный Центр Судебной Экспертизы. 186 с.
- Abrahamoff M.D., Magalhães P.J., Ram S.J., 2004. Image processing with ImageJ // Biophotonics International. V. 11. № 7. P. 36–42.
- Ahl A.S., 1986. The role of vibrissae in behavior: status review // Veterinary Research Communications. V. 10. № 4. P. 245–268.
- Arpacik A., 2021. Microanatomical observations of hair characteristics of Red Fox (*Vulpes vulpes*), Golden Jackal (*Canis aureus*), and Gray Wolf (*Canis lupus*): A comparative study // Pakistan Journal of Zoology. V. 53. № 6. P. 2247–2254.
- Belli H.M., Yang A.E.T., Breese Ch.S., Hartmann M.J.Z., 2017. Variation in vibrissal geometry across the rat mystacial pad: base diameter, medulla, and taper // Journal of Neurophysiology. V. 117. № 4. P. 1807–1820.
- Belli H.M., Breese Ch.S., Graff M.M., Hartmann M.J.Z., 2018. Quantifying the three-dimensional facial morphology of the laboratory rat with a focus on the vibrissae // PLoS One. V. 13. № 4. e0194981.
- Boeskorov G.G., Cheprasov M.Yu., Pavlova M.R., Chernova O.F., Novgorodov G.P., Schelkova M.V., Nikolaev A.N., 2023. On the morphology and ecology of the fossil Don Hare (*Lepus tanaiticus* Gureev, 1964) // Paleontological Journal. V. 57. Suppl. 1. P. S95–S111.
- Breese C.S., Belli H.M., Luo Y., Hartmann M.J.Z., 2023. Comparative morphology of the whiskers and faces of mouse and rat (*Mus musculus* and *Rattus norvegicus*) // Journal of Experimental Biology. V. 226. № 19: jeb.245597.
- Chakraborty R., De J.K., 2010. Atlas on hairs of Indian mammals. Part I: Carnivora. Published by the Division by the Director, Zoological Survey of India, Kolkata. P. 1–144.

- Chernova O.F., Kulikov V.F.*, 2011. Structural differences between the shafts of mammalian vibrissae and hairs and their causes // *Doklady Biological Sciences*. V. 438. P. 182–185.
- Chernova O.F., Kirillova I.V.*, 2013. Hair microstructure of the late quaternary bison from north-east Russia // *Proceedings of the Zoological Institute RAS (Proceedings Zin)*. V. 317. № 2. P. 202–216.
- Chernova O.F., Boeskorov G.G., Protopopov A.V.*, 2015. Identification of the hair of a Holocene “Yukagir horse” (*Equus* spp.) mummy // *Doklady Biological Sciences*. V. 462. P. 141–143.
- Chernova O.F., Kirillova I.V., Boeskorov G.G. et al.*, 2015a. Architectonics of the hairs of woolly mammoth and woolly rhino // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. V. 319. № 3. P. 441–460.
- Chernova O.F., Vasyukov D.D., Savinetsky A.B.*, 2019. Identification of fossil mammal fur from ancient Eskimo settlements of Chukotka // *Зоологический журнал*. Т. 98. № 10. С. 1186–1202.
- Chernova O.F., Protopopov A.V., Boeskorov G.G., Pavlov I.S., Plotnikov V.V., Suzuki N.*, 2020. First description of the fur of two cubs of fossil Cave Lion *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) found in Yakutia in 2017 and 2018 // *Doklady Biological Sciences*. V. 492. № 1. P. 93–98.
- Chernova O.F., Boeskorov G.G.*, 2023. Structure of the hair of the Don hare *Lepus tanaiticus* (Leporidae, Lagomorpha) first found in Pleistocene deposits in Yakutia, Russia // *Biological Bulletin*. V. 50. № 9. P. 2471–2491.
- Chernova O.F., Zherebtsova O.V.*, 2023. Architecture of vibrissae in eight rodent species of Ctenohystrica (Rodentia): A comparative SEM study // *Zoologischer Anzeiger – A journal of comparative zoology*. V. 307. P. 54–69.
- Gharu J., Trevedi S.*, 2016. Ancient hairs: need for morphological analysis of Prehistoric and extant mammals // *Vertebrate Zoology*. V. 66. № 2. P. 221–224.
- Gilbert M.T.P., Tomsho L.P., Rendulic S. et al.*, 2007. Whole-genome shotgun sequencing of mitochondria from ancient hair shafts // *Science*. V. 317. P. 1927–1930.
- Keller A.*, 1981. Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: V. Carnivora, VI. Artiodactyla // *Revue suisse de Zoologie*. T. 88. Fasc. 3. P. 803–820.
- Keller A.*, 1984. Etude sur la structure fine des jarres dorsaux de quelques Canides sauvages et domestiques de genre *Canis* (Mammalia: Canidae) // *Revue suisse de Zoologie*. T. 91. Fasc. 4. P. 973–992.
- Kennedy A.J.*, 1982. Distinguishing characteristics of the hairs of wild and domestic canids from Alberta // *Canadian Journal of Zoology*. V. 60. P. 536–541.
- Kirillova I.V., Plicht J.V.D., Gubin S.V. et al.*, 2016. Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions // *An International Journal of Quaternary Research, Boreas*. 10.1111/bor.12162; ISSN0300-9483.
- Kirillova I.V., Zanina O.G., Chernova O.F. et al.*, 2015. Ancient bison from the Rauchua River mouth (Chukotka, Russia) // *Journal of Quaternary Research*. V. 84. P. 232–245.
- Moore J.D., Spence L.E., Dugnolle C.E.*, 1974. Identification of the dorsal guard hairs of some mammals of Wyoming. W.G. Hepworth, ed. // *Wyoming Game and Fish Department Commission Bulletin*. Cheyenne. № 14. 77 p.
- Novacek M.J.*, 1997. Mammalian evolution: an early record bristling with evidence // *Current Biology*. V. 7. № 8. P. 489–491.
- Plotnikov V.V., Protopopova A.V., Naoki Suzuki*, 2023. Love Dalen fossils of the Wolf (*Canis* sp.) from the Middle Reaches of the Indigirka River from the Late Pleistocene in Yakutia // *Biology Bulletin*. V. 50. № 5. P. 7–15.
- Prescott T.J., Grant R.A., Mitchinson B.M.*, 2011. Vibrissal behavior and function // *Scholaria*. V. 6. № 11: 6642.
- Quist B.M., Farugi R.A., Hartmann M.J.Z.*, 2011. Variation in Young’s modulus along the length of a rat vibrissa // *Journal of Biomechanics*. V. 44. P. 2775–2781.
- Sidorchuk E.A., Bochkov A.V., Weiterschan Th., Chernova O.F.*, 2019. A case of mite-on-mammal ectoparasitism from Eocene Baltic amber (Acari: Prostigmata: Myobiidae and Mammalia: Erinaceomorpha) // *Journal of Systematic Palaeontology*. V. 17. № 4. P. 331–347.
- Sokolov V.E., Kulikov V.F.*, 1987. The structure and function of the vibrissal apparatus in some rodents // *Mammalia*. V. 51. P. 125–138.
- 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 // *Nagykov’acsi, Hungary*. Pars. Ltd. <https://doi.org/10.18655/hairatlas>. [www.hairatlas.hu](http://www.hairatlas.hu)
- Welker W.*, 1964. Analysis of sniffing of the albino rat. Behaviour. V. 22. P. 223–244. [www.alaskafurid/wordpress.com](http://www.alaskafurid/wordpress.com)

**COMPARATIVE MICROANATOMY OF THE GUARD HAIRS  
IN THE LATE PLEISTOCENE WOLF (*CANIS LUPUS* SSP.)  
FROM THE LATE QUATERNARY DEPOSITS  
OF YAKUTIA, BASED ON SEM OBSERVATIONS**

**O. F. Chernova<sup>1,\*</sup>, A. I. Klimovsky<sup>2,\*\*</sup>, A. V. Protopopov<sup>2,3,\*\*\*</sup>**

<sup>1</sup>*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
Moscow, 119071 Russia*

<sup>2</sup>*Academy of Sciences of the Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk, 677000 Russia*

<sup>3</sup>*M.K. Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677000 Russia*

\* e-mail: [olga.chernova.moscow@gmail.com](mailto:olga.chernova.moscow@gmail.com)

\*\* e-mail: [aissen87@mail.ru](mailto:aissen87@mail.ru)

\*\*\* e-mail: [a.protopopov@mail.ru](mailto:a.protopopov@mail.ru)

Using scanning electron microscopy, a comparative morphological analysis of the fine structure of the guard hairs in the mummy of an adult male ancient wolf (*Canis lupus* ssp.) with an age of  $45504 \pm 150$  BP, found in the late Pleistocene deposits in Yakutia, was carried out. Guard hairs selected for maximum thickness (guard I) vary significantly in different areas of the wolf's skin in profile and metric data, and the vibrissae show a special medullary structure. The fine structure of the cellular medulla of the hair in the ancient wolf is shown to be similar to that of extant representatives of Caninae, such as the jackal (*C. aureus*), maned (*Chrysocyon brachyurus*) and red wolves (*Cuon alpinus*), some breeds of domestic dogs (*Canis familiaris*) (Akita Inu, Basset, Dalmatian, Irish Terrier, Miniature Schnauzer, Russian Greyhound, Hortaya Greyhound), and African fox (*Vulpes pallida*). In these species, the disordered (lacey or spongy) medulla of the thickest part of the hair shaft ("shield") differs from the ordered (cellular, with regularly located large cavities) medulla of the fox (*V. vulpes*), gray (*V. ferrilata*) and Tibetan foxes (*Urocyon cinereoargenteus*), arctic fox (*Alopex lagopus*), corsac fox (*Vulpes corsac*), American corsac fox (*V. velox*). By this feature, it is possible to distinguish the hair of wolves and foxes, if we compare the medial part of the hair, since at the base of the hair a cellular medulla is found in some breeds of dogs (Akita Inu, Mastino Napoletano, Miniature Schnauzer, Hortai Greyhound) and corsac fox. The cuticle pattern greatly varies along the guard hair shaft, which is typical of wolves and foxes. This is especially specific in the area of the shaft in front of its thickened part, as it consists of lanceolate or diamond petal scales extended along the hair. The cuticle pattern formed by lance-shaped or diamond petal scales is quite similar in ancient and extant wolves, arctic foxes and African foxes. Yet the cuticle of the hair of many other species differs from that of wolves. Thus, such a feature as the presence of lanceolate or diamond petal cuticle on the hair is of limited importance for distinguishing between the species. We have shown that the hair of an ancient wolf in its fine structure (the thickness of the shaft, the degree of development of the medulla and its microanatomy, the cuticle pattern and its variability along the guard hair shaft) is practically not different from that of recent wolves, this confirming that the wolf as a species had already been fully formed in the Pleistocene. The fine structure of wolf hair differs from that of foxes, but has features similar to the hair of the jackal and domestic dog, this confirming the phylogenetic connections with the latter two genera.

*Keywords:* Canidae, extinct wolf, hair architecture, cuticle, medulla, interspecies differences

## ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА УСПЕШНОСТЬ ПЕРЕДАЧИ СООБЩЕНИЙ ПРИ МОНИТОРИНГЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ (*RANGIFER TARANDUS*) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СПУТНИКОВОЙ СИСТЕМЫ “ARGOS”

© 2024 г. В. Н. Мамонтов<sup>a,\*</sup>, А. Л. Сальман<sup>b,\*\*</sup>

<sup>a</sup> ФГБУН “Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени Академика Н.П. Лаврова  
Уральского отделения Российской академии наук”, Архангельск, 163020 Россия

ООО “ЭС-ПАС”, Москва, 125171 Россия

\*e-mail: mamont1965@list.ru

\*\*e-mail: a.salman@es-pas.com

Поступила в редакцию 29.04.2024 г.

После доработки 16.08.2024 г.

Принята к публикации 17.09.2024 г.

В настоящее время в экологических исследованиях все активнее используются средства спутниковой телеметрии. В результате исследователи получают большой массив данных об использовании пространства животными. Но, несмотря на совершенство современных спутниковых систем навигации и передачи данных, сообщения о позициях животных поступают крайне неравномерно. В данной статье мы рассматриваем основные технические и природные факторы, которые могут оказывать влияние на успешность получения космическими аппаратами спутниковой системы “Argos” сообщений, излучаемых установленными на животных радиомаяками. Показано, что из природных факторов во время нахождения животного под пологом леса в наибольшей степени влияет сомкнутость крон деревьев. Данное влияние может нивелироваться обилием снега в кронах после сильных снегопадов. Более слабое влияние оказывает плотная облачность. Из технических факторов, связанных с особенностями пролетов спутников системы “Argos”, успешность приема сообщений обуславливают, прежде всего, максимальный угол подъема спутника над линией горизонта и интенсивность пролетов спутников, имеющих максимальный угол подъема над горизонтом более 10°, в единицу времени. Этими факторами определяется значительная неравномерность получения сообщений. В ночные часы и около полудня в связи с сокращением количества пролетов спутников и снижением высоты их траекторий успешность приема сообщений (количество принятых сообщений от количества передаваемых ошейниками) может снижаться до 3%.

*Ключевые слова:* спутниковая телеметрия, спутниковая система “Argos”, перемещения животных, прием сообщений спутниками

DOI: 10.31857/S0044513424090089, EDN: triqvu

В последние десятилетия в экологических исследованиях все чаще используются методы, основанные на анализе данных спутниковой телеметрии перемещений животных (Amstrup et al., 2004; Cagnacci et al., 2010; Coxen et al., 2017; Walton et al., 2018; Csermak-Jr et al., 2022; Leonard et al., 2020 и др.). Применение GPS-модулей в ошейниках значительно повысило точность определения местоположений животных, особенно после начала активного использования технологии GNSS, представляющей собой комбинацию существующих спутниковых навигационных систем (GPS,

ГЛОНАСС, а в некоторых моделях также Galileo и Beidou) (Frair et al., 2010; Forin-Wiart et al., 2015; Fernandez-Rodriguez et al., 2023). Тем не менее существующие системы спутниковой телеметрии в определенных условиях могут передавать неточные данные о местоположении, что приводит к неправильным выводам о форме и площади индивидуального участка обитания, об интенсивности перемещений или к искажению результатов анализа выбора местообитаний (DeCesare et al., 2005; Sager-Fradkin et al., 2007; Webb et al., 2013; Garcia-Jimenez et al., 2020). Кроме того, наряду с точностью

определения местоположения животного, на результаты исследования большое влияние оказывает периодичность получения данных (Lombardi et al., 2022; Fernandez-Rodriguez et al., 2023). Важнейшим направлением экологических исследований с использованием спутниковой телеметрии перемещений животных является анализ выбора ресурса, результаты которого могут быть использованы при обосновании необходимости сохранения определенного набора местообитаний, наиболее интенсивно используемых животными в том или ином сезоне. Достоверность результатов анализа обеспечивается достаточностью размеров выборки, которая определяется количеством отслеживаемых животных и количеством полученных позиций каждой особи (Hebblewhite, Haydon, 2010; Street et al., 2021). Стрит с соавторами (Street et al., 2021) утверждает, что достоверность результатов анализа выбора ресурса в значительной степени зависит от вариабельности ландшафта в границах участка обитания и степени специализации вида, в некоторых случаях высокая достоверность может быть достигнута при малом количестве помеченных особей и небольшом количестве позиций. Следует заметить, что наряду с неточностью и пропусками географической привязки позиций под влиянием внешних факторов существует значительная неравномерность получения данных, отправляемых передатчиком ошейника с использованием космических аппаратов. Многие исследователи с целью избежать неравномерности поступления данных с участков с благоприятными или сложными условиями связи со спутником при анализе проводят стандартизацию данных, включая только часть полученных позиций (обычно в определенные часы дня) (De Groeve et al., 2020; Lombardi et al., 2021; Oeser, 2022). В данном случае сокращение количества позиций, особенно, при выборе 4–6 позиций в сутки, может привести к недостоверным выводам о размерах участка, используемого животным в течение суток. Следует также учесть, что циркадные ритмы животных обычно тесно связаны с изменением освещенности в результате смены времени суток, а в высоких широтах время восхода и захода солнца в разные периоды года может смещаться на 7–8 часов. В результате анализ распределения малого количества позиций в фиксированные часы суток без учета сезонной изменчивости длины светового дня может привести к исключению позиций, полученных в периоды максимальной активности либо пассивного отдыха. В этом случае могут быть сделаны неверные выводы об интенсивности использования животным пространства в течение суток или определенного сезона.

Как уже упоминалось, поступление данных с определенными местоположениями животных при непрерывной передаче в течение суток может

происходить крайне неравномерно, поэтому при стандартизации данных необходимо учитывать вероятность получения позиций в разное время суток. В данной статье мы пытаемся выяснить, какие внешние факторы влияют на интенсивность поступления сообщений.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Исследование выполнено на юго-востоке Архангельской области (61.68° с.ш., 045.78° в.д.). Участок исследований представляет собой высокую (более 30 м над уровнем долины) надпойменную террасу Северной Двины, поросшую сосновыми лесами на песчаных почвах, с прилегающей к ней обширной болотной системой с крупными островами разреженных заболоченных лесов. Рельеф слабовсхолмленный с перепадом абсолютных высот от 60 до 82 м над ур. м. Леса надпойменной террасы представлены сложной мозаикой сосняков брусничного и мохово-лишайникового типов разного возраста: от молодняков на гарях и вырубках до небольших участков старовозрастных лесов. Болота преимущественно вахтово-сабельниково-сфагновые или осоково-пушицево-сфагновые. Среди болот встречаются сосновые боры на минеральных островах, переувлажненные участки елово-сосновых лесов вахтово-сфагнового и осоково-сфагнового типов и березовые редколесья на кромках осоково-вахтово-сфагновых болот.

Исследование выполнено в первой половине зимы с 14.11.2023 по 27.12.2023 г. В этот период на участке исследований функционировали 3 ошейника “Квазар” (ООО “ЭС-ПАС”, Россия), установленных на диких северных оленях (*Rangifer tarandus* (Linnaeus 1758)). Позиционирование осуществляется с использованием глобальных навигационных систем GPS и ГЛОНАСС каждые 10 минут, передача сообщений – каждые 2.5 минуты. Каждая определенная позиция передается в виде кодированных сообщений трижды: сразу после привязки, через 62.5 минуты и через 125 минут. Это повышает шансы на получение сообщения о местоположении животного. В четвертом сообщении в течение 10-минутного цикла передается закодированная информация о поведении животного. Поведение определяется нейросетью на основе информации, поступающей от датчиков движения. В данном исследовании анализируется влияние внешних факторов на общее количество полученных сообщений, вне зависимости от закодированной в них информации.

Для приема сообщений в районе исследований используется девять космических аппаратов спутниковой группировки Argos:

- A1 – инновационный французский микро-спутник-демонстратор ANGELS;
- CS – современный малый инновационный американский спутник GAZELLE;
- MB (METOP-B), MC (METOP-C) – европейские метеорологические спутники METOP;
- NK (NOAA-15), NN (NOAA-18), NP (NOAA-19) – американские метеорологические спутники NOAA;
- O3 – индийский океанографический спутник OCEANSAT-3;
- SR – индийский альтиметрический спутник SARAL.

Траектории всех спутников на каждом витке вокруг земного шара смещаются в меридиональном направлении, в результате чего изменяется продолжительность нахождения спутника над горизонтом относительно неподвижного наблюдателя, максимальная высота его подъема над линией горизонта, азимут на наиболее высокую часть траектории. На 61.7° с.ш. каждый спутник в течение примерно 7–8.5 часов в сутки не появляется над линией горизонта, обычно эти периоды приходятся на темное время суток. Спутник CS не появляется над горизонтом в среднем в период с 16:09 до 00:12 UTM, MB – с 20:26 до 04:20 UTM, MC – с 20:33 до 04:19 UTM, NK – с 18:27 до 02:19 UTM, NN – с 21:41 до 05:23 UTM, NP – с 19:35 до 03:46 UTM, O3 – с 22:55 до 07:05 UTM. Только два спутника в ночные часы продолжают пролетать над исследуемым участком. Они уходят за горизонт в среднем в период A1 – с 04:16 до 13:30 UTM, SR – с 04:51 до 12:49 UTM. Все эти особенности траекторий обуславливают неравномерность интенсивности пролета спутников над районом исследований, что оказывает влияние на успешность получения сообщений, передаваемых ошейником. В данном исследовании выполнен анализ влияния количества спутников, появляющихся над горизонтом в течение часа, максимальной высоты их траектории (в градусах над линией горизонта), азимута на наиболее высокую часть траектории спутника, а также типа спутника на результативность передачи данных. Кроме того, учитывая, что спутники, имеющие максимальный угол подъема над горизонтом менее 10°, принимают гораздо меньше сообщений, дополнительно была изучена зависимость количества сообщений, принятых в течение часа, от количества спутников, имеющих максимальный угол подъема над горизонтом более 10°, в течение того же периода времени.

Среди природных факторов, влияющих на получение пользователем сообщений, рассматриваются: облачность, осадки, сомкнутость крон деревьев в месте нахождения животного в момент успешной

передачи сообщения и наличие снега на ветвях в кронах деревьев (кухты). Сведения о погодных условиях получены из архива метеостанции “Красноборск” Росгидромета, расположенной на расстоянии около 20 км на ЮЮВ от района исследований (Архив погоды в Красноборске (gr5.ru)). В соответствии с количеством облаков выделено 3 категории фактора: ясно (облака покрывают не более 20% неба), облачно (облака покрывают от 20 до 80% неба), пасмурно (облака покрывают более 80% неба). Осадки также разделены на три категории: осадков нет, слабые осадки (до 1 мм в течение 3 часов) и сильные осадки (более 1 мм в течение 3 часов). Сведения о наличии снега на ветвях деревьев получены с использованием автономных фоторегистраторов (фотоловушек) Seelock S308, установленных на исследуемом участке. Выделено 3 категории наличия кухты: полное отсутствие снега на ветвях деревьев; тонкий слой снега на ветвях и хвое сосен и плотные шапки снега в кронах. Сомкнутость крон на участке исследования определена на основе анализа спутниковых снимков земной поверхности высокого разрешения, находящихся в свободном доступе в сети Internet (<https://bestmaps.ru/map/esri/sat/14/61.6971/45.7038>). Сомкнутость крон также оценивалась в трех категориях: открытые пространства (без древостоя или с разреженным древостоем с сомкнутостью крон менее 10%); разреженные леса (участки с сомкнутостью крон от 10 до 30%); плотные хвойные леса (участки с сомкнутостью крон выше 30%). Для каждой полученной позиции с использованием программного обеспечения QGIS3.28.2 определена категория сомкнутости, в которой находился зверь в момент передачи сообщения.

Всего за исследуемый период получено 8139 сообщений, от 0 до 5 сообщений за один пролет спутника, от 0 до 14 сообщений в течение часа. Статистическая обработка данных выполнена в Statgraphics Centurion 19 – X64. Выборки, характеризующие количество полученных сообщений в единицу времени или за один пролет спутника, соответствуют распределению Пуассона. Соответственно, при анализе данных были построены обобщенные линейные модели регрессии Пуассона. При анализе данных использованы два варианта моделей: первый вариант создан на основе количества сообщений, полученных за один пролет спутника над исследуемой территорией; второй – на основе количества сообщений, принятых в течение часа. В каждом варианте была выбрана лучшая модель на основе информационного критерия Akaike.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В среднем период обращения спутников, используемых для получения сообщений, составляет

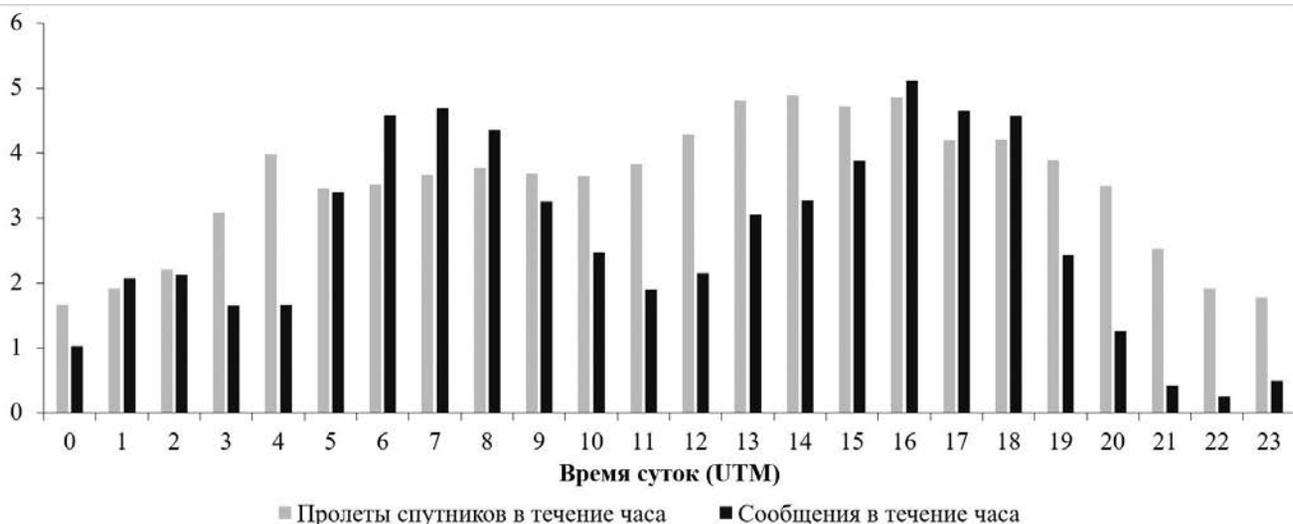


Рис. 1. Среднее количество спутников, поднимающихся над линией горизонта, и среднее количество сообщений, принятых в течение одного часа.

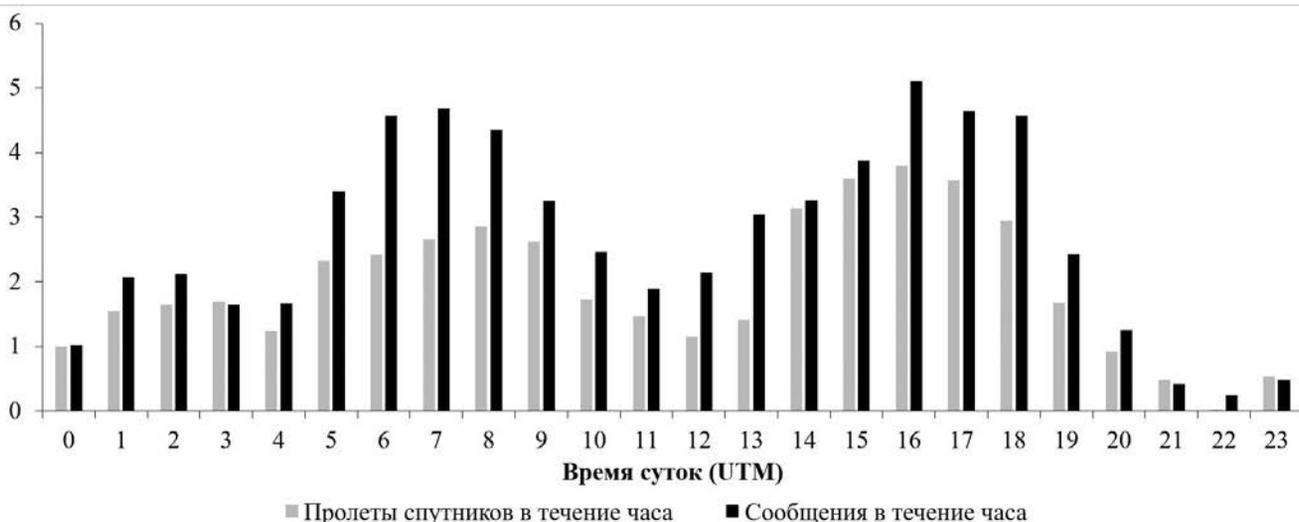


Рис. 2. Среднее количество спутников, имеющих максимальный угол подъема над горизонтом более 10°, и среднее количество сообщений, принятых в течение часа.

около 90 минут. Для каждого аппарата характерны периоды, когда он не поднимается над линией горизонта. Для широты N61.7 они могут быть продолжительностью около 6 часов 50 минут или 8 часов 30 минут. Таким образом, на исследуемой территории каждый из девяти космических аппаратов спутниковой группировки Argos появляется над линией горизонта 10–11 раз в течение суток. В связи с тем, что траектории движения спутников построены таким образом, чтобы как можно реже уходить в тень Земли, интенсивность пролетов спутников в темное время суток (с 21:00 до 03:00

UTM) значительно снижается. Сокращается и количество принятых сообщений, передаваемых ошейником, но динамика поступления сообщений не соответствует изменениям интенсивности пролета спутников (рис. 1). В темное время суток, кроме интенсивности пролета, также снижается количество спутников с высотой траектории более 10° над линией горизонта (с 19:00 до 05:00 UTM). Второй период с малым количеством спутников, достаточно высоко поднимающихся над линией горизонта, существует около полудня по местному времени (с 10:00 до 14:00 UTM) (рис. 2). Анализ

количества сообщений, принятых спутниками с разной высотой траектории, показал, что лишь около 7% спутников, имеющих максимальный угол подъема над горизонтом менее 10°, принимают хотя бы одно сообщение, переданное ошейником.

Из числа спутников, имеющих максимальный угол подъема над горизонтом от 10° до 20°, сообщения принимают уже 28.8% аппаратов. Поэтому в качестве одного из факторов, оказывающих влияние на успешность приема сообщений, принят показатель количества спутников, которые в течение часа имеют максимальный угол подъема над горизонтом более 10°.

Для анализа влияния высоты траектории и модели космического аппарата на успешность приема сообщений, передаваемых ошейником, была построена обобщенная линейная модель регрессии Пуассона на основе данных о распределении количества сообщений, полученных за один пролет спутника. В анализ включены следующие факторы: высота траектории спутника над горизонтом, азимут на наивысшую точку траектории спутника, модель спутника, облачность, наличие осадков, сомкнутость крон деревьев и наличие кусты. Количество сообщений оценивалось индивидуально для каждого ошейника, так как передающие устройства при одном и том же пролете спутника могли находиться в разных типах местообитаний, отнесенных к разным категориям сомкнутости крон. Всего в анализ включено 11 708 пролетов девяти спутников. Во время 4772 пролетов спутники приняли от 1 до 5 сообщений. Всего принято 8139 сообщений. На основе информационного критерия Akaike выбрана модель, включающая 5 факторов: высоту траектории, модель спутника, облачность, сомкнутость крон и наличие кусты.

Уравнение данной модели регрессии Пуассона имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} \text{Messages} = & \exp(-1.16565 + 0.0263175 * \text{Elevation} - \\ & - 0.987241 * \text{Satellite} = A1 - 0.0634976 * \text{Satellite} = \\ & = \text{CS} - 0.663935 * \text{Satellite} = \text{MB} + \\ & + 0.183478 * \text{Satellite} = \text{MC} - 0.0859905 * \text{Satellite} = \\ & = \text{NK} + 0.0199425 * \text{Satellite} = \text{NN} + \\ & + 0.0915314 * \text{Satellite} = \text{NP} - 0.0720475 * \text{Satellite} = \\ = & \text{O3} + 0.0841316 * \text{Clouds} = 0 + 0.0715824 * \text{Clouds} = \\ = & 1 + 0.914725 * \text{Canopy} = 0 + 0.238105 * \text{Canopy} = \\ & 1 - 0.223522 * \text{Kuhta} = 0 - 0.0697705 * \text{Kuhta} = 1), \end{aligned}$$

где Messages – количество сообщений, принятых за один пролет спутника;

Elevation – высота наивысшей точки траектории спутника, в градусах над горизонтом;

Satellite = A1, Satellite = CS, Satellite = MB и т.д. – модели спутников;

Clouds = 0 – ясно (облачность менее 20%);

Clouds = 1 – облачно (облачность 20–80%);

Canopy = 0 – открытые пространства (сомкнутость крон не более 10%);

Canopy = 1 – разреженные леса (сомкнутость крон от 10 до 30%);

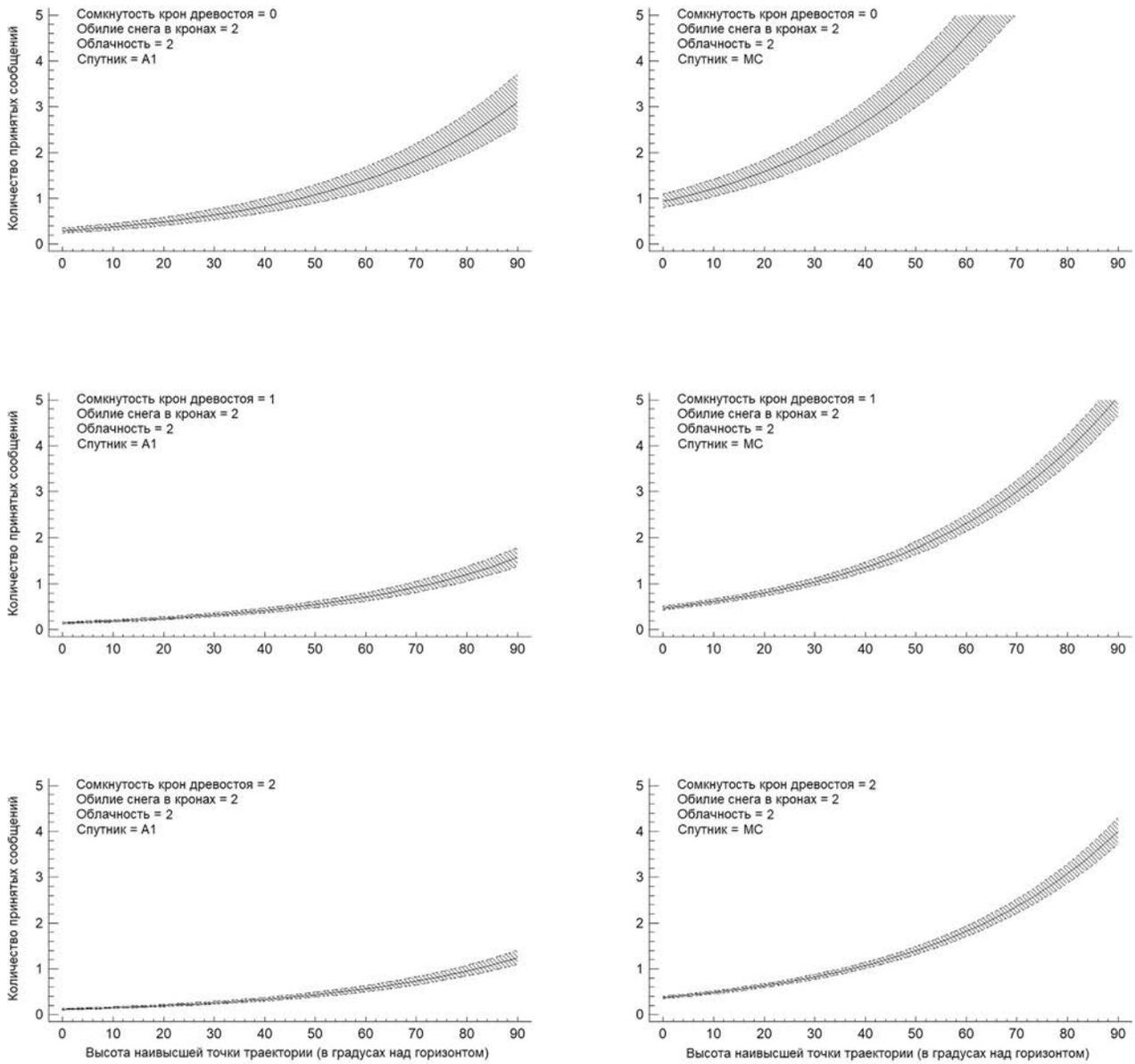
Kuhta = 0 – отсутствие снега на ветвях деревьев;

Kuhta = 1 – тонкий слой снега на ветвях деревьев.

Примечания. В данной модели за стандартные условия приняты: пасмурное небо, высокая сомкнутость крон (более 30%), обильная кучта (плотные шапки снега на кронах). Отклонения в приеме сообщений разными моделями спутников указаны в сравнении с успешностью приема индийским альтиметрическим спутником SARAL (SR).

Данная модель объясняет 31.2% варьирования количества сообщений, принятых за один пролет спутника. Благодаря равнинному характеру местности азимут наивысшей точки траектории спутника не оказывал существенного воздействия на количество принятых сообщений. Наличие осадков во время передачи сообщений также не оказало заметного воздействия на количество принятых сообщений. Наибольшее влияние на успешность приема сообщений оказывает высота траектории спутника. При увеличении высоты траектории успешность приема экспоненциально возрастает. Из природных факторов наибольшее влияние оказывает тип местообитаний, в котором в момент передачи сообщения находится животное. Наилучший прием наблюдался при передаче с открытых участков. При нахождении животного в плотных насаждениях с высокой сомкнутостью крон успешность приема сообщений заметно снижается (рис. 3). Влияние облачности заметно слабее. Лишь плотная облачность оказывает отрицательное влияние на успешность приема сообщений (рис. 4). Наличие снега на ветвях в кронах деревьев оказывает положительное влияние на успешность приема сообщений спутниками, особенно при его высоком обилии (рис. 5). Успешность приема сообщений также сильно зависит от модели спутника, находящегося в зоне видимости в момент передачи сообщения ошейником. Наибольший пропуск сообщений характерен для инновационного французского микроспутника-демонстратора ANGELS (A1) и европейского метеорологического спутника METOP-B (MB). Наилучший прием обеспечивают европейский метеорологический спутник METOP-C (MC), а также американские метеорологические спутники NOAA-18 (NN) и NOAA-19 (NP) (рис. 6).

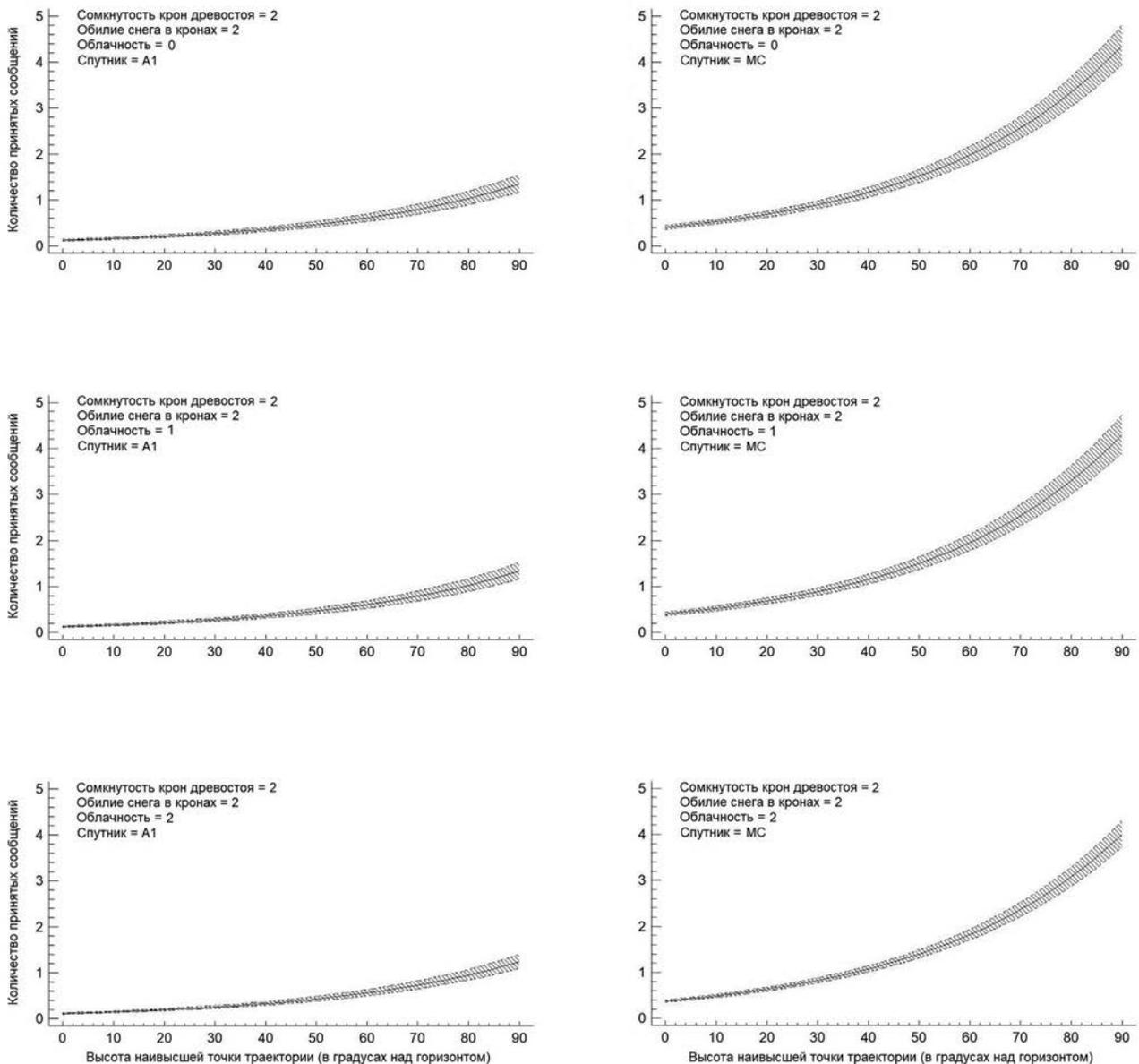
Вторая модель рассматривает влияние интенсивности пролета спутников и природных факторов на количество полученных сообщений. В течение часа количество спутников над горизонтом варьировало от 0 до 9, количество спутников, имеющих максимальный угол подъема над горизонтом более 10°, – от 0 до 8, количество принятых



**Рис. 3.** Влияние сомкнутости крон на успешность приема сообщений спутниками с минимальным (A1) и максимальным (MC) количеством принятых сообщений при прочих условиях, принятых за стандартные.

Классификация факторов и их обозначения в приведенной выше формуле модели (в скобках):

По оси x – высота наивысшей точки траектории спутника (в градусах над горизонтом) (Elevation); по оси y – (Messages) – количество сообщений (Messages), принятых за один пролет спутника. Факторы: сомкнутость крон дровостоя = 0 (Canopy = 0) – открытые пространства (сомкнутость крон не более 10%); сомкнутость крон дровостоя = 1 (Canopy = 1) – разреженные леса (сомкнутость крон от 10 до 30%); сомкнутость крон дровостоя = 2 (Canopy = 2) – плотные леса (сомкнутость крон более 30%); обилие снега в кронах = 0 (Kuhta = 0) – отсутствие снега на ветвях деревьев; обилие снега в кронах = 1 (Kuhta = 1) – тонкий слой снега на ветвях деревьев; обилие снега в кронах = 2 (Kuhta = 2) – плотные шапки снега на ветвях деревьев; облачность = 0 (Clouds = 0) – ясно (облачность менее 20%); облачность = 1 (Clouds = 1) – облачно (облачность 20–80%); облачность = 2 (Clouds = 2) – пасмурно (облачность более 80%); Спутник = A1 (Satellite = A1), Спутник = MC (Satellite = MC) – модели спутников (см. описание в разделе “Материал и методики”).



**Рис. 4.** Влияние облачности на успешность приема сообщений спутниками с минимальным (A1) и максимальным (MC) количеством принятых сообщений при прочих условиях, принятых за стандартные. Классификация факторов соответствует подписи к рис. 3.

сообщений – от 0 до 14. На основе информационного критерия Akaike выбрана модель, включающая 4 фактора: количество спутников, имеющих максимальный угол подъема над горизонтом более 10°; облачность; сомкнутость крон и наличие кучты.

Уравнение данной модели регрессии Пуассона имеет следующий вид:

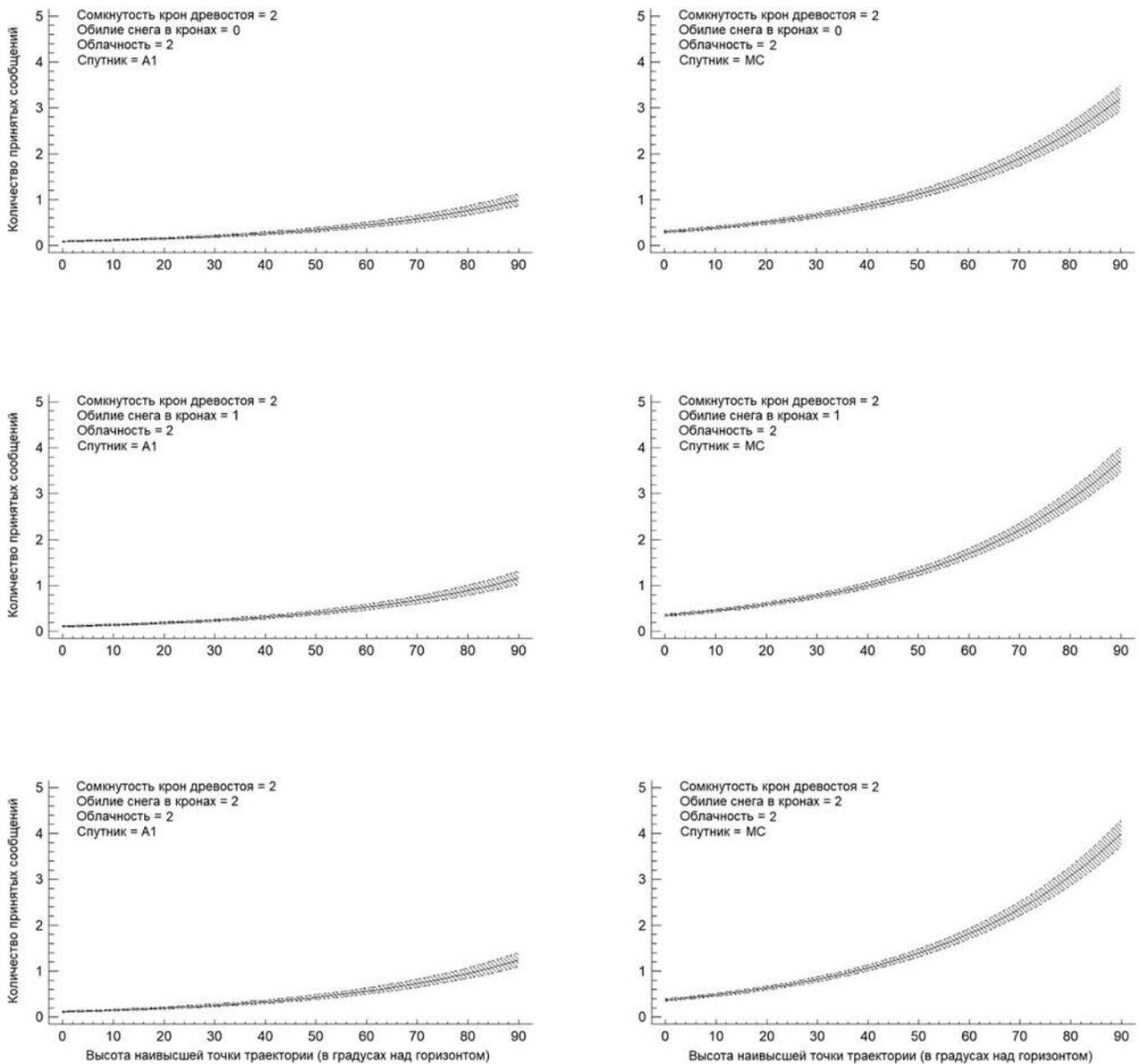
$$\text{Messages} = \exp(-0.0295914 + 0.309619 * \text{Satellite} > 10 + 0.0823792 * \text{Clouds} = 0 + 0.135578 * \text{Clouds} = 1 + 0.871145 * \text{Canopy} = 0 +$$

$$+ 0.197295 * \text{Canopy} = 1 - 0.203318 * \text{Kuhta} = 0 - 0.0921113 * \text{Kuhta} = 1),$$

где  $\text{Satellite} > 10$  – количество спутников, которые в течение часа имеют максимальный угол подъема над горизонтом более 10°.

Остальные обозначения соответствуют обозначениям в уравнении предыдущей модели.

Данная модель объясняет 31.2% варьирования количества сообщений, принятых в течение одного



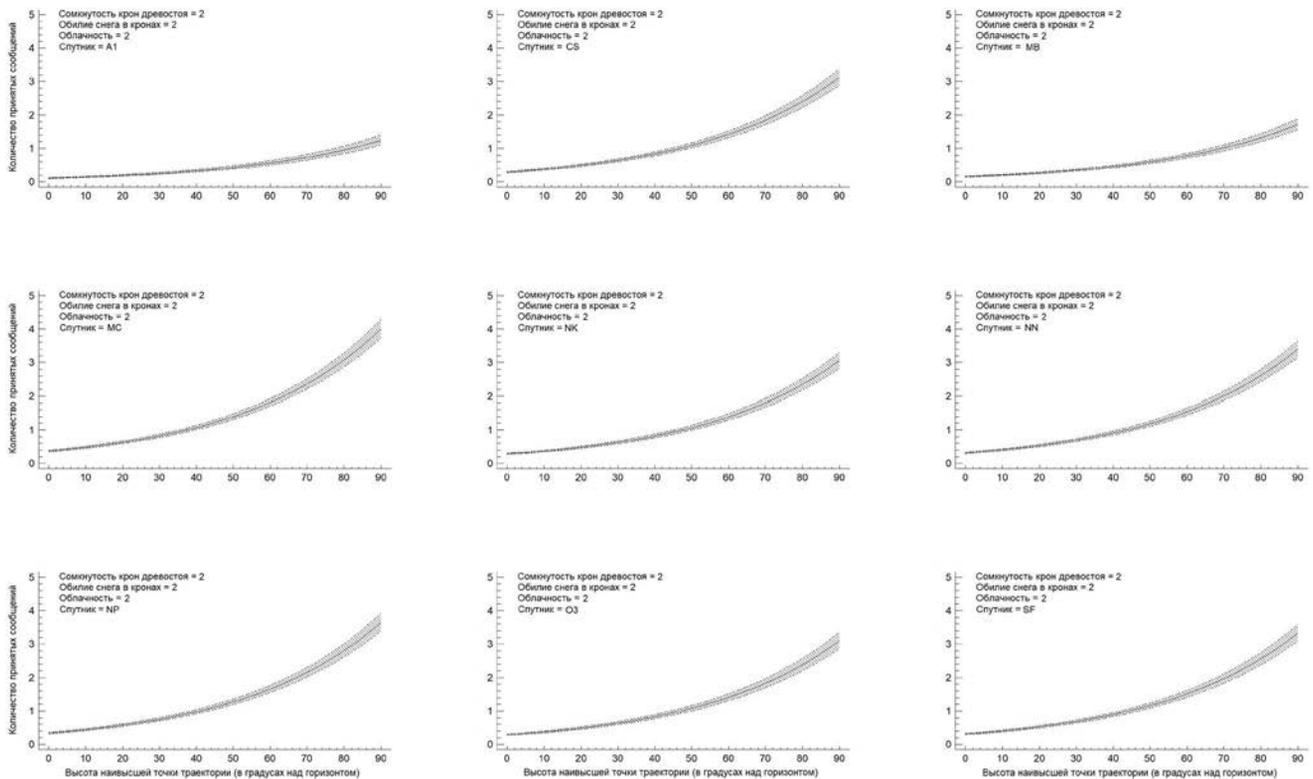
**Рис. 5.** Влияние кукты на успешность приема сообщений спутниками с минимальным (А1) и максимальным (МС) количеством принятых сообщений при прочих условиях, принятых за стандартные. Классификация факторов соответствует подписи к рис. 3.

часа. Количество принятых в течение часа сообщений экспоненциально растет по мере увеличения количества спутников, поднимающихся выше  $10^\circ$  над горизонтом. Общее количество спутников, появляющихся над горизонтом в течение часа, оказывает меньшее влияние на успешность приема сообщений. Модель с общим количеством спутников в течение часа и природными факторами, аналогичными рассматриваемой модели, объясняет лишь 23.2% отклонений в количестве сообщений в течение часа. В рассматриваемой модели влияние

природных факторов аналогично рассмотренному выше, при анализе модели с количеством сообщений, полученных спутником за один пролет (рис. 7).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа демонстрируют высокую степень зависимости успешности приема сообщений от высоты траектории спутников, а также от интенсивности их появления выше  $10^\circ$  над линией горизонта. Анализ траекторий орбит

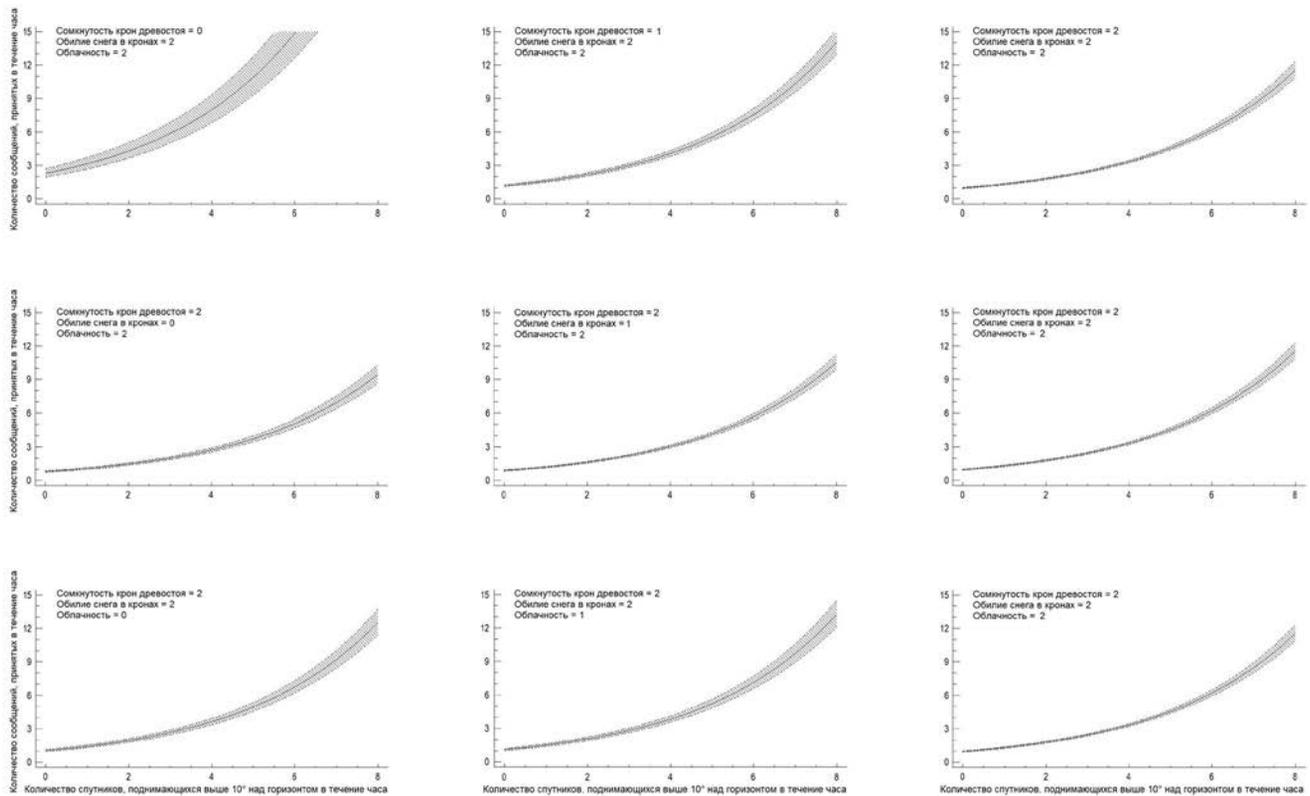


**Рис. 6.** Различия успешности приема сообщений разными моделями спутников при прочих условиях, принятых за стандартные. Классификация факторов соответствует подписи к рис. 3.

спутников показал, что наблюдается высокая неравномерность интенсивности пролета спутников над линией горизонта на высоте, достаточной для уверенного приема сообщений. Наибольшее влияние эти факторы оказывают на успешность приема сообщений в период с 20:00 до 01:00 UTM, когда в течение часа на высоту более  $10^\circ$  над линией горизонта поднимаются от 0 до 3 спутников. При этом в этот период в течение часа три спутника имеют максимальный угол подъема над горизонтом выше  $10^\circ$  лишь в 2% случаев, а в 26% случаев спутники на данной высоте не наблюдаются. Следует также заметить, что 25% пролетов в этот период приходятся на инновационный французский микроспутник-демонстратор ANGELS (A1), эффективность приема сообщений которым минимальна. Поэтому, несмотря на то, что ошейник регулярно передает по 24 сообщения в течение часа, в указанный период в течение часа в среднем получено  $0.74 \pm 0.05$  сообщений с одного действующего ошейника, то есть около 3.1% от количества переданных. Периоды наилучшего приема сообщений приходятся на временные промежутки с 05:00 до 10:00 и с 16:00 до 19:00 UTM. В указанные периоды только в 3.4% случаев в течение часа

над горизонтом поднимался только один спутник, имеющий максимальный угол подъема более  $10^\circ$ , а в 57.3% случаев таких спутников наблюдалось от 4 до 8. В результате для этих временных промежутков характерна высокая успешность приема сообщений. В среднем в течение часа принято  $4.51 \pm 0.10$  сообщений, около 18.8% от количества переданных ошейниками.

Неравномерность получения сообщений может усугубляться природными факторами, также оказывающими воздействие на успешность приема данных. Плотная облачность может оказывать небольшое негативное влияние на количество сообщений, принятых спутниками. Гораздо большее влияние оказывает сомкнутость крон деревьев, в результате чего в периоды, когда животное находится под пологом плотного леса, успешность приема сообщений снижается. Вероятно, это связано с тем, что ветви деревьев создают своеобразную экранирующую сетку, препятствующую прохождению сигнала. Это подтверждается положительным влиянием обильного снега, налипшего на ветви в кронах деревьев (кухты). В этом случае ветви объединяются снегом в единую, незначительно



**Рис. 7.** Влияние природных факторов на количество сообщений, принятых в течение часа, на фоне изменения интенсивности пролета спутников, поднимающихся выше  $10^\circ$  над горизонтом в тот же период.

Классификация факторов и их обозначения в приведенной выше формуле модели (в скобках).

По оси  $x$  – количество спутников, имеющих максимальный угол подъема над горизонтом более  $10^\circ$ , в течение часа (Satellite > 10); по оси  $y$  – количество сообщений, принятых в течение часа (Messages). Факторы: сомкнутость крон древостоя = 0 (Сапору = 0) – открытые пространства (сомкнутость крон не более 10%); сомкнутость крон древостоя = 1 (Сапору = 1) – разреженные леса (сомкнутость крон от 10 до 30%); сомкнутость крон древостоя = 2 (Сапору = 2) – плотные леса (сомкнутость крон более 30%); обилие снега в кронах = 0 (Kuhta = 0) – отсутствие снега на ветвях деревьев; обилие снега в кронах = 1 (Kuhta = 1) – тонкий слой снега на ветвях деревьев; обилие снега в кронах = 2 (Kuhta = 2) – плотные шапки снега на ветвях деревьев; облачность = 0 (Clouds = 0) – ясно (облачность менее 20%); облачность = 1 (Clouds = 1) – облачно (облачность 20–80%); облачность = 2 (Clouds = 2) – пасмурно (облачность более 80%).

разобщенную массу, которая теряет свойства экранного воздействия сетки.

В результате воздействия рассмотренных факторов возникает высокая неравномерность полученных пространственных данных, которую надо учитывать при планировании эксперимента и в процессе анализа полученных данных. Рассмотренные нами модели объясняют лишь около 30% изменчивости успешности приема сообщений спутниками. Вероятно, большее влияние оказывает поведение самого животного, от которого зависит положение передающего устройства в пространстве. В определенные моменты времени, особенно, когда животное лежит, передающая антенна ошейника может оказаться перекрытой телом животного, прикрыта плотной сеткой ветвей расположенного рядом

подлеска. Такого рода факторы можно учесть только при высоком уровне знаний особенностей экологии, этологии и циркадной активности исследуемого вида животных.

Проблема неравномерности поступления сообщений на спутники системы “Argos” известна давно. Многие производители спутниковых радиомаяков, функционирующих в составе этой системы, учитывают эту проблему и стараются нивелировать ее путем многократного излучения одних и тех же сообщений, повышая тем самым вероятность их получения спутниками. Радиомаяки “Квазар” не просто повторно излучают сообщения, а делают это со значительными временными промежутками, “пережидая” возможные паузы в спутниковых пролетах. В результате позиция животного,

определенная в период низкой интенсивности пролетов, может быть передана на спутник позднее, когда обстановка будет более благоприятна.

При этом производителю оборудования приходится искать компромисс между количеством повторений каждого сообщения и продолжительностью функционирования радиомаяка (так как на излучение каждого сообщения расходуется электроэнергия), а также компромисс между периодичностью повторения сообщений (чем больше период, тем выше вероятность дождаться окончания периода низкой интенсивности пролетов) и актуальностью поступающей информации.

В связи с этим стратегия функционирования ошейника спутниковой системы “Argos” должна выбираться с учетом целого ряда факторов, основными среди которых являются:

- географическая широта, на которой планируется выполнять проект;
- особенности окружающей местности (расположенность, рельеф);
- желаемая продолжительность функционирования радиомаяка;
- решаемые задачи (оперативные, требующие быстрого реагирования, или же фундаментальные).

## ВЫВОДЫ

В результате высокой изменчивости успешности приема сообщений, переданных ошейниками, возникает неравномерность плотности пространственных данных, полученных в течение суток. Некоторые отрезки траектории животного, которые могут приходиться на периоды его низкой активности, могут иметь многократно большее количество полученных позиций, чем участки в ночные часы, когда некоторые виды животных более активны. Такие данные в необработанном виде не пригодны для использования в анализе предпочтений животного в выборе местообитаний. Стандартизация пространственных данных, предусматривающая удаление большинства точек траектории движения животного для создания временной равномерности позиций (De Groeve et al., 2020; Lombardi et al., 2021; Oeser, 2022), должна строиться на основе хороших знаний экологии, этологии и циркадной активности изучаемого вида. При этом необходимо учитывать, что в разные сезоны поведение и активность пространственных перемещений животных существенно различаются, а циркадная активность в значительной степени зависит от периодичности солнечной (а для многих видов и лунной) освещенности. В высоких широтах суточная периодичность освещенности может изменяться в течение рассматриваемого сезона, поэтому в процессе

стандартизации данных необходимо учитывать эти особенности района исследований.

Результаты исследований, построенных на анализе данных телеметрии перемещений животных, имеют высокую зависимость от успешности получения этих данных. Целесообразно еще на этапе планирования полевой части исследования определить конкретные цели получения пространственных данных, представлять возникающие сложности их обработки и анализа. Необходимо предусмотреть различия в интенсивности определения позиций и передачи сообщений в соответствии с целями исследования и особенностями приема сообщений в данной местности.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья подготовлена в рамках выполнения темы государственного задания ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН “Научные основы и социокультурные факторы сохранения и использования потенциала биологического разнообразия на Европейском Севере и в Арктике” (регистрационный номер – 122011400382-8). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Этическим комитетом ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова Уральского отделения Российской академии наук по биоэтике.

“Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены”. (выписка из протокола заседания Этического комитета – Заключение № 003-25/07 от 25 июля 2024 г.).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы Сальман А.Л. является руководителем компании-производителя оборудования, которое было использовано в данном исследовании.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Amstrup S.C., McDonald T.L., Durner G.M.*, 2004. Using satellite radiotelemetry data to delineate and manage wildlife populations // *Wildlife Society Bulletin*. V. 32. № 3. P. 661–679.  
[https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2004\)032\[0661:USRDTD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)032[0661:USRDTD]2.0.CO;2)
- Cagnacci F., Boitani L., Powell R.A., Boyce M.S.*, 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and

- challenges // *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biol. Sci.* V. 365. № 1550. P. 2157–2162. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0107>
- Coxen Ch.L., Frey J.K., Carleton S.A., Collins D.P., 2017. Species distribution models for a migratory bird based on citizen science and satellite tracking data // *Global Ecology and Conservation*. V. 11. P. 298–311. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.08.001>
- Csermak-Jr A.C., de Araujo G.R., Pizzutto C.S., de Deco-Souza T., Jorge-Neto P.N., 2022. GPS collars as a tool to uncover environmental crimes in Brazil: The jaguar as a sentinel // *Animal Conservation*. V. 26. № 2. P. 137–275. <https://doi.org/10.1111/acv.12826>
- De Groeve J., Cagnacci F., Ranc N., Bonnot N.C., Gehr B., Heurich M., Hewison A.J.M., Kroeschel M., Linnell J.D., Morellet N., Mysterud A., Sandfort R., Van De Weghe N., 2020. Individual movement-sequence analysis method (IM-SAM): characterizing spatio-temporal patterns of animal habitat use across landscapes // *International Journal of Geographical Information Science*. V. 34. P. 1530–1551. <https://doi.org/10.1080/13658816.2019.1594822>
- DeCesare N.J., Squires J.R., Kolbe J.A., 2005. Effect of forest canopy on GPS-based movement data // *Wildlife Society Bulletin*. V. 33. № 3. P. 935–941. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2005\)33\[935:EOFCOG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[935:EOFCOG]2.0.CO;2)
- Fernandez-Rodriguez P., Carrasco R., Moro J., Garrido-Carretero M.S., Azorit C., 2023. Working with GNSS collar data. The importance of pre-analysis when setting the sampling interval // *Ecological Informatics*. V. 77. Ar. 102219. <https://doi.org/10.1016/J.ECOINF.2023.102219>
- Forin-Wiart M.-A., Hubert P., Sirguey P., Poulle M.-L., 2015. Performance and accuracy of lightweight and low-cost GPS data loggers according to antenna positions, fix intervals, habitats and animal movements // *PLoS One*. V. 10. № 6. Ar. 0129271. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129271>
- Frair J.L., Fieberg J., Hebblewhite M., Cagnacci F., DeCesare N.J., Pedrotti L., 2010. Resolving issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses using GPS telemetry data // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 365. № 1550. P. 2187–2200. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0084>
- Garcia-Jimenez R., Margalida A., Perez-Garcia J.M., 2020. Influence of individual biological traits on GPS fix-loss errors in wild bird tracking // *Scientific Reports*. V. 10. Ar. 19621. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76455-x>
- Hebblewhite M., Haydon D.T., 2010. Distinguishing technology from biology: A critical review of the use of GPS telemetry data in ecology // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 365. № 1550. P. 2303–2312. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0087>
- Leonard J.P., Tewes M.E., Lombardi J.V., Wester D.W., Campbell T.A., 2020. Effects of sun angle, lunar illumination, and diurnal temperature on temporal movement rates of sympatric ocelots and bobcats in South Texas // *PLoS ONE*. V. 15. № 4. Ar. e0231732. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231732>
- Lombardi J.V., Perotto-Baldivieso H.L., Hewitt D.G., Scognamiglio D.G., Campbell T.A., Tewes M.E., 2022. Assessment of appropriate species-specific time intervals to integrate GPS telemetry data in ecological niche models // *Ecological Informatics*. V. 70. Ar. 101701. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2022.101701>
- Lombardi J.V., Perotto-Baldivieso H.L., Sergeev M., Veals A.M., Schofield L., Young J.H., Tewes M.E., 2021. Landscape structure of woody cover patches for endangered ocelots in southern Texas // *Remote Sensing*. V. 13. № 19. Ar. 4001. <https://doi.org/10.3390/rs13194001>
- Oeser J., 2022. Leveraging big satellite image and animal tracking data for characterizing large mammal habitats. Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades Doctor rerum naturalium. Berlin: Humboldt-Universität zu Berlin – Geographisches Institut. 179 p.
- Sager-Fradkin K.A., Jenkins K.J., Hoffman R.A., Happe P.J., Beecham J.J., Wright R.G., 2007. Fix Success and Accuracy of Global Positioning System Collars in Old-Growth Temperate Coniferous Forests // *Journal of Wildlife Management*. V. 71. № 4. P. 1298–1308. <https://doi.org/10.2193/2006-367>
- Street G.M., Potts J.R., Börger L., Beasley J.C., Demarais S., Fryxell J.M., McLoughlin P.D., Monteith K.L., Prokopenko C.M., Ribeiro M.C., Rodgers A.R., Strickland B.K., Van Beest F.M., Bernasconi D.A., Beumer L.T., Dharmarajan G., Dwinnell S.P., Keiter D.A., Keuroghlian A., Newediuk L.J., Oshima J.E.F., Rhodes Jr. O., Schlichting P.E., Schmidt N.M., Wal E.V., 2021. Solving the sample size problem for resource selection functions // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 12. № 12. P. 2421–2431. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13701>
- Walton Z., Samelius G., Odden M., Willebrand T., 2018. Long-distance dispersal in red foxes *Vulpes vulpes* revealed by GPS tracking // *European Journal of Wildlife Research*. V. 64. Ar. 64. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1223-9>
- Webb S.L., Dzialak M.R., Mudd J.P., Winstead J.B., 2013. Developing spatially-explicit weighting factors to account for bias associated with missed GPS fixes in resource selection studies // *Wildlife Biology*. V. 19. № 3. P. 257–273. <https://doi.org/10.2981/12-038>

## INFLUENCE OF EXTERNAL FACTORS ON THE SUCCESS OF TRANSMISSING MESSAGES DURING THE MONITORING OF WILD REINDEER MOVEMENTS USING THE “ARGOS” SATELLITE SYSTEM (*RANGIFER TARANDUS*)

V. N. Mamontov<sup>1,\*</sup>, A. L. Salman<sup>2,\*\*</sup>

<sup>1</sup> N. P. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, 163020 Russia

<sup>2</sup> “ES-PAS”, Moscow, 125171 Russia

\*e-mail: mamont1965@list.ru

\*\*e-mail: a.salman@es-pas.com

Currently, satellite telemetry is increasingly in use in environmental research. As a result, researchers obtain a large amount of data on the use of space by animals. However, despite the perfection of modern satellite navigation and data transmission systems, reports on the positions of animals are extremely uneven. We consider here the main technical and natural factors that may influence the success of spacecraft in the “Argos” satellite system receiving messages emitted by radio beacons installed on animals. Among the natural factors when an animal is under the forest canopy, the greatest influence has been established to be exerted by the closure of tree crowns, which can be offset by the abundance of snow in the crowns after heavy snowfalls. Dense clouds have a weaker effect. Of the technical factors associated with the characteristics of flights of satellites of the “Argos” system, the success of receiving messages is influenced, first of all, by the maximum angle of elevation of the satellite above the horizon and the intensity of flights of satellites with a maximum angle of elevation above the horizon of more than 10° per unit time. This is due to the high unevenness of message receipt. At night and in the afternoon, due to a reduction in the number of satellite flights and a decrease in the altitude of their trajectories, the success of reception may decrease to 3% of the number of transmitted messages.

*Keywords:* satellite telemetry, “Argos” satellite system, animal movements, reception of messages by satellites

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ З. М. ГЛИВИЧА (21.02.1939–2.06.2024)

2 июня 2024 г. ушел из жизни выдающийся польский гидробиолог, эволюционист, профессор Варшавского университета, действительный член Польской академии наук Збигнев Мачей Гливич (Zbigniew Maciej Gliwicz). Несмотря на то, что его имя было Збигнев, он любил, когда его называли по имени отца – Мачей, или менее формально Мачек. З.М. Гливич родился 21 февраля 1939 г. в Варшаве за полгода до начала Второй мировой войны. Его сестра Ванда участвовала в движении сопротивления, была медсестрой в Армии Крайовой (“Отечественная Армия” – подпольная польская военная организация времен Второй мировой войны, борющаяся с немецкими оккупантами) и в 1945 г. эмигрировала на Запад. По этой причине юный З.М. Гливич, мечтавший о флотской карьере, был исключен из числа курсантов Государственной мореходной школы в Гдыне. Следуя своей мечте о море, он в 1956 г. поступил на кораблестроительный факультет университета в Гданьске, но уже после первого года обучения перешел в Варшавский университет на факультет биологии и наук о Земле. Студенческую практику проходил в Институте морского рыболовства, где подготовил дипломную работу, защитив ее в 1962 г. на кафедре гидробиологии Варшавского университета. С тех пор вся его жизнь была связана с этой кафедрой. С середины 1980-х гг. до 2009 г. он был ее заведующим. При этом З.М. Гливич много работал за пределами Польши, активно сотрудничал с учеными разных стран, в том числе и с российскими учеными, а с профессором биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова А.М. Гиляровым близко дружил.

Также с середины 1980-х гг. З.М. Гливич начал сотрудничество с В. Лампертом (W. Lampert), создавшим на базе Пленской гидробиологической станции (Германия) уникальный по своей оснащенности и экспериментальным возможностям Лимнологический институт в системе Общества научных исследований имени Макса Планка – до некоторой степени аналога РАН. Коллектив института был нацелен на изучение взаимоотношений в планктонном сообществе стратифицированных озер, и находящийся в расцвете своих творческих сил, энергичный, полный новых идей З.М. Гливич с жаром включился в эту работу, став не только важным ее участником, но и близким другом и единомышленником В. Ламперта в их совместных исследованиях. В итоге этот период оказался самым плодотворным этапом в его научной карьере – три работы были опубликованы в “Nature” и две статьи вышли в “Ecology”. В 1997 г. Международный институт экологии (International Ecology Institute) присудил ему свою премию, а в 2003 г. в серии “Excellence in Ecology”, издаваемой этим институтом, увидела свет замечательная книга З.М. Гливича “Выбор между угрозой голодания и риском стать жертвой хищника. Экология педагогических животных” (Between hazards of starvation and risks of predation. The ecology of offshore animals). В этой книге

отражены основные взгляды З.М. Гливича на природу. Он подчеркивает, что жизнь полна опасностей и рисков, с которыми надо справиться всем живым организмам, чтобы выжить. Книга написана в необычной манере, сочетающей научный и литературный стили часто с большой эмоциональной составляющей. Название книги абсолютно соответствует основной идее З.М. Гливича – чтобы выжить, надо идти на компромиссы. Эта литературно-эмоциональная составляющая присутствовала, хотя и в меньшей степени, во всех его работах. Он умел восхищаться устройством природы и воспринимал занятия наукой как интереснейшее приключение по раскрытию ее тайн. Своим примером он привлек к изучению водной экологии немало талантливых ученых, включая Иоанну Пьяновску, Петра Давидовича, Мирослава Шлусарчика, Петра Машчика, Анджея Миккульского (Joanna Pijanowska, Piotr Dawidowicz, Mirosław Ślusarczyk, Piotr Maszczyk, Andrzej Mikulski).

Благодаря усилиям З.М. Гливича, лаборатория гидробиологии Варшавского университета получила первоклассное научное оснащение. Условия работы в ней – предел мечтаний для многих водных экологов. Поэтому в лаборатории стажировались или участвуют в проектах ученые из многих стран в рамках всевозможных международных программ. З.М. Гливич оставил большое научное наследие – и это не только многочисленные публикации и прекрасно оборудованная лаборатория, но и, что для развития науки является, пожалуй, наиболее важным, – коллектив высокопрофессиональных сотрудников, которые несомненно будут и дальше развивать начатое З.М. Гливичем дело.

Мачей жил наукой, которую он понимал как широкий творческий поиск. Он умел находить общие закономерности в устройстве живой природы на основе данных хитроумно поставленных экспериментов и обширных и разнообразных полевых наблюдений. Достижения и взгляды З.М. Гливича на экологию и эволюцию гидробионтов подробно рассматриваются в подготовленной нами обзорной статье (Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 9. С. 3–16).

И. Ю. Фенева<sup>1\*</sup>, Л. В. Полищук<sup>2</sup>,  
В. Р. Алексеев<sup>3</sup>, Ю. Ю. Дгебуадзе<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

<sup>2</sup>Кафедра общей экологии и гидробиологии, Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

<sup>3</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 190121 Россия

\*e-mail: feniova@mail.ru