

Том 103, Номер 2

ISSN 0044-5134

Февраль 2024



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 2, 2024

Three new species of oribatid mites of the superfamily Oripodoidea (Acari, Oribatida) from Vietnam <i>S. G. Ermilov, V. M. Salavatulin, J. Kontschán</i>	3
Новый вид щетинохвосток рода <i>Allopsontus</i> Silv. (Microcoryphia, Machilidae) из западного Крыма <i>В. Г. Каплин</i>	14
Новый вид рода <i>Thinodromus</i> Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) с Сулавеси (Индонезия) <i>М. Ю. Гильденков</i>	21
Успешность размножения серых журавлей (<i>Grus grus</i> , Gruiformes, Aves) в условиях изменения среды обитания: влияние климатических и гидрометеорологических тенденций <i>С. В. Волков, О. С. Гринченко, Т. В. Свиридова, А. В. Шариков</i>	25
Сверхдальняя миграция обыкновенной кукушки (<i>Cuculus canorus</i> , Cuculiformes, Cuculidae): от Камчатки до Намибии <i>Л. В. Соколов, А. Ю. Синельщикова, М. Ю. Марковец</i>	37
Освоение пространства и сезонные перемещения лесного северного оленя (<i>Rangifer tarandus fennicus</i> (Lönnb. 1909)) в Республике Карелия <i>Д. В. Панченко, К. Ф. Тирронен, П. И. Данилов</i>	48
Некоторые особенности экологии и структуры поселений обыкновенного хомяка (<i>Cricetus cricetus</i> , Cricetidae, Rodentia) в парке города Симферополя при разном уровне комфортности среды <i>Е. А. Зайцева, А. Ю. Целлариус, А. В. Купцов, Ф. А. Целлариус, А. В. Суров</i>	63
Зависимость состояния популяции полуденной песчанки (<i>Meriones meridianus</i> , Rodentia, Gerbillidae) от обеспеченности кормовыми ресурсами в различные сезоны года в Северо-Западном Прикаспии <i>Р. Р. Омаров, К. З. Омаров</i>	77
Методика зоологических исследований	
Использование малакофаунистического метода для реконструкции палеоэкологических условий конца позднего неоплейстоцена – голоцена по материалам местонахождения “Пещера Тетюхинская” (юг Дальнего Востока, Россия) <i>Е. М. Осипова, Г. А. Данукалова, М. П. Тиунов</i>	90
A numerical analysis of the variation and correlation of crown elements in the upper cheek teeth of the European beaver, <i>Castor fiber</i> (Rodentia, Castoridae), based on geometric morphometrics <i>Igor Ya. Pavlinov</i>	111

Contents

Volume 103, № 2, 2024

Three new species of oribatid mites of the superfamily Oripodoidea (Acari, Oribatida) from Vietnam <i>S. G. Ermilov, V. M. Salavatulin, J. Kontschán</i>	3
A new species of bristletail of the genus <i>Allopsontus</i> Silv. (Microcoryphia, Machilidae) from western Crimea <i>V. G. Kaplin</i>	14
A new species of the genus <i>Thinodromus</i> Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from Sulawesi, Indonesia <i>M. Yu. Gildenkov</i>	21
Breeding success of Eurasian cranes (<i>Grus grus</i> , Gruiformes, Aves) in the conditions of a changing environment: the impact of climatic and hydrometeorological trends <i>S. V. Volkov, O. S. Grinchenko, T. V. Sviridova, A. V. Sharikov</i>	25
Ultra-long-distance migration of the common cuckoo (<i>Cuculus canorus</i> , Cuculiformes, Cuculidae) from Kamchatka to Namibia <i>Leonid V. Sokolov, Aleksandra Yu. Sinelschikova, Mikhail Yu. Markovets</i>	37
Space use and seasonal migrations of the wild forest reindeer (<i>Rangifer tarandus fennicus</i> (Lönnb. 1909)) in the Republic of Karelia <i>D. V. Panchenko, K. F. Tirronen, P. I. Danilov</i>	48
Some traits of ecology and demography in settlements of the common hamster (<i>Cricetus cricetus</i> , Cricetidae, Rodentia) under different levels of environmental comfort in a Simferopol city park <i>E. A. Zaytseva, A. Y. Tselarius, A. V. Kuptsov, Th. A. Cellarius, A. V. Surov</i>	63
Dependence of the population state of the midday gerbil (<i>Meriones meridianus</i> , Rodentia, Gerbillidae) on the provision of forage resources in different seasons of the year in the North-Western Caspian <i>R. R. Omarov, K. Z. Omarov</i>	77
Methods of Zoological Investigations	
The use of the malacofaunistic method for reconstructing the palaeoecological conditions of the late Late Pleistocene to Holocene based on material from the Tetyukhinskaya Cave site, southern Far East, Russia <i>E. M. Osipova, G. A. Danukalova, M. P. Tiunov</i>	90
A numerical analysis of the variation and correlation of crown elements in the upper cheek teeth of the European beaver, <i>Castor fiber</i> (Rodentia, Castoridae), based on geometric morphometrics <i>Igor Ya. Pavlinov</i>	111

УДК 595.4

THREE NEW SPECIES OF ORIBATID MITES OF THE SUPERFAMILY ORIPODOIDEA (ACARI, ORIBATIDA) FROM VIETNAM

© 2024 S. G. Ermilov^{a, *}, V. M. Salavatulin^{a, b, **}, J. Kontschán^{c, d, ***}

^aTyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

^bJoint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center, Southern Branch, Ho Chi Minh City, Vietnam

^cPlant Protection Institute, Hungarian Academy of Sciences, Budapest, H-1025 Hungary

^dSzéchenyi István University, Mosonmagyaróvár, 9026 Hungary

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: v.salavatulin@gmail.com

***e-mail: kontschan.jeno@atk.hu

Received August 1, 2023

Revised September 14, 2023

Accepted October 4, 2023

Three new species of oribatid mites (Oribatida) of the superfamily Oripodoidea – *Phauloppia differens* sp. n. (Oribatulidae), *Oripoda operta* sp. n. (Oripodidae) and *Pirnodus concavus* sp. n. (Oripodidae) – are described, based on adults collected from the bark and tree branches of *Dipterocarpus alatus* and *Haldina cordifolia* in southern Vietnam.

Keywords: arboreal mites, *Phauloppia*, *Oripoda*, *Pirnodus*, taxonomy, morphology, Cat Tien National Park, Oriental region

DOI: 10.31857/S0044513424020011, **EDN:** VXUQQE

The arboreal fauna of oribatid mites (Acari, Oribatida) in Vietnam is insufficiently studied (Corpuz-Raros, Ermilov, 2020; Salavatulin et al., 2022). The main goal of our paper is to describe three new species of the superfamily Oripodoidea belonging to the genera *Phauloppia* Berlese 1908 (family Oribatulidae), *Oripoda* Banks 1904 and *Pirnodus* Grandjean 1956 (family Oripodidae), based on materials collected from trees in the Cat Tien National Park, southern Vietnam.

Phauloppia and *Oripoda* comprise 25 and 38 species (Subías, 2022; Ermilov, Salavatulin, 2023), respectively, which have a cosmopolitan distribution except the Antarctic region (Subías, 2022). *Pirnodus* comprises six species (Ermilov, Salavatulin, 2023) which are distributed in the Afrotropical, Australasian, Neotropical, and southern Palaearctic regions (Subías, 2022; Ermilov, Salavatulin, 2023). Presently, two species of *Phauloppia* – *P. adjecta* Aoki et Ohkubo 1974, *P. dilatata* Ermilov et Salavatulin 2023; four species of *Oripoda* – *O. canagaratnami* (Balogh 1970), *O. excavata* Mahunka 1988, *O. luminosa* (Hammer 1979), *O. pinicola* Aoki et Ohkubo 1974; and one species of *Pirnodus* – *P. partiarus* Ermilov et Salavatulin 2023 are registered in Vietnam (Corpuz-Raros, Ermilov, 2020; Salavatulin et al., 2022; Ermilov, Salavatulin, 2023).

MATERIAL AND METHODS

S p e c i m e n s . Samples of bark and branches were collected via climbing trees (using spikes and other special equipment). Mites were subsequently extracted by high-pressure flushing and further heptane flotation in laboratory conditions. Detailed descriptions of arboreal acarofauna collection and extraction techniques are presented in Salavatulin (2019).

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

Terminology and conventions. Morphological terminology used herein mostly stems from the following papers on Oribatulidae and Oripodidae: Grandjean (1950, 1956); Ermilov, Salavatulin (2023).

Leg setal nomenclature follows Norton (1977); for overview see Norton and Behan-Pelletier (2009).

Abbreviations and notations. *Prodorsum*: *lam* = lamella; *slam* = sublamella; *tlam* = translamella; *tu* = tutorium; *kf* = keel-shaped ridge; *ro*, *le*, *in*, *ex*, *bs* = rostral, lamellar, interlamellar, exobothridial, bothridial setae, respectively; *Ad* = dorsosejugal porose area; *D* = dorsophragma. *Notogaster*: *c*, *da*, *la*, *dm*, *lm*, *dp*, *lp*, *h*, *p* = setae; *Aa*, *A1*, *A2*, *A3* = porose areas; *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; ω = palp solenidium; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *3c*, *4a*, *4b*, *4c* = epimeral setae; *z* = aperture of supracoxal gland; *Am* = humeral porose area; *PdI*, *PdII* = pedotecta I, II, respectively; *dis* = discidium; *cir* = circumpedial carina. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, adanal setae, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *Amar* = marginal porose area. *Legs*: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, tarsus, respectively; *pa* = porose area; ϵ = famulus; *d*, *l*, *v*, *ev*, *bv*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = setae; ω , σ , ϕ = solenidia.

***Phauloppia differens* Ermilov,
Salavatulin et Kontschán sp. n.
(Figs 1, 2)**

Type material. Holotype (♀) and two paratypes (2 ♀♀): Vietnam, Dong Nai Province, Dong Nai Biosphere Reserve, Cat Tien National Park, 11°25'–11°26'N, 107°25'–107°26'E, about 130 m a.s.l., bark (holotype and one paratype) and branch (one paratype) of *Haldina cardifolia* at the height of 25 m above ground, November 20, 2022 – December 10, 2022 (collected by V.M. Salavatulin and A.A. Kudrin). Two paratypes (2 ♀♀): same location but both from the bark of *Dipterocarpus alatus*.

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

Diagnosis. Body length: 240–255. Surface of body with slight microgranulate sculpturing; subcapitular mentum foveolae. Rostrum pointed. Lamella present. Rostral and lamellar setae long, setiform, barbed; interlamellar seta long, dilated mediodistally, heavily barbed; bothridial seta long, clavate, barbed; exobothridial seta medium-sized. Thirteen pairs of notogastral setae; of them, *c*, *h*₂, *p*₁–*p*₃ short, setiform, roughened, others long, thick, narrowed distally, heavily barbed. Four pairs of very small, rounded porose areas. Epimeral setal formula: 3–1–3–3. All epimeral and anogenital setae comparatively short. Two pairs of adanal setae. Marginal porose area represented by one or two,

or three pairs of posterolateral rounded porose areas. Number of setae on leg tarsi I–III: 19–15–15; genu IV with one seta (*d*).

Description. Measurements. Body length: 240 (holotype), 240–255 (paratypes); notogaster width: 165 (holotype), 165–180 (paratypes).

Integument. Body light brown. Surface of body with slight microgranulate sculpturing (visible in dissected specimens under high magnification, ×1000); subcapitular mentum with small sparse foveolae.

Prodorsum. Rostrum pointed. Lamella well developed, about 1/4 length of prodorsum. Rostral (45–49) and lamellar (56–58) setae setiform, barbed; interlamellar seta (45–49) dilated mediodistally, heavily barbed; bothridial seta (45–49) clavate, barbed; exobothridial seta (22–26) setiform, thin, slightly barbed. Dorsosejugal porose area present but poorly visible.

Notogaster. Anterior margin distinctly convex medially. Thirteen pairs of setae: *c*, *h*₂, *p*₁–*p*₃ (11–15) setiform, thin, roughened; *da*, *la*, *dm*, *lm*, *h*₁ (56–64), *dp* (94–105), *lp*, *h*₃ (82–86) thick, narrowed distally, heavily barbed. Four pairs of very small, rounded porose areas (*Aa*, *A1*: 2–4; *A2*, *A3*: 2). Opisthonotal gland opening and all lyrifissures well visible.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 63–67×45–49; seta *a* (13–15) setiform, unilaterally barbed in mediolateral part; *m* (15) and *h* (15) setiform, roughened; all setae similar in thickness; both adoral setae (7) setiform, barbed. Palp length: 41–45; postpalpal seta (4) spiniform, slightly roughened. Chelicera length: 71–75; setae (*cha*: 22; *chb*: 15) setiform, barbed.

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral setal formula: 3–1–3–3; all setae (*1a*, *2a*, *3a*, *4a*, *4b*: 11–15; others: 19) setiform, thin, roughened. Discidium triangular. Circumpedial carina distinct.

Anogenital region. Genital, aggenital, anal, and adanal setae (11–15) setae setiform, thin, roughened. Adanal lyrifissure diagonal or transverse, close and anterolateral to anal aperture. Marginal porose area represented by one or two, or three pairs of posterolateral rounded porose areas (4–6).

Legs. Median claw thicker than lateral claws, all slightly barbed on dorsal side; lateral claw with tubercle distoventrally. Dorsal porose area on tarsus I, proximoventral porose area on tarsi I–IV, ventral porose area on tibiae I–IV and on genua I–IV, and dorsoparaxial porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV distinct; proximoventral porose area on tarsi and ventral porose area on tibiae often represented by two areas. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–4–2–4–19) [1–2–2], II (1–4–2–4–15) [1–1–2], III (2–3–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–1–3–11) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1; solenidia ω_1 on tarsus I, ω_1 , ω_2 on tarsus II and σ on genua III slightly bacilliform, ϕ_1 on tibia I and ϕ on tibiae II–IV subflagellate, other solenidia rod-like.

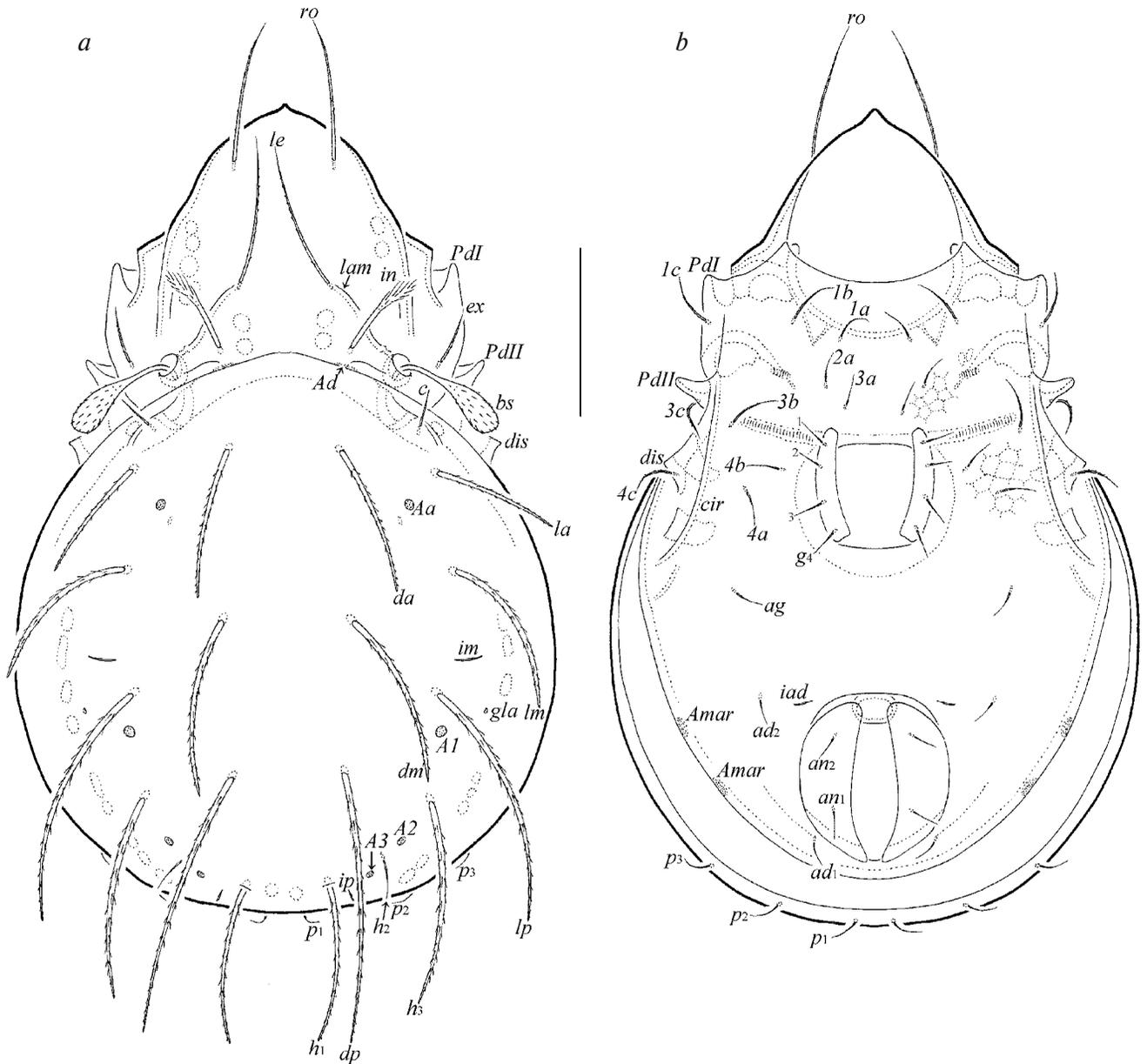


Рис. 1. *Phauloppia differens* sp. n., adult: *a* – dorsal view (legs not shown), *b* – ventral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 50 μ m.

Comparison. *Phauloppia differens* sp. n. is similar to *P. dilatata* Ermilov et Salavatulin 2023 from Vietnam (see Ermilov, Salavatulin, 2023) in having dilated mediolaterally interlamellar setae. However, the new species differs from *P. dilatata* in: pointed (versus rounded) rostrum; presence (versus absence) of marginal porose areas; distinctly longer rostral, lamellar, interlamellar, and exobothridial setae; morphology of bothridial seta (clavate versus globular); almost rounded (versus elongate oval) notogaster; number, length and morphology of some notogastral setae (13 pairs, with

one pair of *c*; *da*, *la*, *dm*, *dp*, *lm*, *lp*, *h*₁, *h*₃ long, thick, narrowed distally, heavily barbed versus 14 pairs, with two pairs of *c*; *da*, *la*, *dm*, *dp*, *lm*, *lp*, *h*₁, *h*₃ short, setiform, slightly roughened); ornamentation of subcapitular mentum (foveolate versus striate); presence (versus absence) of epimeral seta 3*c*; presence of two pairs (versus three pairs) of adanal setae; and reduced chaetome of leg tarsi I–III (19–15–15 versus 14–13–11).

Etymology. The specific epithet *differens* is Latin for “difference” and alludes to the different lengths of notogastral setae in the new species.

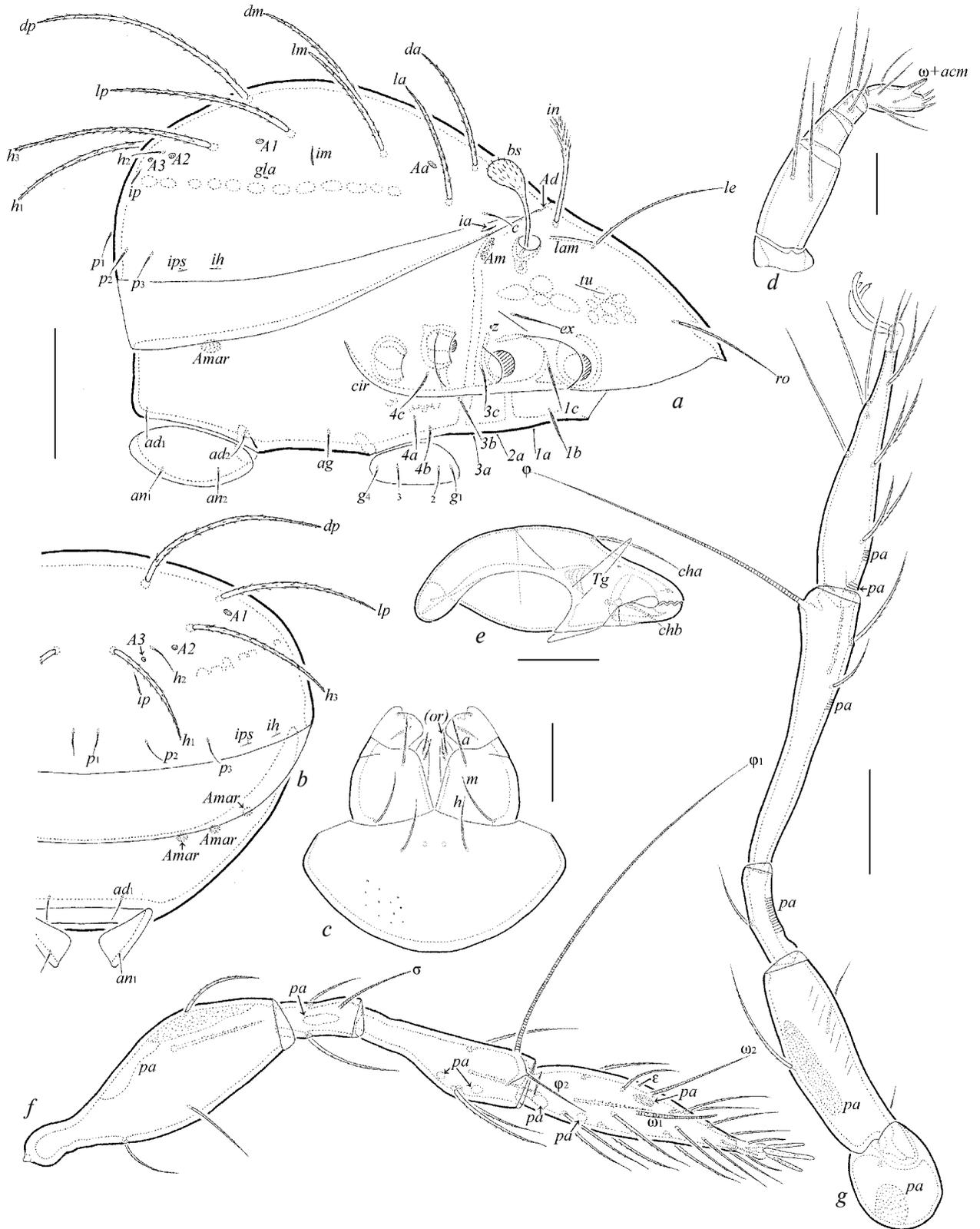


Рис. 2. *Phauloppia differens* sp. n., adult: *a* – right lateral view (gnathosoma and legs not shown); *b* – posterior view (part of left half not shown); *c* – subcapitulum, ventral view; *d* – palp, right, anti-axial view; *e* – chelicera, left, paraxial view; *f* – leg I (trochanter not shown, femur turned), left, paraxial view; *g* – leg IV, right, paraxial view. Scale bar (μm): *a*, *b* – 50; *c*, *e*–*g* – 20; *d* – 10.

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Phauloppia differens* sp. n.

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

Notes. Roman letters refer to normal setae, Greek letters – to solenidia (except ε = famulus). Single prime (') marks setae on the anterior and double prime (') – setae on the posterior side of a given leg segment. Parentheses refer to a pair of setae.

Oripoda operta Ermilov,
Salavatulin et Kontschán sp. n.
(Figs 3, 4)

Type material. Holotype (♀) and six paratypes (3 ♂♂, 3 ♀♀): Vietnam, Dong Nai Province, Dong Nai Biosphere Reserve, Cat Tien National Park, 11°26'N, 107°26'E, about 130 m a.s.l., branches of *Dipterocarpus alatus* at the height of 25 m above ground, November 20, 2022 – December 10, 2022 (collected by V. M. Salavatulin and A. A. Kudrin).

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

Diagnosis. Body length: 210–300. Rostrum sparsely tuberculate in males (versus not tuberculate in females); epimeral region striate; anogenital region foveolate. Rostrum rounded. Prolamella and translamella absent; sublamella and keel-shaped ridge present. Rostral and lamellar setae long, setiform, barbed; interlamellar seta medium-sized, robust, acute, barbed; bothridial seta comparatively short, globular, slightly barbed, completely covered by anterior margin of notogaster. All notogastral setae short, setiform, slightly roughened. Epimeral setal formula: 3–1–2–1. All epimeral and anogenital setae comparatively short. Marginal porose area represented by one pair of posterolateral sacculi.

Description. Measurements. Body length: 270 (holotype), 210–240 (male paratypes), 270–300 (female paratypes); notogaster width: 150 (holotype), 135–143 (male paratypes), 150–165 (female paratypes).

Integument. Body light brown. Rostrum sparsely tuberculate in males (fig. 4a) versus tubercles absent in females (fig. 3a); epimeral region longitudinally striate; anogenital region and anal plates sparsely foveolate but narrow region between genital and anal apertures without foveolae; adanal region and region of keel-shaped ridge with indistinct striae; paraxial part of leg femora III, IV with some transverse striae.

Prodorsum. Rostrum broadly rounded. Lamella about 1/2 length of prodorsum; prolamella and translamella absent; sublamella and keel-shaped ridge present.

Rostral and lamellar setae (30–34) setiform, barbed; interlamellar seta (22–26) robust, acute, barbed; bothridial seta (17–19) with short stalk and globular, slightly barbed head; bothridial seta completely covered by anterior margin of notogaster in dorsal view; exobothridial seta and dorsosejugal porose area not observed.

Notogaster. Anterior margin almost straight. All notogastral setae (13–15) setiform, thin, slightly roughened. Four pairs of sacculi with drop-like channels. Opisthotal gland opening and all lyrifissures well visible.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 64–67×45–49; seta *a* (15) setiform, unilaterally barbed in mediodistal part; *m* (11) and *h* (20) setiform, roughened; *m* thinner than *a* and *h*; both adoral setae (7–9) setiform, barbed. Palp length: 45–49; postpalpal seta (4) spiniform, smooth. Chelicera length: 77–79; seta *cha* (22) setiform, barbed; *chb* absent.

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral setal formula: 3–1–2–1; all setae (*1a*, *1c*, *2a*, *3a*: 11–15; *1b*: 22; *4a*, *4b*: 19) setiform, thin, slightly roughened. Discidium broadly tubercle-like. Circumpedal carina distinct.

Anogenital region. Genital (9–11) and aggenital (11–15) setae setiform, thin, roughened; anal and adanal setae (17–19) setiform, slightly barbed. Adanal lyrifissure close and parallel to anal plate. Marginal porose area represented by one pair of posterolateral sacculi.

Legs. Median and lateral claws thick, slightly different in thickness, slightly barbed on dorsal side. All tarsi with well developed pulvillus. Proximoventral porose area on tarsi I–IV and dorsoparaxial porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV distinct; distoventral porose area present only on tibia I (versus not observed on tibiae II–IV). Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–2–4–15) [1–2–2], II (1–5–2–4–13) [1–1–2], III (2–3–1–3–11) [1–1–0], IV (1–2–2–3–10) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 2; solenidia ω₁, ω₂ on tarsi I, II and slightly bacilliform, slightly swollen distally, σ on genua III slightly bacilliform, φ₁ on tibia I and φ on tibiae II–IV subflagellate, terminating in flattened disc, other solenidia rod-like.

Comparison. *Oripoda operta* sp. n. is similar to *O. obliqua* Aoki et Yamamoto 2007 from Japan (see

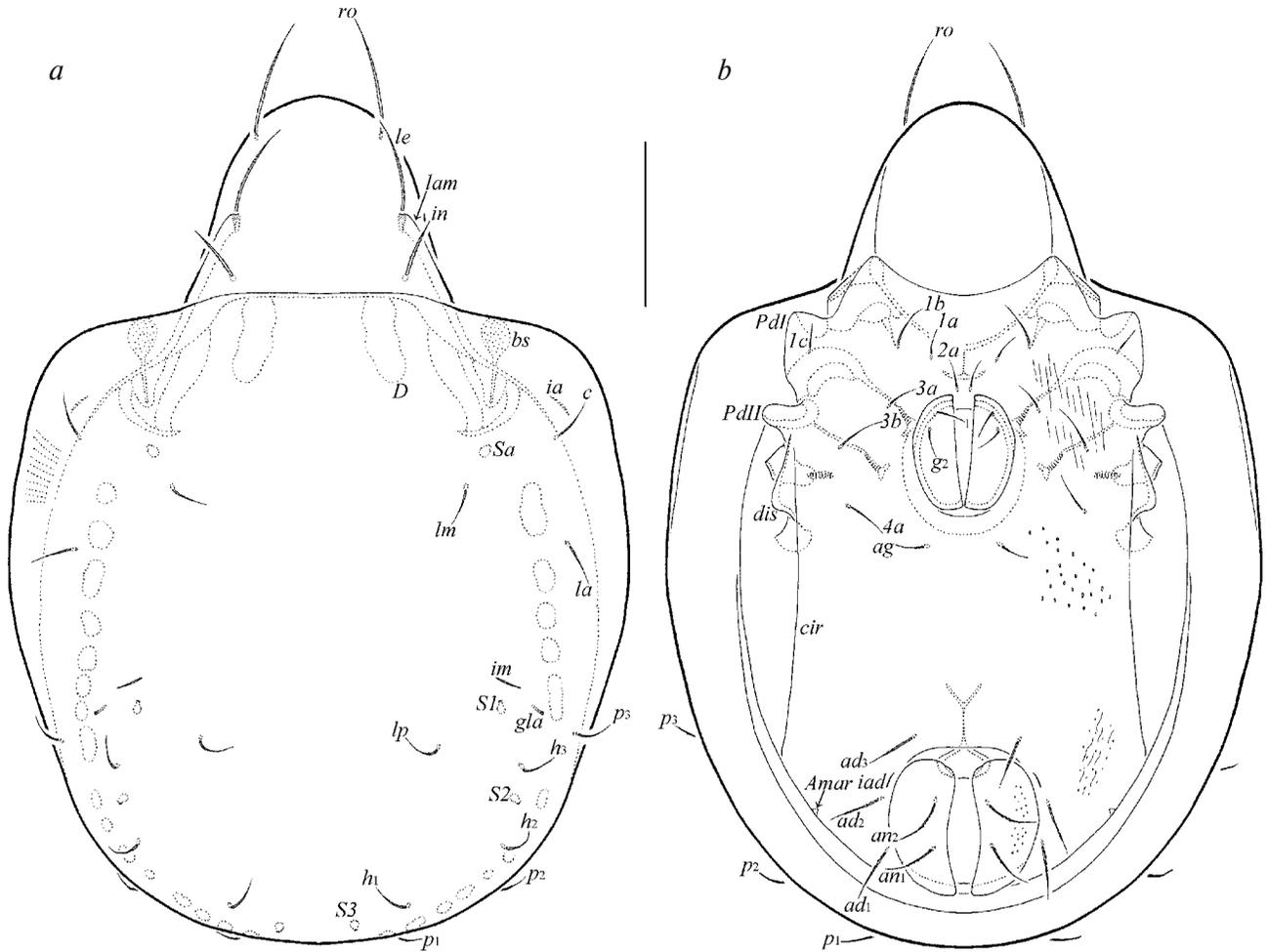


Fig. 3. *Oripoda aperta* sp. n., adult: *a* – dorsal view (legs not shown), *b* – ventral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 50 μ m.

Aoki, Yamamoto, 2007) in: the presence of tuberculate rostrum in males; comparatively long rostral, lamellar and interlamellar setae, with *ro* and *le* setiform, *in* robust; bothridial seta completely covered by anterior margin of notogaster; short notogastral setae; and medium-sized, setiform adanal setae. The new species differs from *O. obliqua* in: smaller body size (length of males 210–240, length of females 270–300 versus length of males 305–320, length of females 310–415); absence

(versus presence) of rugosities on the rostrum and on the pteromorph in females; almost rounded (versus elongate oval) notogaster; and the morphology of anterolateral margin of the pteromorph (broadly rounded versus largely cut obliquely).

E t y m o l o g y. The specific epithet *operta* is Latin for “hidden” and alludes to the bothridial seta being completely covered by the anterior margin of the notogaster in the new species.

Table 2. Leg setation and solenidia of adult *Oripoda aperta* sp. n.

Leg	<i>Tr</i>	<i>Fe</i>	<i>Ge</i>	<i>Ti</i>	<i>Ta</i>
I	<i>v'</i>	<i>d</i> , (<i>l</i>), <i>bv''</i> , <i>v''</i>	(<i>l</i>), σ	(<i>l</i>), (<i>v</i>), ϕ	(<i>fi</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , <i>pv'</i> , ε , ω_1 , ω_2
II	<i>v'</i>	<i>d</i> , (<i>l</i>), <i>bv''</i> , <i>v''</i>	(<i>l</i>), σ	(<i>l</i>), (<i>v</i>), ϕ	(<i>fi</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , ω_1 , ω_2
III	<i>l'</i> , <i>v'</i>	<i>d</i> , <i>l'</i> , <i>ev'</i>	<i>l'</i> , σ	<i>l'</i> , (<i>v</i>), ϕ	(<i>fi</i>), (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), <i>a'</i> , <i>s</i> , <i>pv''</i>
IV	<i>v'</i>	<i>d</i> , <i>ev'</i>	<i>d</i> , <i>l'</i>	<i>l'</i> , (<i>v</i>), ϕ	<i>ff''</i> , (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), <i>a'</i> , <i>s</i> , <i>pv''</i>

Notes. See Table 1 for explanations.

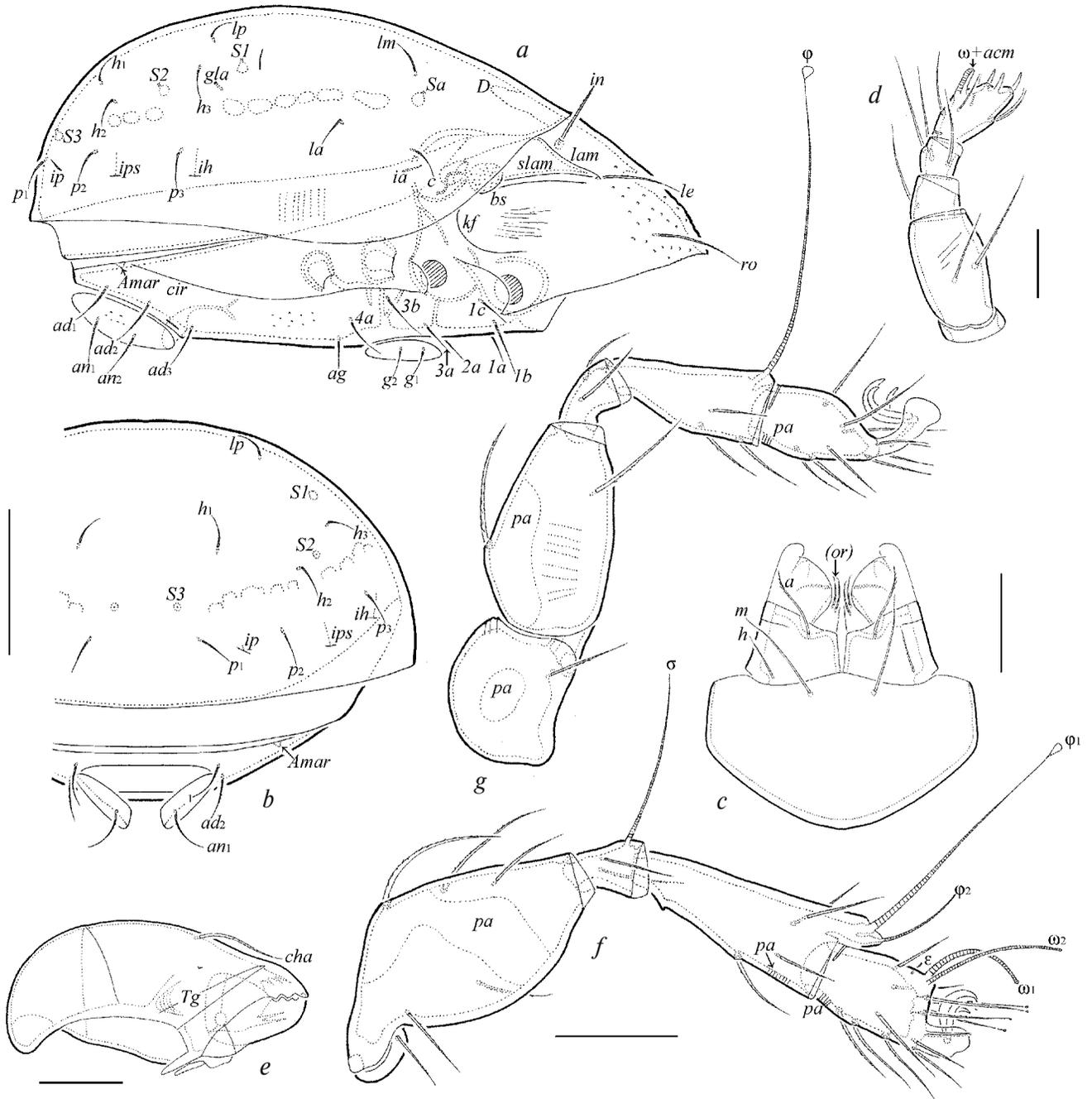


Fig. 4. *Oripoda aperta* sp. n., adult: *a* – right lateral view (gnathosoma and legs not shown); *b* – posterior view (part of left half not shown); *c* – subcapitulum, ventral view; *d* – palp, right, antiaxial view; *e* – chelicera, left, paraxial view; *f* – leg I, right, antiaxial view; *g* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar (μm): *a*, *b* – 50; *c*, *e*–*g* – 20; *d* – 10.

Pirnodus concavus Ermilov,
Salavatulin et Kontschán sp. n.
(Figs 5, 6)

Type material. Holotype (♀) and three paratypes (1 ♂ , 2 ♀): Vietnam, Dong Nai Province, Dong Nai Biosphere Reserve, Cat Tien National Park, 11°26'N, 107°26'E, about 130 m a.s.l., bark of

Dipterocarpus alatus at the height of 25 m above ground, November 20, 2022 – December 10, 2022 (collected by V. M. Salavatulin and A. A. Kudrin).

The holotype is deposited in the collection of the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany; three paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology,

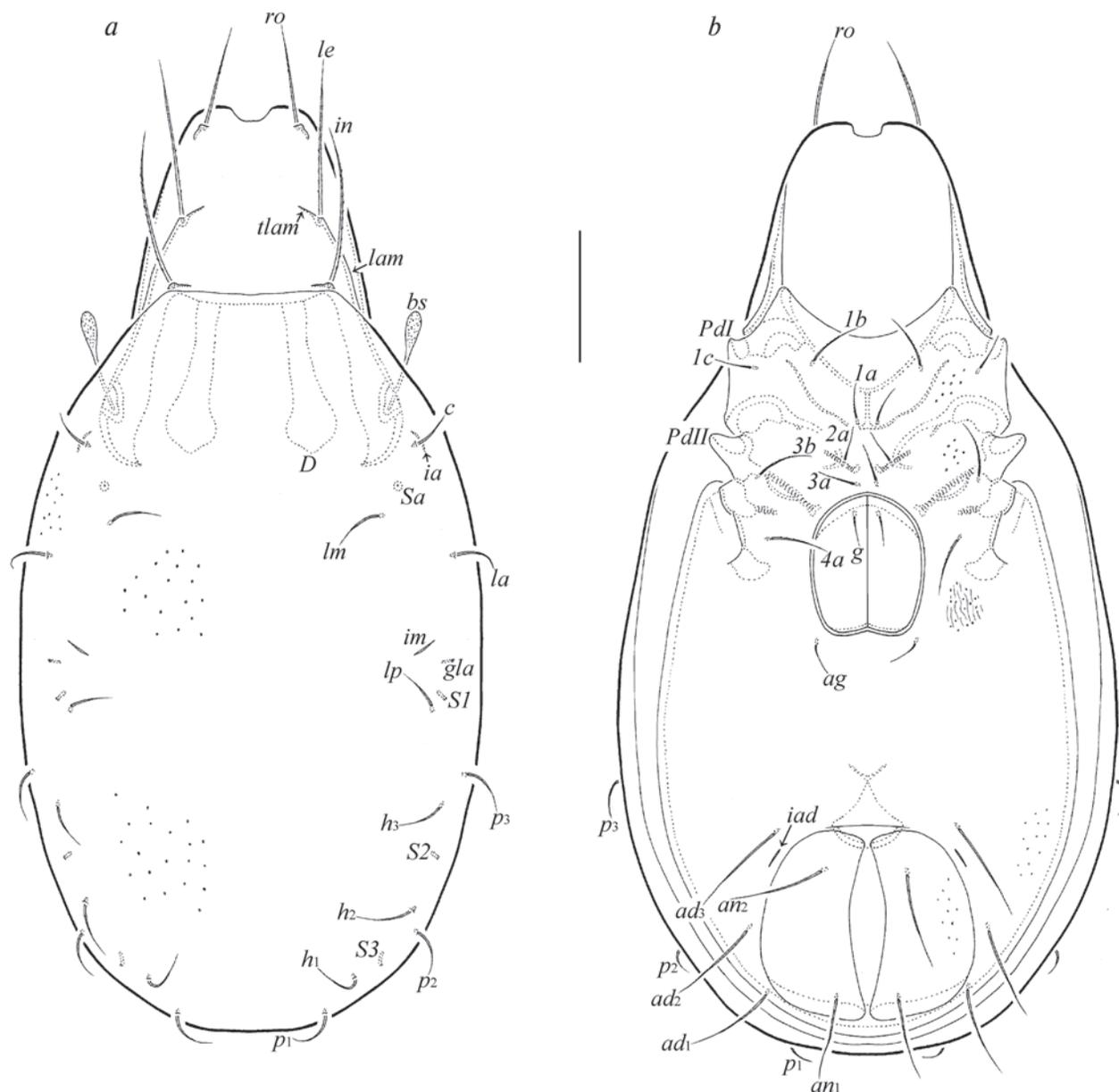


Fig. 5. *Pirnodus concavus* sp. n., adult: *a* – dorsal view (legs not shown), *b* – ventral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 50 μ m.

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

Diagnosis. Body length: 330–375. Body surface foveolate. Rostrum concave. Prolamella and sublammella absent; translammella represented by two short oblique lines near lamellae; keel-shaped ridge present. Rostral, lamellar and interlamellar setae long, setiform, barbed; bothridial seta clavate or fusiform, slightly barbed; head of bothridial seta not covered by anterior margin of notogaster. All notogastral setae medium-sized, setiform, smooth. Epimeral setal formula: 3–1–2–1. All epimeral, genital and aggenital setae comparatively

short; anal and adanal setae long but not longer than length of anal plate.

Description. Measurements. Body length: 375 (holotype), 345 (male paratype), 330, 375 (female paratypes); notogaster width: 195 (holotype), 165 (male paratype), 150, 195 (female paratypes).

Integument. Body light brown. Surface of body sparsely and minutely foveolate; lateral part of body partially slightly striate.

Prodorsum. Rostrum with median indentation. Lamella about 1/2 length of prodorsum; prolammella

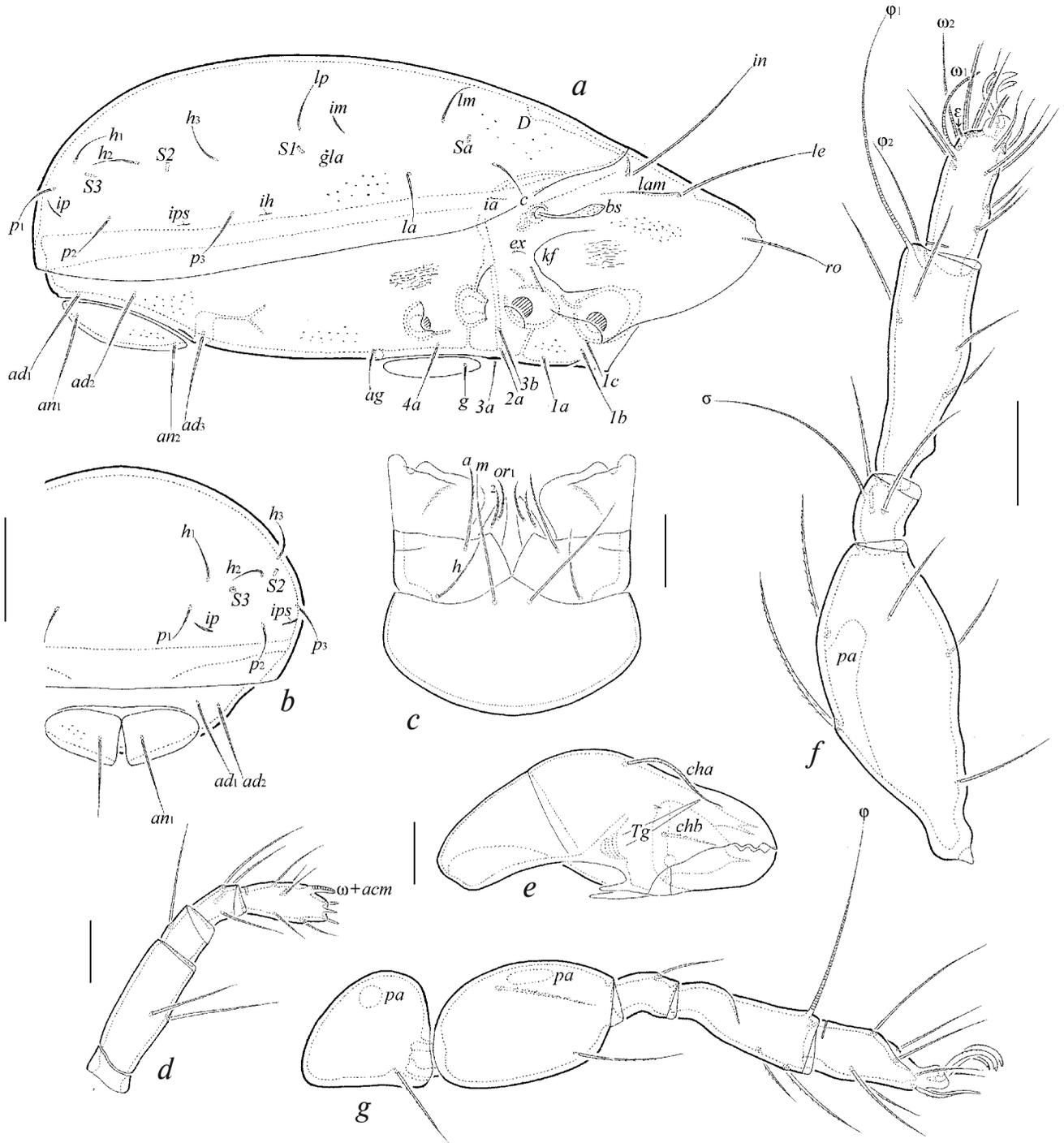


Fig. 6. *Pirnodus concavus* sp. n., adult: *a* – right lateral view (gnathosoma and legs not shown); *b* – posterior view (part of left half not shown); *c* – subcapitulum, ventral view; *d* – palp, right, antiaxial view; *e* – chelicera, left, paraxial view; *f* – leg I (trochanter not shown), right, antiaxial view; *g* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar (μm): *a, b* – 50; *c, e–g* – 20; *d* – 10.

and sublamella absent; translamella represented by two short oblique lines near lamellae; keel-shaped ridge present. Rostral (45–49), lamellar (71–75) and interlamellar (82–94) setae setiform, barbed; bothridial seta (35–37) clavate or fusiform, slightly barbed; head of

bothridial seta not covered by anterior margin of notogaster in dorsal view; exobothridial seta (7) setiform, thin, smooth. Dorsosejugal porose area not observed.

Notogaster. Anterior margin straight. All notogastral setae (22–24) setiform, thin, smooth. Four pairs of

Table 3. Leg setation and solenidia of adult *Pirnodus concavus* sp. n.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta
I	v'	d, (l), bv'', v''	(l), σ	(l), (v), ϕ	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), ε , ω_1 , ω_2
II	v'	d, (l), bv'', v''	(l), σ	(l), (v), ϕ	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, ω_1 , ω_2
III	l', v'	d, l', ev'	σ	(v), ϕ	(fi), (tc), (p), (u), (pv)
IV	v'	d, ev'	d	(v), ϕ	ff'', (tc), (p), (u), (pv)

Notes. See Table 1 for explanations.

sacculi with slightly elongated channels. Opisthonotal gland opening and all lyrifissures well visible.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 73–77×60–64; seta *a* (22–26) setiform, unilaterally barbed in mediobasal part; *m* (22–26) and *h* (34–37) setiform, roughened; *m* thinner than *a* and *h*; both adoral setae (11–15) setiform, barbed. Palp length: 56–60; postpalpal seta (7) spiniform, roughened. Chelicera length: 112–116; setae (*cha*: 33–37; *chb*: 17–19) setiform, barbed.

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral setal formula: 3–1–2–1; all setae (*1b*, *3b*: 35–37; *4a*: 28–30; others: 19–22) setiform, thin, smooth. Discidium and circumpedial carina not observed.

Anogenital region. Genital (15) and aggenital (19–22) setae setiform, thin, smooth; anal and adanal setae (45–47) subflagellate, smooth. Adanal lyrifissure close and parallel to anal plate. Marginal porose area not observed.

Legs. Median and lateral claws thick, slightly different in thickness, slightly barbed on dorsal side; lateral claw with tubercle distoventrally. Proximoventral porose area on tarsi I–IV and distoventral porose area on tibiae I–IV absent; dorsoparaxial porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV distinct. Anterodorsal part of all tarsi with two longitudinal ridges. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–2–4–16) [1–1–2], II (1–5–2–4–13) [1–1–2], III (2–3–0–2–10) [1–1–0], IV (1–2–1–2–9) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 3; solenidia ω_1 on tarsus I, ω_1 , ω_2 on tarsus II and σ on genua III slightly bacilliform, ϕ_1 on tibia I and ϕ on tibiae II–IV subflagellate, other solenidia rod-like.

Comparison. *Pirnodus concavus* sp. n. is similar to *P. detectidens* Grandjean 1956 from southeastern Europe (see Grandjean, 1956; Travé, 1959; Pérez-Íñigo, 1993) in having adanal setae not longer than the anal plate and in uniform notogastral setae. However, the new species differs from *P. detectidens* in the presence (versus absence) of short translamellar lines near lamellae and in the absence (versus presence) of sexual dimorphism (e.g., males of *P. detectidens* are characterized by the absence of the anterior margin of notogaster medially and by the bothridial seta completely covered by the anterior margin of the notogaster; females of *P. detectidens* are characterized by a rounded rostrum and

by the genital aperture distinctly larger than anal aperture).

Etymology. The specific epithet *concavus* is Latin for “concavity” and alludes to the concave rostrum in the new species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We cordially thank Dr. Alexey A. Kudrin (Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia) for assistance with collecting samples; Dr. Elizabeth A. Hugo-Coetzee (National Museum, Bloemfontein, South Africa) and one anonymous reviewer for valuable comments; Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing; and the staff of the Cat Tien National Park for their support during fieldwork. The work was performed within the framework of the Joint Russian-Vietnamese Biological Expedition, financially supported by the Russian Academy of Sciences. The collection of materials was conducted under the Agreement № 505/HĐ about scientific cooperation between the Cat Tien National Park and the Joint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center.

FUNDING

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

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., Yamamoto Y., 2007. New arboreal oribatids (Arachnida, Acari, Oribatida, Oripodidae) collected

- from broadleaf evergreen trees in Central Japan // Species Diversity. V. 12. P. 271–277.
- 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., 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.
- Grandjean F., 1950. Observations sur les Oribates (21^e série) // Bulletin du Museum nationale d'Histoire Naturelle (2). V. 22. P. 344–351.
- Grandjean F., 1956. Sur deux espèces nouvelles d'Oribates (Acariens) apparentées à *Oripoda elongata* Banks 1904 // Archives de Zoologie expérimentale et générale. V. 93. P. 185–218.
- 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.
- Pérez-Íñigo C., 1993. Acari. Oribatei, Poronota // In: Ramos M.A. et al., editors. Fauna Iberica, Volume 3. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales Press. P. 1–320.
- Salavatulin V., 2019. Microhabitat distribution of arboreal oribatid mites (Oribatida), associated with the Siberian pine (*Pinus sibirica*) of Western Siberia // Experimental and Applied Acarology. V. 78. P. 469–483.
- 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 S.E.A. V. 12. P. 1–538.
- Travé J., 1959. Dimorphisme sexuel chez *Pirnodus detectidens* Grandjean (Acariens, Oribates). Notes écologiques et éthologiques // Vie et Milieu. V. 9. P. 454–468.

ТРИ НОВЫХ ВИДА ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ НАДСЕМЕЙСТВА ORIPODOIDEA (ACARI, ORIBATIDA) ИЗ ВЬЕТНАМА

С. Г. Ермилов^{1, *}, В. М. Салаватулин^{1, 2, **}, Ж. Кончан^{3, 4, ***}

¹Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

²Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр, Южное отделение, Хошимин, Вьетнам

³Институт защиты растений, Венгерская академия наук, Будапешт, H-1025 Венгрия

⁴Университет Иштвана Сеченьи, Мошонмадьяровар, 9026 Венгрия

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: v.salavatulin@gmail.com

***e-mail: kotschan.jeno@agrar.mta.hu

Описаны три новых вида панцирных клещей (Oribatida) надсемейства Oripodoidea — *Phauloppia differens* sp. n. (Oribatulidae), *Oripoda aperta* sp. n. (Oripodidae) и *Pirnodus concavus* sp. n. (Oripodidae). Описания базируются на имаго, собранных с коры и ветвей деревьев *Dipterocarpus alatus* и *Haldina cordifolia* в южном Вьетнаме.

Ключевые слова: арбореальные клещи, *Phauloppia*, *Oripoda*, *Pirnodus*, таксономия, морфология, национальный парк Кат Тьен, Ориентальная область

УДК 595.715.1

НОВЫЙ ВИД ЩЕТИНОХВОСТОК РОДА *ALLOPSONTUS* SILV. (MICROCORYPHIA, MACHILIDAE) ИЗ ЗАПАДНОГО КРЫМА

© 2024 г. В.Г. Каплин*

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

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 18.10.2023 г.

После доработки 07.11.2023 г.

Принята к публикации 08.11.2023 г.

Из западного Крыма описан новый вид щетинохвосток *Allopsontus tauricus* sp. n. По форме глаз, строению верхних челюстей, ног, брюшных стернитов, яйцеклада и парамер самца он наиболее близок к *A. europaeus* (Kaplin 1983) из южного Крыма. Их основные различия заключаются в относительной длине церок, цвете глаз и форме парных глазков. Существенно различаются также строение дистальной части жгутика усиков и хетотаксия нижнечелюстных и нижнегубных щупиков у самцов, а также отношения длины грифельков к длине кокситов VIII и IX сегментов брюшка у обоих полов.

Ключевые слова: Тарханкутский полуостров, мергели, петрофитно-равнинные степи, первичнобескрылые насекомые, распространение

DOI: 10.31857/S0044513424020022, EDN: VXTNHLG

При обработке материалов, собранных на западе Крыма, выявлен новый вид щетинохвосток рода *Allopsontus* Silvestri 1911, насчитывающего 52 вида. Его описание приведено ниже. Типы нового вида хранятся в коллекции Всероссийского НИИ защиты растений, С.-Петербург (г. Пушкин).

Подсемейство Machilinae Kaplin 1985

Род *Allopsontus* Silvestri 1911

Подрод *Allopsontus* s. str. Mendes 1990

Типовой вид *Allopsontus annandalei* Silvestri 1911.

Allopsontus tauricus Kaplin sp. n.

(рис. 1, 2)

Материал. Голотип, самец (в препаратах), Республика Крым, Черноморский р-н, окр. п. Черноморское, северо-западное побережье, 45°30' N, 32°40' E, 40 м над ур. м., мергели, петрофитно-кустарниково-разнотравно-ковыльная степь, под камнями, 18.IX.2023 (В.Г. Каплин). Паратипы, 3 ♀♀ (1 ♀ в препаратах), те же местообитание, дата и коллектор.

Описание. Длина тела (без учета каудального филемента, церок и усиков) самца 9.8, самок 10.6–12 мм, ширина соответственно 2.3 и 2.7–2.9 мм. Общая окраска тела беловато-коричневая. Грудные тергиты, брюшные тергиты и стерниты, большая часть головы, нижнечелюстные

и нижнегубные щупики, усики, ноги, церки, каудальный филемента с коричневым, буроватым или красноватым пигментом. Наиболее интенсивно пигментированы лоб, бока наличника (рис. 1, 1), жгутики усиков, 1–5-й членики нижнечелюстных щупиков, лапки и голени ног, тергиты груди и брюшка. Затылок и участки головы вокруг глаз белые без пигмента, слабо пигментированы также тазики ног, грифельки и церки.

Чешуйки покрывают все тело, на дорсальной стороне они бурые, буроватые, светло- и темно-каштановые, на вентральной – буроватые, наиболее темные до почти черных на усиках. На тергитах брюшка самца, а также на жгутиках усиков у обоих полов чешуйки образуют темные и светлые поперечные полосы.

Усики самца и самки короче тела, отношение их длины к длине тела (без учета каудального филемента и церок) составляет около 0.5–0.6. Жгутики усиков самца 75–90-члениковые, с закругленным апикальным члеником. Цепочки дистальной части жгутика у обоих полов 5-члениковые, слабо отделены друг от друга, их членики, особенно у самца, плотно сближены. Первые три членика цепочек с четырьмя, два их последних членика с тремя рядами чешуек и сравнительно коротких щетинок (рис. 1, 2).

Длина первого членика усика (скапуса) самца в 2.2, самки в 1.8 раза больше его ширины.

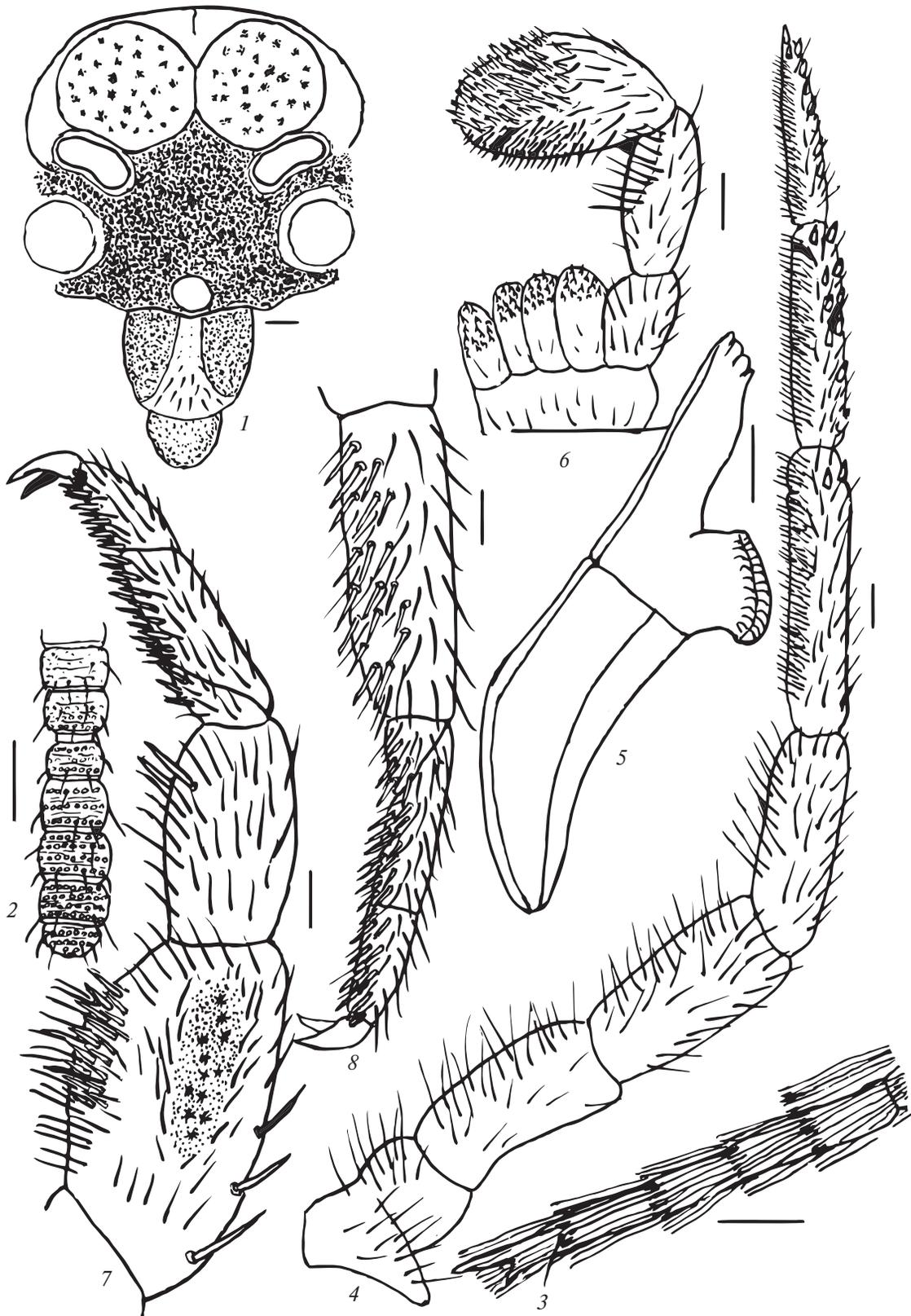


Рис. 1. *Allopsontus tauricus* sp. n., детали строения самца: 1 – передняя часть головы (сложные глаза, парные и непарный глазки, наличник и верхняя губа); 2 – апикальная и два членика преапикальной цепочек жгутика усика; 3 – апикальный членик церка; 4 – нижнечелюстной шупик; 5 – верхняя челюсть; 6 – нижнегубной шупик; 7 – бедро, голень и лапка передней ноги; 8 – задняя лапка (1–8 – голотип). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 1. Отношение длины лапок, голеней и бедер к их ширине у *Allopsontus tauricus* sp. n.

Пол	Лапки			Голени			Бедра		
	передние	средние	задние	передние	средние	задние	передние	средние	задние
Самец	6.41	4.55	4.73	1.26	2.21	3.11	2.02	2.48	2.57
Самка	4.37	3.79	4.39	1.85	1.91	2.90	2.02	2.22	2.27

Базальная часть этого членика с множеством мелких сенсорных щетинок, занимающих у самца около 0.12, у самки — 0.18 его длины. Наличник самца и самки без специализированных щетинок, с недлинными и негустыми простыми щетинками. Длина церки самца 3.4, самок 4.0–4.9 мм. Отношение длины церки к длине тела у самца 0.35, у самки 0.36–0.45. Вершина церки с двумя опорными шипами, один из которых сравнительно крупный, второй — небольшой, отклоняющийся в сторону и легко обламывающийся, что характерно для представителей рода *Allopsontus* (рис. 1, 3).

Церки самца 16-, самки 20–22-члениковые. Апикальный членик церки самца с двумя — четырьмя, 2–7-й членики от вершины с четырьмя, прочие семь базальных члеников с двумя рядами, реже с одним рядом чешуек; апикальные членики церок самки с двумя, следующие 7–8 члеников с четырьмя, прочие 12–13 базальных члеников с двумя рядами, реже с одним рядом чешуек. Внутренняя сторона 8–10-го члеников церки, начиная с 3-го или 4-го членика от вершины, с одной, двумя, реже с тремя утолщенными бесцветными опорными игловидными щетинками. Всего таких щетинок 12–19 у самца и 9–10 у самки.

Глаза соприкасающиеся, в спирте их окраска беловатая с коричневыми пятнами разных размеров. Общая ширина глаз у самца 0.84, длина — 0.41, у самки соответственно 0.95–0.99 и 0.44–0.47 мм. Отношение длины одного глаза к его ширине у обоих полов 0.95–1.00. Длина линии контакта глаз составляет у самца около 0.35, у самок 0.24–0.29 их длины. Парные глазки расположены сублатерально по отношению к глазам, имеют форму подошвы, их окраска светло-коричневая с беловатым ободом. Ширина этих глазков у самца около 0.29, у самок 0.26–0.28 мм, длина 0.11–0.12 мм. Длина глазков у самца в 2.5–2.6, у самок в 2.3–2.4 раза меньше ширины. Расстояние между внутренними краями глазков у обоих полов 0.44–0.49, наружными — 0.96–1.00 общей ширины глаз (см. рис 1, 1).

Нижнечелюстные щупики 7-члениковые. Их апикальный членик немного короче субапикального: его длина составляет 0.86–0.88 длины 6-го членика. 5-й членик длиннее 4-го у самца в 1.5, у самок в 1.9 раза. Вентральная поверхность 5–7-го члеников нижнечелюстных щупиков самца с множеством мелких сравнительно темных щетинок

(рис. 1, 4). У самок эта поверхность покрыта простыми удлиненными щетинками. Дорсальная поверхность 6-го и 7-го члеников нижнечелюстных щупиков самца с 9–10, самок с 13–15 зубьевидными щетинками со слабо затемненными вершинами, 2–3 подобные щетинки имеются у обоих полов и на 5-м членике. Вершины верхних челюстей самки и самца 4-лопастные. Особенно четко эти лопасти выражены у самца (рис. 1, 5).

Последний членик нижнегубных щупиков у обоих полов треугольно-овальный, его длина у самца в 1.7–1.8, у самки в 2.2–2.3 раза больше ширины. Его вершина у самцов и самок соответственно с 55–60 и 25–28 крупными сенсорными конусами, а вентральная поверхность у самца с множеством мелких почти бесцветных щетинок (рис. 1, 6).

Передние бедра самца с сенсорными полями, включающими 11–14 крупных розетковидных сенсилл, расположенных в один или два ряда (рис. 1, 7). Длина сенсорного поля в 4.0 раза больше его ширины и составляет 0.48–0.50 длины бедра, а его ширина — около 0.26 ширины бедра. Сенсорное поле не доходит до основания бедра на 0.38–0.39, до его вершины — на 0.10–0.11 длины бедра; до дорсальной стороны бедра на 0.20–0.24, до вентральной его стороны — на 0.50–0.54 ширины бедра. Передние голени и бедра у обоих полов заметно расширенные (табл. 1).

Длинных волосовидных щетинок на ногах нет. У самца и самки наиболее длинные передние лапки и задние голени. Передние лапки у самца длиннее средних лапок в 1.21, задних в 1.05, у самки соответственно в 1.11 и 1.02 раза. Однако задние голени у самца длиннее средних голеней в 1.35, передних — в 1.33 раза, у самки соответственно в 1.42 и 1.38 раза. В целом длина задних ног у самца, включая лапку, голень, бедро и тазик, превышает длину средних ног в 1.13, а передних — в 1.05 раза, у самки соответственно в 1.12 и 1.13 раза. Тазики средних и задних ног с грифельками, их длина у самца и самки соответственно около 0.7 и 0.6 мм. Отношение длины грифелька на тазиках средних ног к ширине тазика у самца и самки около 1.35, задних 1.39. У обоих полов лапки, голени и бедра с бесцветными игловидными щетинками с затемненными вершинами. Их распределение показано в табл. 2. Отношение длины апикального членика

Таблица 2. Распределение игловидных щетинок на члениках ног у *Allopsontus tauricus* sp. n.

Ноги	Пол	Бедро	Голень	Членики лапки		
				1	2	3
Передние	Самец	14–16	2	3	16	10
	Самка	0	2–3	3–4	10–12	8–10
Средние	Самец	2–3	13–14	3–5	10–12	8
	Самка	2	9–10	6	8	8
Задние	Самец	2–3	20	4	14	8
	Самка	2	20–21	5	12	4–5

Таблица 3. Соотношения длины стернитов, кокситов и грифельков брюшка у *Allopsontus tauricus* sp. n.

Сегмент брюшка	Стернит/коксит		Грифелек (без апикальной иглы)/коксит		Апикальная игла/грифельек		Вершинный угол стернита, градусы	
	самец	самка	самец	самка	самец	самка	самец	самка
II	0.52	0.56	0.57	0.49	0.26	0.26	92	108
III	0.59	0.60	0.57	0.51	0.27	0.26	90	102
IV	0.58	0.58	0.57	0.48	0.27	0.26	90	102
V	0.57	0.57	0.55	0.48	0.27	0.26	94	100
VI	0.50	0.56	0.51	0.52	0.28	0.25	106	105
VII	0.44	0.29	0.64	0.56	0.28	0.23	113	132
VIII	0.37	–	0.87	0.93	0.21	0.16	150	–
IX	–	–	1.13	0.79	0.12	0.12	–	–

Таблица 4. Количество сублатеральных игловидных макрохет на брюшных тергитах и кокситах у *Allopsontus tauricus* sp. n.

Сегмент брюшка	Тергиты брюшка		Кокситы брюшка	
	Самец	Самка	Самец	Самка
I	0	0	0	0
II	0	0	0	0
III	0–1 + 0–1	1 + 1	0	0
IV	2 + 2	2 + 2	0	0
V	3 + 3	3 + 3	0–1 + 0–1	0–1 + 0–1
VI	3 + 3	3 + 3	0–1 + 0–1	0–1 + 0–1
VII	3 + 3	4–5 + 4–5	0–1 + 0–1	0–1 + 0–1
VIII	3 + 3	4–5 + 4–5	0–1 + 0–1	1 + 1
IX	3 + 3	6 + 6	0	0
X	2 + 2	2 + 2	–	–

задней лапки к ее общей длине у самца 0.40–0.42, у самок примерно 0.32–0.33 (рис. 1, 8).

Кокситы II–IX сегментов брюшка с одной парой грифельков. Кокситы I, VI и VII сегментов

брюшка самца и самок с 1 + 1, II–V сегментов с 2 + 2 втяжными пузырьками. Вершинный угол II–VI стернитов брюшка у самца 90°–106°, у самок 100°–108° (табл. 3). Соотношения длин грифельков,

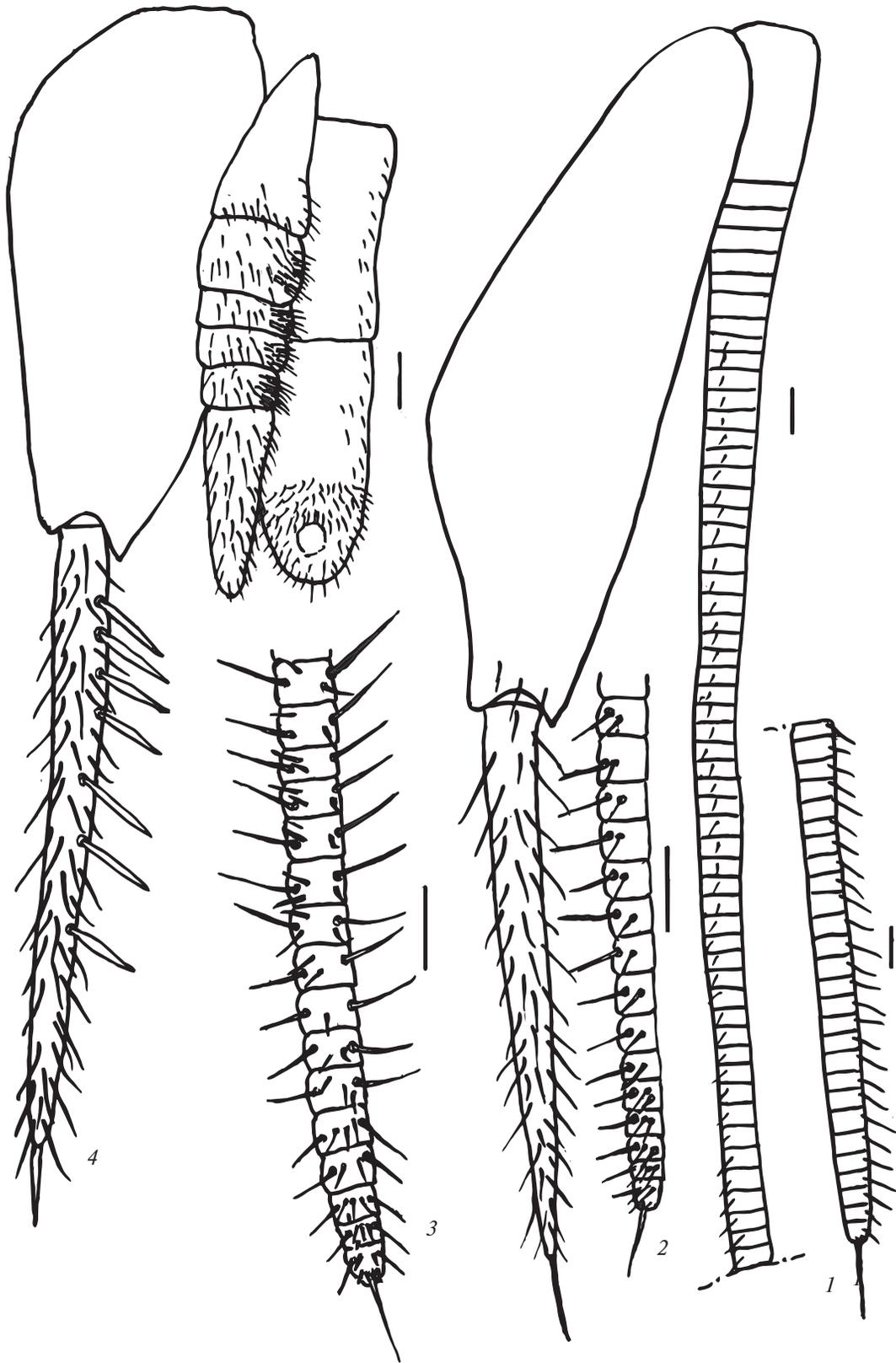


Рис. 2. *Allopsontus tauricus* sp. n., детали строения полового аппарата самки и самца: 1 – коксит IX с грифельком и задний гонапофиз яйцеклада самки; 2 – 1–15-й дистальные членики заднего гонапофиза яйцеклада; 3 – 1–16-й членики переднего гонапофиза яйцеклада; 4 – пенис, парамер и коксит IX сегмента брюшка самца с грифельком (1–3 – паратип, самка; 4 – голотип, самец). Масштаб 0.1 мм.

Таблица 5. Диагностические признаки *Allopsontus tauricus* sp. n. в сравнении с *A. europaeus* (Каплин, 1983)

Морфологический признак	<i>A. tauricus</i> sp. n.	<i>A. europaeus</i>		
Длина тела, мм	9.8–12	8–9.5		
Отношение длины усиков к длине тела	0.5–0.6	0.7–0.8		
Отношение длины церка к длине тела	0.35–0.45	0.25–0.31		
Цвет глаз (в спирте)	Беловатый с коричневыми пятнами	Темный с темно-коричневыми пятнами		
Отношение длины линии контакта глаз к их общей длине	0.24–0.35	0.32–0.40		
Форма парных глазков	Подошвообразная	Овальная		
Отношение расстояния между парными глазками к общей ширине глаз	0.44–0.49	0.40–0.45		
Отношение длины 7-го членика нижнечелюстных щупиков самца к длине их 6-го членика	0.86–0.88	0.71–0.74		
Мелкие щетинки на вентральной поверхности 5–7-го члеников нижнечелюстных щупиков и последнего членика нижнегубных щупиков самца	Имеются	Отсутствуют		
Количество розетковидных сенсилл на передних бедрах самца	11–14	9–10		
Отношение длины сенсорного поля к длине бедра	0.48–0.50	0.47		
Отношение ширины сенсорного поля к ширине бедра	0.26	0.14		
Отношение длины грифельков (без учета конечных игл) к длине кокситов брюшка	VIII	самец	0.87	0.65
		самка	1.13	0.78
	IX	самец	0.93	0.80
		самка	0.79	0.70
Отношение длины терминального членика пениса к длине его базального членика	1.2	1.4		

стернитов и кокситов брюшка приведены в табл. 3. Грудные тергиты без макрохет. Количество и распределение игловидных макрохет на тергитах и кокситах брюшка самца и самок приведены в табл. 4.

Яйцеклад длинный, тонкий, членистый, длиной 4.2–5.0 мм, значительно выступает за вершины грифельков IX сегмента брюшка. Передние гонапофизы яйцеклада 68–70-, задние 72–74-члениковые (рис. 2, 1). Два-три базальных членика передних и семь-восемь базальных члеников задних гонапофизов без щетинок. Количество щетинок и их распределение на члениках гонапофизов показаны на рис. 2, 2–3). Длина апикальных бесцветных игл на передних гонапофизах яйцеклада примерно равна общей длине трех их вершинных члеников, а на задних гонапофизах яйцеклада – почти четырех члеников. Овариолы самок содержат

яйца, которые имеют среднюю степень сформированности. Самки, по-видимому, откладывают яйца в трещины каменистой поверхности, погружая яйцеклад на значительную глубину.

Генитальный аппарат самца с одной парой крупных парамер на IX сегменте брюшка. Парамеры 1+5-члениковые, немного выступают за вершины кокситов IX и пениса. Терминальный членик пениса в 1.16 раза длиннее его базального членика (рис. 2, 4).

Дифференциальный диагноз. *Allopsontus tauricus* sp. n. относится к типовому подроду *Allopsontus* s. str., для которого характерны наличие 2 + 2 втяжных пузырьков на II–V кокситах брюшка у обоих полов, а также длинный и тонкий членистый яйцеклад без копательных шипов. Подрод включает в настоящее время 20 видов. Среди них

A. tauricus sp. n. наиболее сходен с *A. europaeus* (Kaplin 1983), описанным из окрестностей с. Лучистое (южный берег Крыма, полынно-ковыльная степь, южный склон горы Демерджи) (Каплин, 1983). Неполовозрелые особи, по-видимому относящиеся к *A. europaeus*, были обнаружены также в окрестностях с. Ботаническое и на Никитской яйле в 1979 г. Основные диагностические признаки, позволяющие различить данные виды, приведены в табл. 5.

Этимология. Вид назван именем исторического названия степной части Крыма и прилегающих территорий (Таврия или Таврида).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 1021052806501-9-4.1.6 лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений “Цифровизация, картирование, мониторинг

и прогноз в области изучения биоразнообразия агроландшафтов и агроэкосистем с учетом новых угроз (FGEU-2022-0002)”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Каплин В. Г., 1983. К фауне щетинохвосток (Thysanura) южного побережья Крыма // Вестник зоологии. № 5. С. 15–20.

A NEW SPECIES OF BRISTLETAIL OF THE GENUS *ALLOPSONTUS* SILV. (MICROCORYPHIA, MACHILIDAE) FROM WESTERN CRIMEA

V. G. Kaplin*

All-Russia Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, sh. Podbelskogo, 3, Pushkin, 196608 Russia

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

A new species of bristletail, *Allopsontus tauricus* sp. n., is described from western Crimea. In the external shape of the eyes, the structure of the mandibles, legs, abdominal sternites, ovipositor and male parameres, it seems to be especially similar to *A. europaeus* (Kaplin 1983) from southern Crimea. Their main differences are the relative length of the cerci, the colour of the eyes and the shape of the paired ocelli. The structure of the distal part of the antennal flagellum, the chaetotaxy of the maxillary and lower labial palps in the male also differ significantly, as well as the ratio of the length of the styli to the length of the coxites of abdominal segments VIII and IX in both sexes.

Keywords: Tarkhankut Peninsula, marlstones, petrophytic lowland steppe, primitive wingless insects, distribution

УДК 595.763.33

НОВЫЙ ВИД РОДА *THINODROMUS* KRAATZ 1857 (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE) С СУЛАВЕСИ (ИНДОНЕЗИЯ)

© 2024 г. М. Ю. Гильденков*

Смоленский государственный университет, Смоленск, 214000 Россия

*e-mail: mgildenkov@mail.ru

Поступила в редакцию 10.09.2023 г.

После доработки 19.10.2023 г.

Принята к публикации 29.10.2023 г.

Приведено описание нового для науки вида *Thinodromus* (s. str.) *sabbangensis* sp. n. из Индонезии, с острова Сулавеси. По строению тергитов брюшка вид относится к группе “*Apocellagria*”. В настоящее время группа “*Apocellagria*” включает 12 видов, 4 из которых обитают в Тропической Африке, а 8 известны из Восточной биогеографической области.

Ключевые слова: Staphylinidae, *Thinodromus*, *Apocellagria*, новый вид, Индонезия

DOI: 10.31857/S0044513424020035, **EDN:** VXREHV

Род *Apocellagria* Cameron 1920 был описан (Cameron, 1920) по единственному виду из Индии. В этот род стали включать виды, сходные с представителями *Thinodromus* Kraatz 1857, с узким телом и суженным основанием брюшка, имеющим на основании II и III тергитов медиальные гребни. Достаточно долго (Nerman, 2001) род включал всего 6 видов: *A. indicus* Cameron 1920, *A. tenuicornis* Cameron 1930 и *A. amplipennis* Cameron 1941 из Индии, *A. pubicollis* (Cameron 1930) из Индии и Бангладеш, *A. fuscipalpis* (Fauvel 1904) из Шри-Ланка и *A. singularis* (Fauvel 1907) из Танзании. Изучая филогенетические отношения в трибе *Thinobiini*, мы понизили ранг *Apocellagria* до подродового, учитывая его близость с родом *Thinodromus* (Гильденков, 2005). Позднее, *Apocellagria* был сведен в синоним к *Thinodromus* (Makranczy, 2006) и сейчас может рассматриваться только в качестве группы видов в составе рода *Thinodromus*, имеющих характерные медиальные гребни в основании II и III тергитов брюшка. В состав группы “*Apocellagria*” сейчас, кроме названных 6 видов, следует относить еще 6 видов, описанных Дьярдем Макранчи в 2017 г.: *T. boukali* из Индии, *T. immolatus* из Китая (Юннань), *T. minglueni* из Лаоса, *T. aequatorialis* из Южного Судана, *T. jaechi* из Эфиопии и *T. zuluanus* из Южно-Африканской Республики (Makranczy, 2017). Таким образом, группа “*Apocellagria*” в настоящее время включает 12 видов, 4 из которых обитают в Тропической Африке, а 8 известны из Восточной биогеографической области. Из Индонезии “*Apocellagria*” не были известны.

Статья является дополнением к опубликованным ранее работам автора по изучению рода

Thinodromus Восточной биогеографической области и Новой Гвинеи (Гильденков, 2017, 2018, 2019, 2021, 2021a, 2023; Gildenkov, 2018, 2019, 2020, 2021, 2021a, 2021b, 2022).

При обработке материала использованы стандартные методы по таксономии насекомых. Препарирование, измерения и рисунки выполнены с использованием микроскопа МБС-10, снабженного окуляр-микрометром и мерной сеткой. Препарат гениталий обработан 10 % КОН и зафиксирован в эупарале. Этикетки приведены в оригинальной транскрипции. В описании (для характеристики пропорций головы, переднеспинки и надкрылий) использованы условные единицы: 7 условных единиц = 0.1 мм, соответственно, 1 условная единица составляет около 0.0143 мм. Фотография изготовлена на Canon EOS 5D Mark III с объективом Canon MP-E 65 mm, использована технология extended focus. Карта распространения была создана с помощью программного обеспечения MapCreator 2.0.

Место хранения материала обозначено следующим образом: сMG – личная коллекция автора, Смоленск, Россия (private collection of Mikhail Gildenkov, Smolensk); SMNS – Государственный музей естествознания, Штутгарт, Германия (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart).

***Thinodromus* (s. str.) *sabbangensis* Gildenkov sp. n.**
(рис. 1a–1b; 2a–2c)

М а т е р и а л. Голотип ♂, Индонезия, о-в Сулавеси, провинция Южный Сулавеси, Саббанг “S Sulawesi Prov., 400 m 20km NE Sabbang 2.28.56 S 120.12.00 E 5.-7. Jul 2001, Bolm lgt.” (SMNS).



Рис. 1. *Thinodromus* (s. str.) *sabbangensis* sp. n.: *a* – голотип, дорсально; *b* – карта распространения.

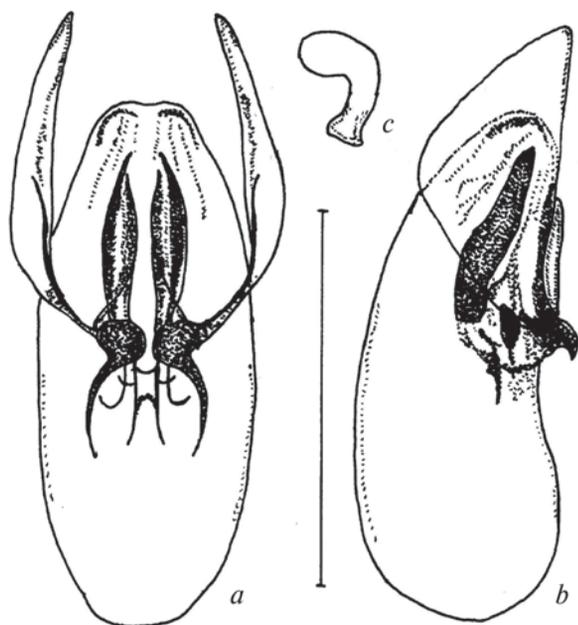


Рис. 2. *Thinodromus* (s. str.) *sabbangensis* sp. n., голотип: *a* – эдеагус, вентрально; *b* – эдеагус, латерально; *c* – сперматека. Масштаб 0.25 мм.

Паратипы: 3♂♂, 2♀♀, 9ex. “S Sulawesi Prov., 400 m 20km NE Sabbang 2.28.56 S 120.12.00 E 5.-7. Jul 2001, Bolm lgt.” (SMNS; 1♂, 1♀, 1ex. – cMG).

Описание. Самец (голотип). Длина тела 2.7 мм. Бурый, ноги, основание и вершины антенн светло-бурые; покровы слабо блестящие. Тело покрыто довольно длинными светлыми волосками.

Голова поперечная, ее длина от заднего края до переднего края наличника относится к наибольшей ширине примерно как 22:35. Шейный перехват выражен хорошо. Виски не развиты, глаза большие, выпуклые, занимают почти всю боковую сторону головы (рис. 1*a*). Пунктировка поверхности четкая, довольно мелкая и густая, диаметр точек примерно в 1.5 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие. Антенны довольно длинные, первые 8 члеников имеют длину значительно или заметно превосходящую их ширину; 9–10-й членики примерно равной длины и ширины; 11-й членик удлинненный, конусовидный (рис. 1*a*).

Переднеспинка довольно широкая, сердцевидная, ее длина относится к наибольшей ширине примерно как 29:37. Пунктировка поверхности четкая, крупная и густая, диаметр точек примерно равен диаметру фасетки глаза, расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие. В основании диска переднеспинки хорошо развито подковообразное вдавление (рис. 1*a*); в центральной части диска имеются

два слабо развитых симметричных продольных, овальных вдавления.

Надкрылья довольно широкие, их длина относится к общей ширине примерно как 46: 54. Поверхность надкрылий четко, крупно и густо пунктирована. Диаметр точек примерно равен диаметру фасетки глаза, расстояние между точками немного меньше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие.

Брюшко довольно четко, довольно крупно и густо пунктировано, диаметр точек немного меньше, чем на переднеспинке и надкрыльях, расстояние между точками немного меньше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие. На II–III тергитах брюшка имеются хорошо развитые медиальные гребни в основании (рис. 1а).

Эдегус имеет характерное строение (рис. 2а, 2б). Переднее склеротизованное ребро параметры не заходит на ее лопасть, нижний край параметры не пигментирован. В апикальной части мешка два симметричных, довольно хорошо развитых склерита (рис. 2а, 2б).

С а м к а (паратипы). Имеет сходную с самцом окраску и пропорции тела, половой диморфизм не выражен. Размеры тела в среднем немного крупнее, чем у самцов. При длине тела, равной 3.0 мм, длина переднеспинки относится к наибольшей ширине примерно как 30:39, а надкрылий как 50:58. Антенны у самок более короткие: 7–10-й членики примерно равной длины и ширины. Сперматека характерной формы (рис. 2с).

И з м е н ч и в о с т ь . Наблюдается незначительная изменчивость в размерах и окраске. Некоторые паратипы немного темнее голотипа, у некоторых паратипов антенны более светлые, чем у голотипа и бурыми остаются только 6 и 7 членики, остальные членики светло-бурые.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з . Как и все представители группы “*Apocellagria*”, новый вид имеет довольно стройное тело и хорошо развитые медиальные гребни в основании тергитов брюшка. Формой тела несколько сходен с *Thinodromus* (s. str.) *shavrini* Gildenkov 2020 с Филиппин и *Thinodromus* (s. str.) *kelabitensis* Gildenkov 2021 из Малайзии (Gildenkov, 2020, 2021), но имеет хорошо развитые медиальные гребни в основании II–III тергитов брюшка. Надежно отличается от всех известных видов группы “*Apocellagria*” строением эдегуса, с хорошо развитыми симметричными склеритами характерной формы в апикальной части внутреннего мешка и параметрами, с непигментированным нижним краем и передним склеротизованным ребром, не заходящим на лопасть (рис. 2а, 2б).

Р а с п р о с т р а н е н и е – Индонезия, о-в Сулавеси (рис. 1б).

Э т и м о л о г и я . Назван в соответствии с областью распространения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает сердечную благодарность своим коллегам: Вольфгангу Шаваллеру (Wolfgang Schawaller), куратору коллекции Государственного музея естественного знания в Штутгарте (SMNS), предоставившему материал для изучения, и Алексею Шаврину (Даугавпилс) за создание карты. Особую благодарность автор выражает Кириллу Макарову за фотографию (Московский педагогический государственный университет, Москва).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета ФГБОУ ВО «Смоленский государственный университет».

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гильденков М.Ю., 2005. Таксономические изменения в родовой группе *Thinodromus* (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae, Thinobiini) // Евразийский энтомологический журнал. Т. 4. № 4. С. 328–330.
- Гильденков М.Ю., 2017. Обзор группы видов *Thinodromus lunatus* (Coleoptera, Staphylinidae) // Зоологический журнал. Т. 96. № 10. С. 1165–1180. [Gildenkov M. Yu., 2017. A Review of the *Thinodromus lunatus* Species-Group (Coleoptera, Staphylinidae) // Entomological Review. V. 97. № 8. P. 1089–1105.].
- Гильденков М.Ю., 2018. Шесть новых видов рода *Thinodromus* Kraatz 1857, близких к *Thinodromus (Amisammus) ripicola* (Cameron 1941) (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) // Зоологический журнал. Т. 97. № 11. С. 1363–1373. [Gildenkov M. Yu., 2018. Six New Species of the Genus *Thinodromus* Kraatz, 1857, Closely Related to *Thinodromus (Amisammus) ripicola* (Cameron, 1941) (Coleoptera, Staphylinidae: Oxytelinae) // Entomological Review. V. 98. № 8. P. 1113–1123.].
- Гильденков М.Ю., 2019. Три новых вида из группы видов *Thinodromus arcuatus*, род *Thinodromus* Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae)

- из Восточной области // Зоологический журнал. Т. 98. № 11. С. 1205–1212. [Gildenkova M.Yu., 2019. Three New Species of the *Thinodromus arcuatus* Group, Genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae), from the Oriental Region // Entomological Review. V. 99. № 8. P. 1197–1204.].
- Гильденков М.Ю., 2021. Новый подвид *Thinodromus* (s. str.) *socius taichungensis* ssp. n. из Тайваня и Японии (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Амурский зоологический журнал. Т. 13. № 1. С. 115–119.
- Гильденков М.Ю., 2021а. Новые виды группы видов *Thinodromus lunatus* (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Восточной Азии // Зоологический журнал. Т. 100. № 10. С. 1100–1109. [Gildenkova M.Yu., 2021. New Species of the *Thinodromus lunatus* Species-Group (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from East Asia // Entomological Review. V. 101. № 8. P. 1195–1206.].
- Гильденков М.Ю., 2023. Новый вид рода *Thinodromus* Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Малайзии // Зоологический журнал. Т. 102. № 3. С. 300–303. [Gildenkova M.Yu., 2023. A New Species of the Genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from Malaysia // Entomological Review. V. 103. № 2. P. 189–193.].
- Cameron M., 1920. New Species of Staphylinidae (Col.) // The Entomologist's Monthly Magazine. Ser. 3. V. 56. P. 143–144.
- Gildenkova M.Yu., 2018. A new species of the genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) from China // Far Eastern Entomologist. № 356. P. 17–20.
- Gildenkova M.Yu., 2019. New species of the Subgenus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae), from India and Nepal // Far Eastern Entomologist. № 381. P. 15–20.
- Gildenkova M.Yu., 2020. Three new species of the genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 from Indonesia and the Philippines (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Russian Entomological Journal. V. 29. № 2. P. 148–152.
- Gildenkova M.Yu., 2021. A new unusually small species of the Genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) from Thailand // Far Eastern Entomologist. № 423. P. 1–4.
- Gildenkova M.Yu., 2021a. Two new species of the genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 from the Islands of Borneo and Sulawesi (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Russian Entomological Journal. V. 30. № 1. P. 43–46.
- Gildenkova M.Yu., 2021b. New species of the Genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 from New Guinea (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Russian Entomological Journal. V. 30. № 2. P. 149–152.
- Gildenkova M.Yu., 2022. New species of the Genus *Thinodromus* kraatz, 1857 from southeast China (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Far Eastern Entomologist. № 465. P. 1–5.
- Herman L.H., 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1785 to the end of the second Millennium. III. Oxyteline Group // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 265. P. 1497–1498.
- Makranczy G., 2006. Systematics and phylogenetic relationships of the genera in the *Carpelimus* group (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici. V. 98. P. 29–120.
- Makranczy G., 2017. The Old World species of *Thinodromus* Kraatz, 1857 morphologically resembling the former *Apocellagria* Cameron, 1920 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Koleopterologische Rundschau. V. 87. P. 163–220.

A NEW SPECIES OF THE GENUS *THINODROMUS* KRAATZ 1857 (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE) FROM SULAWESI, INDONESIA

M. Yu. Gildenkova*

Smolensk State University, Smolensk, 214000 Russia

*e-mail: mgildenkova@mail.ru

The new species, *Thinodromus* (s. str.) *sabbangensis* sp. n. is described and illustrated from the island of Sulawesi, Indonesia. Based on the structure of the abdominal tergites, the new species belongs to the “*Apocellagria*” group. Currently, the “*Apocellagria*” group includes 12 species: 4 of them live in tropical Africa, and 8 are known from the Oriental Region.

Keywords: taxonomy, *Apocellagria*, Indonesia

УДК 598.598.241.2: 551.583: 574.34

УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ СЕРЫХ ЖУРАВЛЕЙ (*GRUS GRUS*, GRUIFORMES, AVES) В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ: ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ТЕНДЕНЦИЙ

© 2024 г. С. В. Волков^{а, *}, О. С. Гринченко^б, Т. В. Свиридова^а, А. В. Шариков^с

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

^бИнститут водных проблем РАН, Москва, 119333 Россия

^сМосковский педагогический государственный университет, Москва, 129164 Россия

*e-mail: owl_bird@mail.ru

Поступила в редакцию 05.09.2023 г.

После доработки 21.11.2023 г.

Принята к публикации 29.11.2023 г.

Прогнозы часто предполагают, что изменения условий, вызванные потеплением климата, будут иметь негативные последствия для динамики популяций многих видов птиц, но явные доказательства этого приводятся редко. Изменения сроков миграции и гнездования птиц, физического состояния гнездящихся особей установлены для широкого списка видов в большинстве регионов северного полушария, однако данных по последствиям, в первую очередь продуктивности размножения, пока недостаточно для выводов. Мониторинг возрастной структуры осенних предотлетных скоплений серых журавлей в Северном Подмоскowie показал, что, несмотря на потепление климата в регионе, доля молодых особей не изменилась за 30-летний период. Количество птенцов положительно связано с температурой гнездового сезона и отрицательно – с количеством осадков. В более теплые сезоны успешность размножения серых журавлей была выше, а в сезоны с большим количеством осадков снижалась. Таким образом, успешность размножения у данного вида контролируется двумя параметрами – количеством осадков и температурой воздуха в гнездовой сезон. При этом значимые тенденции в многолетней динамике обоих этих параметров отсутствуют. Наибольшая доля птенцов зарегистрирована в годы с комбинацией высоких температур воздуха и небольшим количеством осадков. Увеличение объема осадков и более холодные условия в гнездовой период приводят к сокращению доли птенцов в предотлетном скоплении. Самой неблагоприятной комбинацией для серых журавлей оказалось сочетание низких температур и большого количества осадков, в такие годы доля птенцов была минимальной.

Ключевые слова: изменение климата, фенотипическая пластичность, фенология, мониторинг, серый журавль, Журавлиная родина, успешность размножения, *Grus grus*

DOI: 10.31857/S0044513424020047, EDN: VXQNKX

Изменение климата, как одна из составляющих глобального изменения окружающей среды, затрагивающая все экосистемные уровни, наиболее выражено стало проявляться в последние несколько десятилетий. Масштаб и скорость происходящих изменений обуславливают быстрое формирование новых условий существования, перестройку связей, сложившихся в экосистемах (Aharon-Rotman et al., 2015; Шариков и др., 2019; Fufachev et al., 2019; Kouba et al., 2020). Последствия подобных перестроек могут приводить к расширению или сокращению ареалов, увеличению или снижению численности видов, вплоть до локального их вымирания (Венгеров, 2017; Butler et al., 2017;

Layton-Matthews et al., 2019; Kwon et al., 2019; Liu et al., 2020; Li et al., 2022).

Рост сезонных температур, более ранние сроки схода снежного покрова и наступления таких фенологических явлений, как весеннее развитие растений и беспозвоночных, приводят к сдвигу сроков миграции многих видов перелетных птиц в Северном полушарии. Эта тенденция широко отражена в литературе последних десятилетий (Соколов, 2006; Jonzén et al., 2006; Parmesan, 2007; Венгеров, 2015; Cohen et al., 2018; Lehtikoinen et al., 2019; Рыжановский, Гилев, 2020 и мн. др.), однако последствия таких изменений и механизмы этих связей остаются не полностью ясными (Бурский, 2020).

Несмотря на то, что конкретные механизмы влияния потепления климата на изменения экологии отдельных видов еще мало изучены, некоторые последствия уже сейчас можно оценить через изменение ареалов, динамику численности и успех размножения. Однако для того чтобы уловить устойчивые тенденции, необходимы многолетние длительные наблюдения, охватывающие период не менее 20–30 лет. Мониторинг является ценным инструментом для определения развития и изменений популяции с течением времени, например, в связи с изменением ландшафта в результате воздействия человека или изменения климата.

Масштабное осушение водно-болотных угодий и интенсификация сельского хозяйства в XIX–XX вв. привели к сокращению численности или даже исчезновению многих видов околоводных и водоплавающих птиц в южных и центральных регионах европейской части России и ряде стран Западной Европы (Barwisch et al., 2022; Lehrmann, Nowald, 2023; Salvi, 2023). Так, серый журавль (*Grus grus* (Linnaeus 1758)) к середине XX в. находился в критическом состоянии – повсеместно сокращалась его численность, он исчез во многих европейских странах. Однако за последние 2–3 десятилетия этот вид восстановил свой гнездовой ареал, и наблюдается устойчивый рост его численности (Пранге, 2011; Leito et al., 2015; Orellana-Macías et al., 2020; Barwisch et al., 2022). В Центральном Нечерноземье серый журавль – широко распространенный мигрирующий вид (Sviridova et al., 2023). В предыдущих исследованиях мы показали, что изменения климата привели к смещению сроков весеннего прилета журавлей в этом регионе на более ранние календарные даты и к более позднему отлету птиц на зимовки (Волков и др., 2013; Volkov et al., 2017). Логично предположить, что более ранний прилет привел и к более раннему началу гнездования. Многими исследованиями показано, что птицы на разных широтах стремятся гнездиться как можно раньше, продуктивность размножения у пар, загнездившихся раньше, как правило, выше (Newton, 1998; Melfo et al., 2021). В последнее время это продемонстрировано и на сером журавле (Barwisch et al., 2022).

Из-за более раннего прилета весной и смещения сроков осенней миграции на более поздние сроки, длительность пребывания серых журавлей в гнездовых районах в Подмоскovie увеличилась почти на месяц (Волков и др., 2013; Volkov et al., 2017). Таким образом, у молодых птиц появилась возможность начинать свою первую миграцию в более старшем возрасте, соответственно – в лучшей физической форме. Теоретически отсрочка миграции должна была снизить смертность молодняка, от которой во многом зависят темпы пополнения популяции и, соответственно, роста численности, но это предположение пока сложно

проверить из-за неполных данных с мест зимовок серого журавля. В аналогичной ситуации в шпицбергенской и российской популяциях белошеких казарок (*Branta leucopsis*) в последние десятилетия отмечен взрывной рост численности. Потепление в местах гнездования послужило причиной смещения сроков осенней миграции на более поздние даты, снижению смертности на пролете и последующему росту доли молодых птиц на зимовках. Также увеличилась доля первогодков, приступающих к гнездованию уже на следующий год, хотя в норме первое гнездование у белошеких казарок происходит на 2–3-й год (Eichhorn et al., 2006; Layton-Matthews et al., 2019; Rozenfeld et al., 2021). Численность серых журавлей также значительно возросла в последние три десятилетия, места зимовок вида существенно сместились ближе к гнездовым районам (Пранге, 2011; Barwisch et al., 2022; Lehrmann, Nowald, 2023; Salvi, 2023), в результате чего сократилась протяженность миграционных маршрутов, а, следовательно, снизился риск гибели во время перелета.

Фенотипическая пластичность и приспособленность – два ключевых механизма, с помощью которых происходит адаптация к тем или иным изменениям окружающей среды, в т.ч. климатическим. Однако относительные роли и взаимодействие между ними до сих пор не определены (Vinton et al., 2022). Хорошо известно, что старт весенних биологических процессов развития природы начинается не раньше, чем температурные условия достигнут определенного порога (Tuhkanen, 1980; Бурский, 2020). Дальнейшее развитие может идти под контролем иных факторов или даже независимо от внешних условий, путем самоорганизации процессов (Бурский, 2020). Так, ближние мигранты способны приступать к более раннему размножению при раннем наступлении весны, однако в поздние сезоны возможности отсрочки размножения реализуются в ограниченных пределах, сроки откладки яиц (по сравнению с нормальными сроками) переносятся на более поздний период, но начинается откладка зачастую еще до наступления оптимальных условий (Бурский, 2020; Volkov, Pozdnyakov, 2021). Таким образом, норма реакции на экстремальные фенологические отклонения имеет определенные пределы. При выраженном долговременном тренде потепления тенденция к более раннему гнездованию сохраняется даже в годы с отклонениями в сторону запаздывания средних сроков.

На основе 30-летних наблюдений мы попытались найти связи между изменениями климата в нашем регионе и успешностью размножения серых журавлей. Успешность размножения мы оценивали по доле молодых птиц в предолетном скоплении. Изменения климата не ограничиваются исключительно ростом температуры, этот процесс

более комплексный. Существенно меняются водный баланс, паводковый режим и другие параметры окружающей среды, которые могут оказывать не меньшее влияние на успешность размножения, чем температура. Принимая во внимание биологию серых журавлей, в частности наземное гнездование в заболоченных местообитаниях, мы предположили, что погодные условия (среднесуточные температуры и количество осадков) в гнездовой сезон влияют на результативность размножения, которую можно оценить по доле птенцов в конце сезона, когда птицы собираются в предмиграционные скопления. При наличии устойчивых тенденций в многолетней динамике погодных параметров можно прогнозировать положительные или отрицательные последствия для численности популяции серых журавлей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен на севере Московской обл., в пределах южной части Верхневолжской низменности, на стыке Дубненской низменности и Талдомской возвышенности, в заказнике “Журавлиная родина” и на сопредельных территориях (56°45' с. ш., 37°45' в. д.). В настоящее время здесь гнездятся от 71 до 85 пар серых журавлей, а с августа и до второй декады октября формируется предмиграционное скопление численностью от 800 до 1310 особей (Конторщиков и др., 2014; Гринченко, 2019). Это скопление объединяет птиц, гнездящихся на изучаемой территории и в близлежащих районах. Изучение этой гнездовой группировки и предотлетного скопления начато в конце 1970-х гг. (Зубакин и др., 1982; Smirnova et al., 1999; Гринченко и др., 2015). Наиболее крупные этапы хозяйственных преобразований в регионе (осушительная мелиорация, укрупнение полей, кризис сельскохозяйственного производства), оказавшие влияние на численность журавлей, охарактеризованы в ряде более ранних публикаций (Smirnova et al., 1999; Свиридова и др., 2006, 2016; Grinchenko et al., 2020).

Учеты журавлей в предотлетном скоплении проводили с периодичностью 3–7 дней в местах массового перелета птиц с мест кормежки на ночевки и обратно, а также при объездах территории, во время которых подсчитывали количество птиц в стаях и определяли возрастной состав. Сведения собраны на площади около 300 км². В анализ вошли данные, собранные с 1994 по 2023 г.

Метеоданные. Анализируемые метеорологические показатели рассчитаны по данным ближайшей к району наших исследований метеостанции в г. Тверь (ID-27402, 56°51' с. ш., 35°55' в. д.), полученным из источников NOAA Climate Prediction Center (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov>) и Расписание погоды 5 (<https://gp5.ru>). Данные по гидрологии

(подневной расход воды) для основной местной водной артерии р. Дубны, гидропоста в пгт. Вербилки (№ 75079, 56°31' с. ш., 37°35' в. д.), получены из ФГБУ “Всероссийский НИИ гидрометеорологической информации – Мировой центр данных” (<http://meteo.ru>). Не все использованные параметры имеют одинаково полные ряды данных, мы старались включать в анализ те из них, которые имеют максимально непрерывные ряды наблюдений. Наличие тенденций проверяли как для всего календарного года, так и для отдельных периодов: для каждого из весенне-летних месяцев и для гнездового периода в целом, за который мы принимали временной промежуток с 15 апреля по 31 июля.

Статистика. Анализ проведен с использованием пакета R (версия 4.3.0) (R Development Core Team, 2023) и Statistica (версия 12.0). Наличие тенденций во временных рядах данных тестировали с помощью теста Манн–Кендалла, пакет “trend” (Pohlert, 2018). Для проверки наличия корреляции доли птенцов в предотлетном скоплении с климатическими и погодными параметрами использован метод обобщенных линейных моделей (GLM). Группировка и ординация факторов проводилась методом главных компонент. Для проверки равенства медиан нескольких выборок использовали непараметрический критерий Краскела–Уоллиса, для оценки различий между парными независимыми выборками применяли непараметрический U-критерий Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температура. За период 1950–2023 гг. среднегодовая температура в регионе достоверно возросла (Манн–Кендалл тест: $\tau = 0.51$, $p < 0.0001$), эта тенденция проявляется как при рассмотрении длительного временного ряда, так и на более коротком промежутке времени наших исследований 1994–2023 гг. (табл. 1). Возрастание среднегодовых температур происходит в первую очередь за счет потепления зимних месяцев: для января ($\tau = 0.29$, $p < 0.002$), февраля ($\tau = 0.21$, $p < 0.02$). Рост температур весенних и летних месяцев (март – август) не выражен. Отмеченный ранее, за период 1950–2009 гг., положительный тренд смещения дат перехода среднесуточных температур воздуха через 0°C на более ранние сроки (Волков и др., 2013), на расширенном временном ряде, с добавлением данных за 2010–2023 гг. не проявляется ($\tau = 0.04$, $p < 0.6$), хотя для последних 30 лет, периода наших исследований, этот тренд по-прежнему остается достоверным ($\tau = 0.26$, $p < 0.05$). Изменение тренда намечилось уже в 2009–2010 гг., за которыми началась череда лет, нарушавших выявленную ранее тенденцию (рис. 1). Тенденция перехода минимальных (ночных) температур через 0°C весной на более ранние даты достоверна ($\tau = -0.31$, $p < 0.02$).

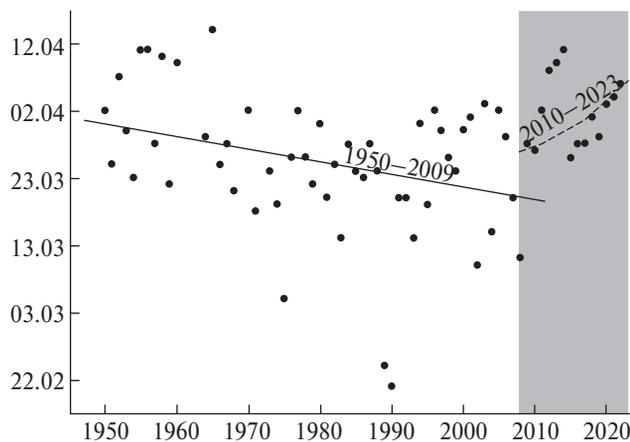


Рис. 1. Даты перехода среднесуточных температур воздуха через 0 °C в 1950–2023 гг. Положительный тренд, характерный для периода 1950–2009 гг. (Волков и др., 2013), изменился в 2010–2023 гг. (выделен серой областью).

Ход весеннего периода во многом определяет сроки прилета птиц, длительность предгнездового периода и даты начала откладки яиц, а также начало развития большинства весенних фенологических явлений. Поэтому, помимо стандартных температурных показателей, для характеристики хода весеннего периода использовали дополнительные параметры: количество дней между устойчивым переходом среднесуточных и минимальных температур через 0 °C ($\Delta T_0 - T_{\min}$), количество дней между переходами среднесуточных температур через 0 и через 5 °C ($\Delta T_0 - T_5$), количество дней между переходом среднесуточных температур через 5 °C и минимальных температур 0 °C ($\Delta T_5 - T_{\min}$). Эти показатели в комплексе хорошо характеризуют темпы развития весенних фенологических явлений, а изменения каждого из них в период наших исследований демонстрируют достоверные тенденции (табл. 1). Количество дней между переходом среднесуточных и минимальных температур через 0 °C заметно сокращается (рис. 2), в последнее десятилетие оно в среднем составляет 12 ± 8.9 дней, тогда как в предыдущие 2 десятилетия в среднем было 36 ± 18.7 дней, различия медиан по пятилеткам достоверны (критерий Краскела–Уоллиса: $H_{5;30} = 15.9$, $p < 0.007$). Эта тенденция показывает принципиальные изменения в фенологии весны, сокращение периода собственно весны и быстрое наступление летней фазы, раньше нормы на 18–25 дней.

Сход снежного покрова. До 2009 г. для северного Подмосквья выявлена тенденция более раннего схода снега, разница между 1950–1960 гг. и 1990–2000 гг. составляла 10–11 дней (Волков и др., 2013). Однако с добавлением данных за 2010–2023 гг. тенденция уже не прослеживается (Манн–Кендалл тест: $\tau = 0.01$, $p = 0.9$) (табл. 1). В значительной

мере это обусловлено изменением температурных трендов в 2009–2010 гг. (рис. 1 и 2) и серией относительно поздних холодных весен в последнем десятилетии.

Осадки. Многолетние изменения количества осадков, выпадающих в разные месяцы гнездового периода, разнонаправлены (табл. 1). В мае и июле наблюдается слабая тенденция сокращения количества осадков, в июне, наоборот, количество осадков увеличивается. В целом за гнездовой период выраженных тенденций нет (Манн–Кендалл тест: $\tau = 0.01$, $p = 0.9$). Изменения лучше проявляются при рассмотрении более длительного ряда данных, на более коротком отрезке наших исследований они выражены слабо (табл. 1). Несмотря на то, что объем осадков в течение гнездового сезона не имеет стабильной тенденции изменений, количество дней с осадками существенно возрастает ($\tau = 0.39$, $p < 0.003$).

Паводок. За период 1961–2021 гг. годовой расход воды в р. Дубна значительно увеличился (Манн–Кендалл тест: $\tau = 0.19$, $p < 0.036$), но за время наших исследований этой тенденции не было (табл. 1). Можно отметить, что до 1990–1992 гг. происходил выраженный рост объема годового расхода воды, затем начался период постепенного снижения стока, который продолжается и на современном этапе. Как и с температурой, наиболее заметные изменения характерны для зимних месяцев – увеличение стока произошло в декабре ($\tau = 0.31$, $p < 0.0001$), январе ($\tau = 0.46$, $p < 0.0001$), феврале ($\tau = 0.49$, $p < 0.0001$) и марте ($\tau = 0.4$, $p < 0.0001$). В сезон гнездования птиц (апрель–июль) тренды отсутствуют.

Успешность размножения. От сезона к сезону доля птенцов в предотлетном скоплении колебалась от 9.5 до 23.9 %, составляя в среднем 16.1 ± 4.1 % (медиана 15.4, $n = 30$). Доля молодых постепенно увеличивалась, но эта тенденция слабая (Манн–Кендалл тест: $\tau = 0.14$, $p = 0.28$; рис. 3).

Успешность размножения не зависела ни от фенологии весны (даты схода снега: GLM: $\beta = 0.14$, $p < 0.46$; даты перехода среднесуточных температур выше 0 °C: $\beta = 0.05$, $p < 0.8$), ни от дат прилета первых серых журавлей ($\beta = -0.02$, $p < 0.9$). Результаты анализа влияния выбранных параметров представлены в табл. 2.

Анализ метеорологических и гидрологических факторов позволил выявить значимые предикторы, влияющие на результативность размножения серых журавлей в минувшем сезоне. Наиболее важными из них оказались факторы, характеризующие условия в течение гнездового сезона: средняя температура воздуха (GLM: $\beta = 0.5$, $p < 0.005$) и количество осадков ($\beta = -0.45$, $p < 0.01$ (рис. 4)).

Анализ значимости факторов. Для проверки значимости факторов, влияющих на успешность размножения серых журавлей, методом главных

Таблица 1. Тенденции изменений (Манн–Кендалл тест, τ) климатических, погодных и гидрологических параметров за разные периоды

Параметры	Периоды анализа	
	1950–2023	1994–2023
Объем речного стока *		
среднегодовой	0.19, $p < 0.036$	–0.03, ns
средняя за гнездовой сезон	–0.03, ns	–0.03, ns
в мае	–0.01, ns	–0.03, ns
в июне	0.16, ns	–0.12, ns
в июле	0.13, ns	–0.03, ns
Температура		
среднегодовая	0.52, $p < 0.0001$	0.42, $p < 0.001$
средняя за гнездовой сезон	0.27, $p < 0.001$	–0.01, ns
в мае	0.11, ns	0.11, ns
в июне	0.11, ns	0.08, ns
в июле	0.24, $p < 0.004$	–0.02, ns
Жидкие атмосферные осадки		
количество осадков за гнездовой сезон	0.01, ns	0.09, ns
дней с осадками за гнездовой сезон	Нет данных	0.36, $p < 0.005$
сумма осадков в мае	–0.07, ns	–0.09, ns
в июне	0.19, $p < 0.05$	–0.02, ns
в июле	–0.07, ns	0.02, ns
Фенологические параметры		
сход снежного покрова	0.001, ns	0.08, ns
переход среднесуточных температур через 0 °С	0.4, ns	0.26, $p < 0.05$
переход среднесуточных температур через 5 °С	Нет данных	–0.1, ns
переход минимальных суточных температур через 0 °С	Нет данных	–0.32, $p < 0.02$
$\Delta T_0 - T_{\min}$	Нет данных	–0.38, $p < 0.004$
$\Delta T_0 - T_5$	Нет данных	–0.27, $p < 0.04$
$\Delta T_5 - T_{\min}$	Нет данных	–0.27, $p < 0.04$

Примечания. * доступны данные за 1961–2021 гг.

1950–2023 гг. – период доступных наблюдений, 1994–2023 – период наших исследований. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные тенденции ($p < 0.05$), ns – статистически недостоверно.

$\Delta T_0 - T_{\min}$ – количество дней между датами перехода среднесуточных температур и минимальных суточных температур через 0 °С, $\Delta T_0 - T_5$ – количество дней между датами перехода среднесуточных температур через 0 °С и через 5 °С, $\Delta T_5 - T_{\min}$ – количество дней между датами перехода среднесуточных температур через 5 °С и минимальных суточных температур через 0 °С.

компонент проведено объединение анализируемых параметров в два обобщающих фактора (рис. 5).

Параметры, характеризующие температурные условия (средняя температура за гнездовой сезон, средняя температура июня, средняя температура мая, количество дней между датами перехода через 0 °С среднесуточных температур и минимальных суточных температур) попали в первый фактор (F1, рис. 5). Максимальным положительным влиянием обладает параметр, характеризующий среднюю

температуру за гнездовой сезон: чем она выше, тем выше доля птенцов в предлётном скоплении. Второй фактор (F2, рис. 5) объединяет параметры, в основном характеризующие увлажненность сезона (объем речного стока в мае, объем речного стока в целом за гнездовой сезон, сумма осадков за июнь и за май, сумма осадков за гнездовой сезон). Сумма осадков за гнездовой сезон имела наибольшее отрицательное влияние: чем больше количество осадков выпадало, тем ниже оказывался успех размножения у серого журавля.

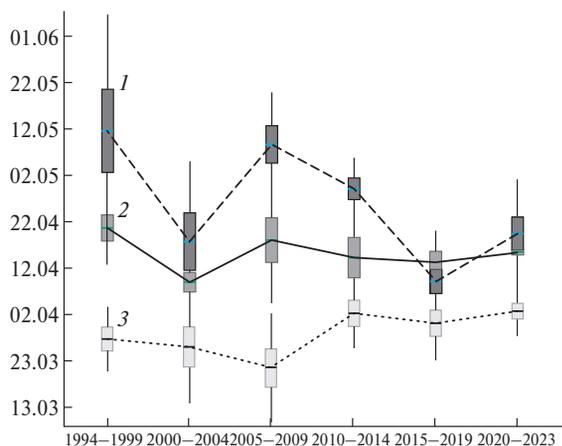


Рис. 2. Тенденции изменения фенологического хода весны: дат перехода минимальных суточных температур через 0 °С (1), среднесуточных температур через 5 °С (2) и через 0 °С (3).

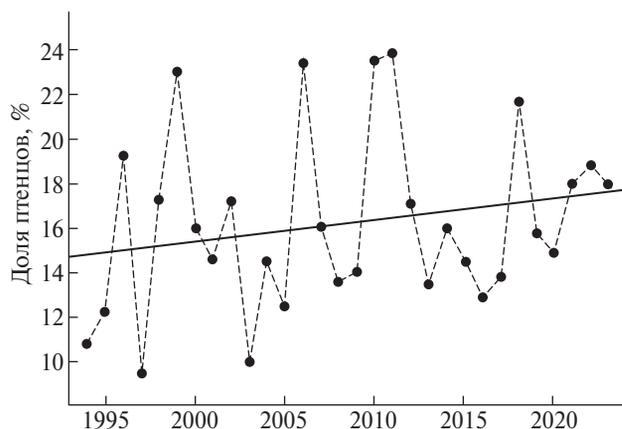


Рис. 3. Доля птенцов серых журавлей в предотлетном скоплении в 1994–2023 гг.

Таблица 2. Влияние параметров окружающей среды на успешность размножения серого журавля в северном Подмоскowie в 1994–2023 гг. ($n = 30$, метод обобщенных линейных моделей).

Параметры	β	p
Фенология среды		
сход снежного покрова	0.14	0.5
переход среднесуточных температур через 0 °С	0.05	0.8
переход среднесуточных температур через 5 °С	-0.26	0.2
переход минимальных суточных температур через 0 °С	-0.20	0.3
ΔT_{av-min}	-0.19	0.3
ΔT_{av-5}	-0.23	0.2
ΔT_{min-5}	-0.08	0.7
Параметры среды в течение гнездового сезона		
средняя температура за гнездовой сезон	0.50	< 0.005
количество осадков за гнездовой сезон	-0.45	< 0.01
количество дней с осадками за гнездовой сезон	0.08	0.7
объем речного стока за гнездовой сезон*	-0.16	0.4
солнечная активность за гнездовой сезон	0.06	0.8
индекс атмосферной циркуляции EA/WR	-0.25	0.2
Параметры среды за отдельные месяцы		
осадки в мае	-0.13	0.5
осадки в июне	-0.24	0.2
осадки в июле	-0.12	0.5
температура в мае	0.19	0.3
температура в июне	0.46	< 0.001
температура в июле	0.38	< 0.04

Примечания. $\Delta T_0 - T_{min}$ – количество дней между датами перехода среднесуточных температур и минимальных суточных температур через 0 °С, $\Delta T_0 - T_5$ – количество дней между датами перехода среднесуточных температур через 0 °С и через 5 °С, $\Delta T_5 - T_{min}$ – количество дней между датами перехода среднесуточных температур через 5 °С и минимальных суточных температур через 0 °С. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные корреляции ($p < 0.05$).

* анализируемый период 1994–2021 гг.

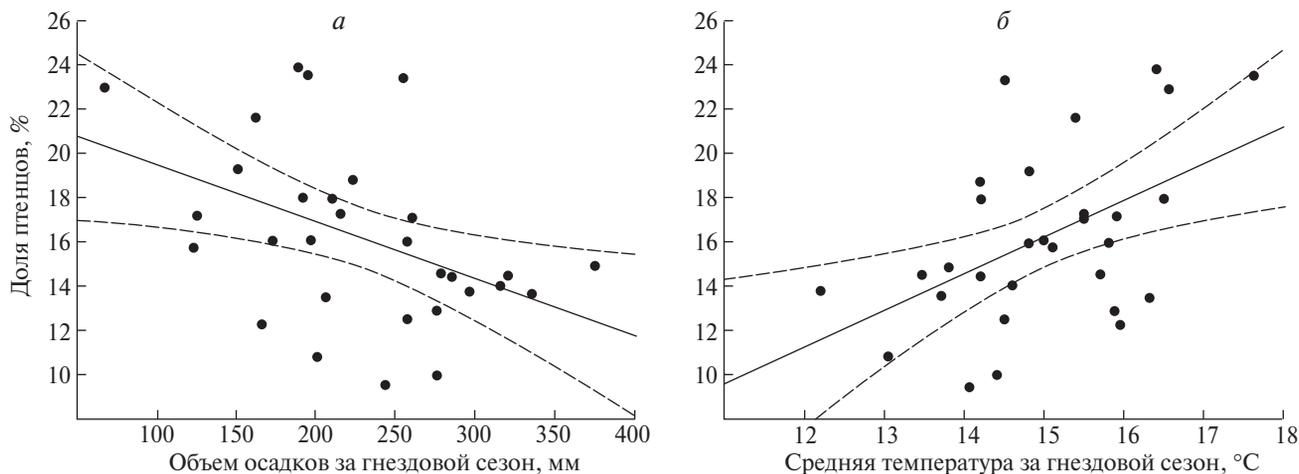


Рис. 4. Корреляция доли птенцов серых журавлей в предотлетном скоплении с параметрами погоды в течение гнездового сезона: *а* – отрицательная корреляция с количеством осадков ($p < 0.01$), *б* – положительная корреляция с температурой ($p < 0.005$).

Поскольку два наиболее значимых параметра – средняя температура воздуха и количество осадков за гнездовой сезон – имеют противоположное влияние на успешность размножения, была проведена ординация, которая позволила детализировать совместное влияние этих факторов. В каждом из факторов рассматривали по 2 варианта: больше среднееголетнего значения / меньше среднееголетнего значения, в результате такое сочетание параметров дает 4 возможные комбинации: *I* – годы с большим количеством осадков и низкими температурами, *II* – годы с большим количеством осадков и высокими температурами, *III* – годы с небольшим количеством осадков и низкими температурами, *IV* – годы с небольшим количеством осадков и высокими температурами (рис. 6).

Больше всего птенцов (12.3–23.9 %, среднее \pm SD: $18.7 \% \pm 4.2$, $n = 10$) было в годы с комбинацией высоких температур и небольшого количества осадков. В годы с небольшим количеством осадков и низкими температурами доля птенцов меньше (10.8–19.3 %, среднее \pm SD: $16.2 \% \pm 3.4$, $n = 6$). Еще значительнее доля птенцов сокращается в годы с большим количеством осадков: как при относительно высокой температуре воздуха (12.9–17.1, среднее \pm SD: $14.9 \% \pm 2.1$, $n = 3$), так и при низкой (9.5–16.0 %, среднее \pm SD: $13.3 \% \pm 1.9$, $n = 11$). Самой неблагоприятной комбинацией для серых журавлей оказалось сочетание низких температур и большого количества осадков, в такие годы доля птенцов была минимальной (рис. 6б). Различия выборки подтверждаются статистически (критерий Краскела–Уоллеса: $H_{3;30} = 9.7$, $p < 0.02$). Парное сравнение выборки для сезонов с высоким и низким количеством осадков показало достоверную разницу между ними в результативности

размножения (критерий Манна–Уитни: $Z = -2.9$, $p < 0.003$). Различия сезонов, сгруппированных по температуре, также показывает достоверную разницу между годами с высокими и низкими температурами ($Z = -2.2$, $p < 0.028$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В ответ на потепление климата сроки весеннего прилета серого журавля в северное Подмосковье сместились на более ранние даты (Волков и др., 2013). Эта тенденция спустя 10 лет по-прежнему остается значимой (Манн–Кендалл тест: $\tau = -0.34$, $p < 0.001$, $n = 30$), несмотря на то, что в последнее десятилетие потепление в нашем регионе менее выражено и тренды для таких важных параметров, как даты схода снега и перехода среднесуточных температур через 0°C , уже статистически не подтверждаются. Однако тенденция более раннего прилета у серых журавлей сохраняется, что, вероятно, свидетельствует о том, что сроки миграции в значительной степени определяются предыдущим опытом.

Хотя некоторые погодно-климатические тенденции стали менее выраженными, стоит обратить внимание на значительные изменения хода и продолжительность весеннего периода. Длительность собственно весны – промежутка времени между днями устойчивого перехода среднесуточных температур и минимальных суточных температур через 0°C – сокращается. То есть происходит укорочение метеорологической весны, режим летнего течения температур стал наступать гораздо раньше. Дата перехода минимальных суточных температур в положительную зону, по мнению Маркина (2013), служит “стартовым днем” для серых журавлей, т. е. только после этого перехода в организме самки

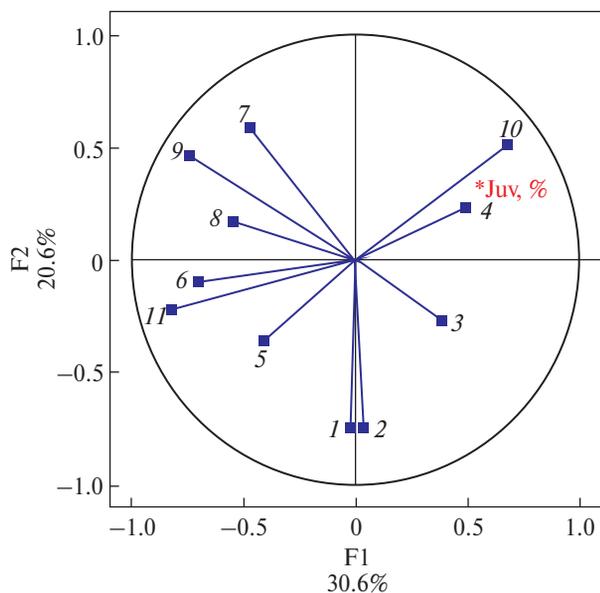


Рис. 5. Результаты объединения параметров методом главных компонент в два фактора: 1 – количество дней между датами перехода среднесуточных температур через 0 °C и через 5 °C; 2 – количество дней между датами перехода через 0 °C среднесуточных температур и минимальных суточных температур; 3 – средняя температура мая, 4 – средняя температура июня, 5 – сумма осадков за май, 6 – сумма осадков за июнь, 7 – объем речного стока в мае, 8 – объем речного стока в июне, 9 – объем речного стока за гнездовой период, 10 – средняя температура за гнездовой период, 11 – сумма осадков за гнездовой период, *juv – доля птенцов в предлётном скоплении.

начинается процесс формирования первого яйца, занимающий около 10–14 дней. Теоретически можно предполагать, что более раннее наступление периода с положительными минимальными (ночными) температурами должно благоприятно отразиться на сроках начала гнездования у рано прилетающих мигрантов, в т. ч. и серого журавля. При этом вероятность возврата отрицательных температур во II–III декадах апреля, на которые приходится переход минимальных суточных температур через 0 °C в последнее время, намного выше, чем в I–II декадах мая – среднемноголетнем значении переход минимальных суточных температур через 0 °C. То есть сдвиг сроков начала гнездования пропорционально температурным сдвигам увеличивает риск гибели кладок в случае аномальных погодных явлений. Так, например, у скворцов (*Sturnus vulgaris*) средние сроки откладки яиц значительно сместились на более ранние даты в результате потепления весны, однако возвратные холода после начала насиживания приводят к потере значительного количества кладок в естественных биотопах

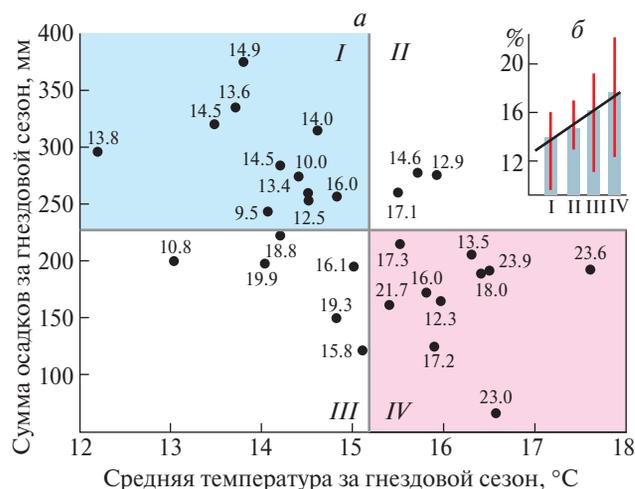


Рис. 6. Совместное влияние температуры и осадков на успешность размножения серого журавля, 1994–2023 гг. (голубым цветом показаны годы с неблагоприятным сочетанием осадков и температурами, розовым – благоприятным): а – ординация распределения успешности размножения, точки на графиках соответствуют конкретному году, цифрой рядом обозначена доля птенцов серых журавлей в предлётном скоплении; б – тенденции изменения доли птенцов серых журавлей в разные сезоны, сгруппированные по результатам ординации (различия достоверны, критерий Краскела–Уоллиса: $H_{3;30} = 9.7$, $p < 0.02$). Годы: I – с большим количеством осадков и низкими температурами, II – с большим количеством осадков и высокими температурами, III – с небольшим количеством осадков и низкими температурами, IV – с небольшим количеством осадков и высокими температурами.

(Куранов и др., 2022), несмотря на закрытый тип гнездования в дуплах.

Потепление климата вызвало широкий отклик в популяциях мигрирующих птиц в Северном полушарии. Хорошо документирован сдвиг сроков сезонных миграций у большого числа исследованных видов (Гордиенко, Соколов, 2006; Parmesan, 2007; Венгеров, 2011, 2015; Волков и др., 2013; Ge et al., 2015; Захаров, 2016; Соколов и др., 2017; Cohen et al., 2018; Рыжановский, Гилев, 2019, 2020; Бурский, 2020; Hällfors et al., 2020; Romano et al., 2022 и др.), однако оказывает ли этот сдвиг негативное или позитивное влияние на состояние популяций – актуальный вопрос. Более ранний прилет, а в ряде случаев и более раннее гнездование, могут и не иметь существенного влияния на итоговую продуктивность вида. Даже в случае ухудшения физического состояния в результате потепления, к примеру, снижения массы тела, падение продуктивности не происходило (McLean et al., 2020; Trapote et al., 2023). В появившихся в последнее время публикациях показаны противоречивые

тенденции: с одной стороны, за последние полвека происходит увеличение продолжительности гнездового сезона (Halupka, Halupka, 2017; Volkov et al., 2017; Бурский, 2020; Hällfors et al., 2020; Rozenfeld et al., 2021), а с другой — продуктивность у одних видов сокращается, а у других видов увеличивается (Halupka et al., 2020, 2023; McLean et al., 2020; Volkov, Pozdnyakov, 2021; Trapote et al., 2023).

Продуктивность размножения серых журавлей в районе наших исследований существенно не изменилась за 30 лет, несмотря на устойчивую тенденцию повышения среднегодовых температур воздуха. Однако в период гнездового сезона многолетние изменения климата проявляются слабо. Тем не менее, установленная нами зависимость успешности размножения журавлей от температуры и количества осадков в течение гнездового сезона дает возможность аргументированно прогнозировать, как будет меняться состояние популяции в случае усиления тенденций потепления и сокращения осадков.

Влияние осадков и температуры на успешность размножения журавлей, гнездящихся на земле в сильно заболоченных местообитаниях, было ожидаемо. Возрастание количества осадков приводит к снижению результативности размножения в северном Подмосковье. Чем больше осадков, тем ниже доля птенцов. Сходные результаты получены для канадских журавлей (*Antigone canadensis*), увеличение количества осадков в период размножения приводит к сокращению численности молодых в конце сезона, что, вероятно, обусловлено затоплением гнездовых местообитаний и гибелью гнезд (Laune, 1983; Ivey, Dugger, 2008), а также увеличением риска смертности птенцов от переохлаждения (Chavez-Ramirez, Wehtje, 2012). Такая же тенденция отмечена и у американского журавля (*Grus americana*), большее количество осадков во время размножения приводит к меньшему пополнению популяции (Butler et al., 2017). Впрочем, не во всех исследованиях авторы получали подтверждения влияния климата на успешность размножения серых журавлей, в германской популяции такая связь отсутствовала (Barwisch et al., 2022). В сравнении с умеренной лесной зоной, в степных регионах, отличающихся более засушливым климатом и высокими температурами, успешность размножения канадских журавлей была связана с погодными условиями противоположным образом. Увеличение количества осадков приводило к росту продуктивности размножения, тогда как жаркая погода, напротив, влияла отрицательно (Cox et al., 2020; Woolley, 2021).

Таким образом, полученные нами результаты, в сравнении с исследованиями из других регионов, показывают наличие определенного оптимального погодных условий, который определяет возможность успешного размножения журавлей, а в целом — определяет географическое распространение группы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны большому коллективу научных сотрудников, студентов и аспирантов, принимавших активное участие в сборе первичных материалов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции РАН, в рамках тем “Фундаментальные проблемы охраны живой природы и рационального использования биоресурсов” (0089-2021-0010, FFER-2024-0022) и “Экологические и эволюционные аспекты поведения и коммуникации животных” (0089-2021-0004, FFER-2024-0013), а также за счет средств бюджета Института водных проблем РАН в рамках государственной темы “Исследования геоэкологических процессов в гидрологических системах суши, формирования качества поверхностных и подземных вод, проблем управления водными ресурсами и водопользованием в условиях изменений климата и антропогенных воздействий” (FMWZ-2022-0002).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурский О.В., 2020. Смещение сроков гнездования птиц в центральной Сибири в связи с потеплением климата: фенотипическая пластичность или генетический сдвиг? // Журнал общей биологии. Т. 81. № 3. С. 208–222.
- Венгеров П.Д., 2011. Влияние изменений климата на сроки прилета и размножения певчего дрозда (*Turdus philomelos*) и зяблика (*Fringilla coelebs*) в Воронежской области // Успехи современной биологии. Т. 131. № 4. С. 416–424.
- Венгеров П.Д., 2015. Сроки весеннего прилета птиц в Воронежский заповедник на фоне длительных климатических изменений // Научные ведомости БелГУ. Естественные науки. № 3 (200). Вып. 30. С. 82–92.
- Венгеров П.Д., 2017. Влияние роста весенней температуры воздуха на сроки и продуктивность размножения певчего дрозда (*Turdus philomelos* S.L. Vrehm) в условиях лесостепи русской равнины // Экология. № 2. С. 134–140.
- Волков С.В., Гринченко О.С., Свиридова Т.В., 2013. Сроки прилета серого журавля (*Grus grus*) в северном Подмосковье и их связь с погодными

- и климатическими факторами // Зоологический журнал. Т. 92. № 7. С. 834–840.
- Гордиенко Н.С., Соколов Л.В., 2006. Долговременные изменения сроков прилета птиц в Ильменский заповедник // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3 (33). С. 83–87.
- Гринченко О.С., 2019. Изменения численности и пространственной структуры миграционного скопления серых журавлей (*Grus grus*) на севере Подмосковья // Распространение и экология редких видов птиц Нечерноземного центра России. М. С. 86–89.
- Гринченко О.С., Волков С.В., Свиридова Т.В., 2015. Изменение гнездовой численности, фенологии миграции и структуры осеннего скопления серого журавля под влиянием погодных-климатических и антропогенных факторов // Журавли Евразии: биология, охрана, управление. Вып. 5. С. 212–225.
- Захаров В.Д., 2016. Влияние изменений климата на сроки прилета птиц в Ильменский заповедник (Южный Урал) // Экология. № 6. С. 455–460.
- Зубакин В.А., Волошина О.Н., Олексенко А.И., Панчешникова Е.Е., 1982. Серый журавль в Московской области и проблемы его охраны // Журавли в СССР. Л. С. 75–83.
- Конторщиков В.В., Гринченко О.С., Свиридова Т.В., Волков С.В., Шариков А.В. и др., 2014. Птицы Журавлиной родины и окрестностей: распространение и численность // Вестник Журавлиной родины. М. С. 5–170.
- Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Килин С.В., 2022. Гнездовая биология обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*, Passeriformes, Sturnidae) на юго-востоке Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 101. № 1. С. 79–93.
- Маркин Ю.М., 2013. Серый журавль в европейской части России // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 29. Рязань. 118 с.
- Пранге Х., 2011. Увеличение численности популяции серого журавля в Европе и изменения на западно-европейском пролетном пути // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. С. 289–303.
- Рыжановский В.Н., Гилев А.В., 2019. Анализ даты начала прилета серой вороны *Corvus cornix* в нижнем Приобье и связь даты прилета с климатическими условиями // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 3. С. 331–336.
- Рыжановский В.Н., Гилев А.В., 2020. Об иерархии факторов, определяющих начало прилета воробьеобразных птиц (Passeriformes) в Приобскую лесотундру // Зоологический журнал. Т. 99. № 4. С. 436–449.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Гринченко О.С., Зубакин В.А., Конторщиков В.В. и др., 2006. Влияние интенсивности хозяйственной деятельности на птиц агроландшафтов северного Подмосковья // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии / Труды XII Международной орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь. С. 371–398.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Гринченко О.С., Кольцов Д.Б., 2016. Мониторинг птиц и их местообитаний в сельскохозяйственных ландшафтах северного Подмосковья: итоги 20-летних наблюдений // Птицы и сельское хозяйство современное состояние, проблемы и перспективы изучения. М. С. 268–277.
- Соколов Л.В., 2006. Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц в XX веке // Зоологический журнал. Т. 85. № 3. С. 317–341.
- Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Шаповал А.П., 2017. Долговременный мониторинг гнездовых и пролетных популяций птиц на Куршской косе Балтийского моря // Труды ЗИН РАН. Т. 321. № 1. С. 72–88.
- Шариков А.В., Волков С.В., Свиридова Т.В., Булаков В.В., 2019. Влияние трофического и погодных-климатических факторов на динамику численности птиц-миофагов в местах их размножения // Зоологический журнал. Т. 98. № 2. С. 203–213.
- Aharon-Rotman Y., Soloviev M., Minton C., Tomkovich P., Hassell C., Klaassen M., 2015. Loss of periodicity in breeding success of waders links to changes in lemming cycles in Arctic ecosystems // Oikos. V. 124. P. 861–870.
- Barwisch I., Mewes W., Ornés A.S., 2022. Long-term monitoring data reveal effects of age, population density, and environmental aspects on hatching success of Common Cranes (*Grus grus*) // Avian Research. V. 13. SP. 100040.
- Butler M.J., Metzger K.L., Harris G.M., 2017. Are whooping cranes destined for extinction? Climate change imperils recruitment and population growth // Ecology and Evolution. V. 7. P. 2821–2834.
- Chavez-Ramirez F., Wehtje W., 2012. Potential impact of climate change scenarios on whooping crane life history // Wetlands. V. 32. P. 11–20.
- Cohen J.M., Lajeunesse M.J., Rohr J.R., 2018. A global synthesis of animal phenological responses to climate change // Nature Climate Change. V. 8. P. 224–228.
- Cox W.A., Dellinger T., Kiltie R., Bankovich B., Tornwall B., 2020. Factors associated with local and statewide population trends of the Florida sandhill crane (*Antigone canadensis pratensis*) // Avian Conservation and Ecology. V. 15. № 1. P. 7.
- Eichhorn G., Afanasyev V., Drent R.H., van der Jeugd H.P., 2006. Spring stopover routines in Russian Barnacle Geese *Branta leucopsis* tracked by resightings and geolocation // Ardea. V. 94. P. 667–678.

- Fufachev I.A., Ehrlich D., Sokolova N.A., Sokolov V.A., Sokolov A.A.*, 2019. Flexibility in a changing arctic food web: Can rough-legged buzzards cope with changing small rodent communities? // *Global Change Biology*. V. 25. P. 3669–3679.
- Ge Q., Wang H., Rutishauser T., Dai J.*, 2015. Phenological response to climate change in China: A meta-analysis // *Global Change Biology*. V. 21. P. 265–274.
- Grinchenko O.S., Sviridova T.V., Kontorshchikov V.V.*, 2020. Long-term dynamics of ecosystems in the north of Moscow Region (rationale for creation of the “Crane Country” Nature Park) // *Ecosystems: ecology and dynamics*. V. 4. № 1. P. 138–169.
- Hällfors M.H., Antão L.H., Itter M., Lehikoinen A., Lindholm T., Roslin T., Saastamoinen M.*, 2020. Shifts in timing and duration of breeding for 73 boreal bird species over four decades // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 117. № 31: 201913579.
- Halupka L., Arlt D., Tolvanen J., Millon A., Bize P., Adamík P. et al.*, 2023. The effect of climate change on offspring production in 201 avian populations: a global meta-analysis // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 120. № 19: e2208389120.
- Halupka L., Czyż B., Macias Dominguez C.M.*, 2020. The effect of climate change on laying dates, clutch size and productivity of Eurasian Coots *Fulica atra* // *International Journal of Biometeorology*. V. 64. P. 1857–1863.
- Halupka L., Halupka K.*, 2017. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis // *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*. V. 284. № 1867. 20171710.
- Ivey G.L., Dugger B.D.*, 2008. Factors influencing nest success of greater sandhill cranes at Malheur National Wildlife Refuge, Oregon // *Waterbirds*. V. 31. P. 52–61.
- Jonzén N., Lindén A., Ergon T., Knudsen E., Vik J.O., et al.*, 2006. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds // *Science*. V. 312. № 5782. P. 1959–1961.
- Kouba M., Bartoš L., Bartošová J., Hongisto K., Korpimäki E.*, 2020. Interactive influences of fluctuations of main food resources and climate change on long-term population decline of Tengmalm’s owls in the boreal forest // *Scientific Reports*. V. 10. 20429.
- Kwon E., Weiser E.L., Lanctot R.B., Brown S.C., Gates H.R. et al.*, 2019. Geographic variation in the intensity of warming and phenological mismatch between Arctic shorebirds and invertebrates // *Ecological Monographs*. V. 89. № 4. e01383.
- Layne J.N.*, 1983. Productivity of sandhill cranes in south central Florida // *Journal of Wildlife Management*. V. 47. P. 178–185.
- Layton-Matthews K., Hansen B.B., Grotan V., Fuglei E., Loonen M.J.J.E.*, 2019. Contrasting consequences of climate change for migratory geese: predation, density dependence and carryover effects offset benefits of high-arctic warming // *Global Change Biology*. V. 26. P. 642–657.
- Lehikoinen A., Lindén A., Karlsson M., Andersson A., Crewe T.L., Dunn E.H., et al.*, 2019. Phenology of the avian spring migratory passage in Europe and North America: asymmetric advancement in time and increase in duration // *Ecological Indicators*. V. 101. P. 985–991.
- Lehrmann A., Nowald G.*, 2023. The Crane population in Germany – new insights // *Proceedings of the X International Crane Conference*. Tartu. P. 71–79.
- Leito A., Külvik M., Bunc R.G.H., Ojaste I., Raet J., Villoslada M. et al.*, 2015. The potential impacts of changes in ecological networks, land use and climate on the Eurasian Crane population in Estonia // *Landscape Ecology*. V. 30. P. 887–904.
- Li M., Zhou H., Bai J., Zhang T., Liu Y., Ran J.*, 2022. Distribution of breeding population and predicting future habitat under climate change of Black-Necked Crane (*Grus nigricollis* Przevalski, 1876) in Shaluli Mountains // *Animals*. V. 12. № 19. 2594.
- Liu L., Liao J., Wu Y., Zhang Y.*, 2020. Breeding range shift of the red-crowned crane (*Grus japonensis*) under climate change // *PLOS ONE*. V. 15. e0229984.
- McLean N.M., van der Jeugd H.P., van Turnhout C.A.M., Lefcheck J.S., van de Pol M.*, 2020. Reduced avian body condition due to global warming has little reproductive or population consequences // *Oikos*. V. 129. № 5. P. 714–730.
- Meltofte H., Hansen J., Rigét F.*, 2021. Trends in breeding performance in wader populations at Zackenberg, high Arctic Greenland, in relation to environmental drivers 1996–2018 // *Polar Biology*. V. 44. P. 1939–1954.
- NOAA Climate Prediction Center, <http://www.cpc.ncep.noaa.gov>
- Newton I.*, 1998. Population Limitation in Birds. London: Academic Press. 597 p.
- Orellana-Macías J.M., Bautista L.M., Merchán D., Casapé J., Alonso J.*, 2020. Shifts in crane migration phenology associated with climate change in southwestern Europe // *Avian Conservation and Ecology*. V. 15. 16.
- Parmesan C.*, 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming // *Global Change Biology*. V. 13. P. 1860–1872.
- Pohlert T.*, 2018. Trend: non-parametric trend tests and change-point detection. R package version 1.1.5. <https://CRAN.R-project.org/package=trend>
- Romano A., Garamszegi L.Z., Rubolini D., Ambrosini R.*, 2022. Temporal shifts in avian phenology across the circannual cycle in a rapidly changing climate: a global meta-analysis // *Ecological Monographs*. V. 93. № 1. e1552.
- Rozenfeld S.B., Volkov S.V., Rogova N.V., Kirtaev G.V., Soloviev M.Yu.*, 2021. The impact of changes in breeding

- conditions in the Arctic on the expansion of the Russian population of the Barnacle Goose (*Branta leucopsis*) // *Biology Bulletin*. V. 48. № 9. P. 1528–1540.
- Salvi A., 2023. Evolution of the status of the Common Crane *Grus grus* in France from the 1970s to the present day // *Proceedings of the X International Crane Conference*. Tartu. P. 80–96.
- Smirnova E.V., Aksenova A.B., Sviridova T.V., Konovalova T.V., Grinchenko O.S., Zubakin V.A., 1999. The staging area of the Common Crane in the light of landscape and land use history in the Moscow region // *Proceedings of the 3rd European Crane Workshop 1996 and actual papers*. Halle–Wittenberg. P. 169–171.
- Sviridova T.V., Grinchenko O.S., Wikelski M., Ilyashenko E.I., 2023. Geographical connectivity, migration routes, and wintering grounds of the Common Crane in the Northern Moscow Region // *Arid Ecosystems*. V. 13. № 2. P. 196–207.
- Trapote E., Canestrari D., Baglione V., 2023. Effects of meteorological conditions on brood care in cooperatively breeding carrion crow and consequences on reproductive success // *Frontiers in Zoology*. V. 20. 24.
- Tuhkanen S., 1980. Climatic parameters and indices in plant geography // *Acta Phytogeographica Suecica*. V. 67. № 8. P. 1–110.
- Vinton A.C., Gascoigne S.J.L., Sepil I., Salguero-Gómez R., 2022. Plasticity's role in adaptive evolution depends on environmental change components // *Trends in Ecology & Evolution*. V. 37. № 12. P. 1067–1078.
- Volkov S.V., Grinchenko O.S., Sviridova T.V., 2017. The effects of weather and climate changes on the timing of autumn migration of the Common Crane (*Grus grus*) in the North of Moscow Region // *Biology Bulletin*. V. 43. № 9. P. 1203–1211. DOI: 10.1134/S1062359016110170
- Volkov S.V., Pozdnyakov V.I., 2021. Effects of environmental conditions on spring arrival, the timing of nesting and the reproductive effort of Ross's Gull (*Phodostethia rosea*) in the Delta of Lena River, Yakutia // *Biology Bulletin*. V. 48. № 8. P. 176–185.
- Woolley H.W., 2021. Ecological factors influencing population dynamics of the Mississippi Sandhill Crane, *Grus canadensis pulla* // *Theses and Dissertations*. University of New Orleans 2927. <https://scholarworks.uno.edu/td/2927>

BREEDING SUCCESS OF EURASIAN CRANES (*GRUS GRUS*, GRUIFORMES, AVES) IN THE CONDITIONS OF A CHANGING ENVIRONMENT: THE IMPACT OF CLIMATIC AND HYDROMETEOROLOGICAL TRENDS

S. V. Volkov^{1, *}, O. S. Grinchenko², T. V. Sviridova¹, A. V. Sharikov³

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

²Institute of Water Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119333 Russia

³Moscow Pedagogical State University, Moscow, 129164 Russia

*e-mail: owl_bird@mail.ru

Theoretical predictions usually assume that changes in conditions caused by climate warming would render negative effects on the population dynamics of many bird species, but evidence is only rarely presented. Changes in phenology, nesting timing, and the physical condition of breeders have been published for a wide range of species in most regions of the Northern Hemisphere; however, data are still insufficient for a better understanding of the consequences for changes in productivity, reproductive success and offspring recruitment. Long-term monitoring (1994–2023) the numbers and age structure of premigratory gatherings of Eurasian cranes in the northern Moscow Region, Central Russia, reveals that, despite the climate warming in the region, the proportion of offspring has not changed over the 30-year long period of observation. The number of young birds is positively related to the temperature of the breeding season; in warmer years, the productivity of Eurasian cranes was higher. In seasons with high precipitation rates, the proportion of chicks was decreased. The reproduction efficiency of cranes on Central Russia is controlled by two parameters: the amount of precipitation and the average temperature during the breeding season. More chicks rise in years with a combination of higher temperatures and low precipitation amounts. Increased precipitations and decreased temperatures lead to reduced proportions of chicks in the premigratory gatherings. The most unfavorable situation for common cranes was low temperatures combined with high precipitations, the proportion of chicks being the minimum in such years.

Keywords: climate change, monitoring, phenology

УДК 598.28/29

СВЕРХДАЛЬНЯЯ МИГРАЦИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ КУКУШКИ (*CUCULUS CANORUS*, CUCULIFORMES, CUCULIDAE): ОТ КАМЧАТКИ ДО НАМИБИИ

© 2024 г. Л. В. Соколов^{а, *}, А. Ю. Синельщикова^а, М. Ю. Марковец^а

^аБиологическая станция “Рыбачий”, Зоологический институт РАН,
Рыбачий, Калининградская обл., 238535 Россия

*e-mail: leonid-sokolov@mail.ru

Поступила в редакцию 01.09.2023 г.

После доработки 14.11.2023 г.

Принята к публикации 21.11.2023 г.

Применение высокотехнологичных методов слежения за перемещениями птиц, в первую очередь спутниковой телеметрии, позволило за относительно короткое время выяснить конкретные пути миграции и районы зимовок для многих видов птиц. У обыкновенной кукушки, ареал которой простирается на огромную территорию — от Португалии до Камчатки, в настоящее время хорошо изучены миграционные пути и места зимовок для целого ряда европейских популяций, в то время как миграции азиатских популяций этого вида менее исследованы. В этой работе мы проанализировали данные спутниковой телеметрии, полученные нами от четырех взрослых самцов обыкновенной кукушки, пойманных в начале июня 2017 г. в период размножения на полуострове Камчатка в районе г. Елизово. Осенняя миграция у этих птиц началась в августе и первых числах сентября, они перелетели Охотское море (более 1000 км) и, не задерживаясь надолго в Хабаровском крае, остановились на территории Китая (в провинциях Сычуань, Хэбэй, Хэйлунцзян), где находились в течение длительного времени — от 32 до 52 суток, перемещаясь в этой стране до октября-ноября. На юге Китая три выживших самца сменили юго-западное направление миграции на западное и полетели через Мьянму и Бангладеш в Индию, где оставались на протяжении 24–34 суток до 10–29 ноября. Затем кукушки пересекли Аравийское море за 2–3 суток, преодолев при этом огромное водное пространство около 3000 км, и приземлились на африканском континенте, в Сомали. Дальнейшая миграция камчатских кукушек проходила через страны Восточной Африки — Эфиопию, Кению, Танзанию, Малави, Замбию или Зимбабве, где они задерживались на срок от 2 до 11 суток. Наконец, все три особи в декабре достигли основных районов зимовки в Южной Африке — Ботсваны и Намибии. Таким образом, длительность осенней миграции у камчатских кукушек варьировала от 106 до 123 суток, при этом один самец преодолел рекордное для сухопутных птиц расстояние в 17 340 км. Весенняя миграция у двух птиц началась 19 и 26 апреля, они полетели маршрутом, сходным с осенним. Одна особь перелетала Аравийское море в начале мая, другая — в период с 20 по 22 мая. Достигнув Индии, одна птица практически в тот же день перелетела в Бангладеш, а затем в Китай, другая задержалась на полуострове Индостан на 11 суток, на значительно более короткое время, чем осенью. До района прежнего гнездования на Камчатке, к сожалению, добрался (31 мая) только один самец, передатчик другого перестал работать на территории Китая. Выживший самец с высокой точностью вернулся в район прежнего гнездования, его передатчик подавал сигналы до 10 июля 2018 г. Весенняя миграция заняла у него значительно меньше времени (42 суток), нежели осенняя. Таким образом, мы зафиксировали рекордную для сухопутных видов птиц общую дальность осенней и весенней миграции почти в 34 000 км — с Камчатки в Намибию и обратно.

Ключевые слова: обыкновенная кукушка, *Cuculus canorus*, пути миграции, район зимовки, спутниковая телеметрия

DOI: 10.31857/S0044513424020056, EDN: VXOLOA

Ярко выраженная смена сезонов года на большей части северной Палеарктики сопровождается резкими изменениями условий жизни, что

приводит к сезонным миграциям птиц. Более 600 обитающих здесь видов птиц мигрируют в те части ареала, где они могут избежать неблагоприятных

условий зимы. Зимовки этих птиц охватывают огромную территорию земного шара от умеренных широт северного и южного полушарий до субтропиков и тропиков. Многие птицы из европейской части, где они гнездятся, зимуют в Африке. По одним данным численность зимующих на этом континенте популяций европейских птиц (около 260 видов) может составлять более 5 млрд особей (Moreau, 1972), а по расчетам швейцарских орнитологов – от 1.5 до 2.9 млрд особей (Hahn et al., 2009). В отличие от многих европейских птиц, мигранты из восточной части Палеарктики проводят зиму в основном на территориях Индостана и Юго-Восточной Азии. О том, какое число птиц мигрирует осенью к этим районам из регионов Средней Азии, Западной и Восточной Сибири, до сих пор неизвестно. Можно лишь предполагать, что их численность не меньше, чем число европейских мигрантов в Африке.

Гнездовой ареал обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus* (L. 1758)) занимает огромную территорию: от Португалии и Ирландии до Чукотки и Камчатки. Выделяют четыре подвида: *C. c. bangsi* обитает на Пиренейском п-ове и в Северной Африке, зимует на африканском континенте; *C. c. canorus* наиболее широко распространен на территории Палеарктики, зимует в Африке и предположительно в Юго-Восточной Азии; *C. c. subtelephonus* обитает преимущественно в Центральной Азии от Туркестана до Монголии, предположительно зимует на Аравийском п-ове, в Иране, Пакистане и Индии; *C. c. bakery* обитает, главным образом, на территории южного Китая, северной Индии, Мьянмы и на северо-западе Таиланда, зимой встречается в Ассаме, Западной Бенгалии и Юго-Восточной Азии (Гаврилов и др., 1993; Erritzóe et al., 2012). Согласно визуальным наблюдениям и отдельным находкам окольцованных птиц, предполагалось, что районы зимовки европейских популяций номинативного подвида *C. c. canorus* располагаются южнее Сахары (Moreau, 1972; Erritzóe et al., 2012), а районы зимовки азиатских популяций – в Юго-Восточной Азии (Stamp, 1985). Однако достоверность сведений о зимовке обыкновенных кукушек в Азии ставится под сомнение рядом авторов уже со второй половины прошлого века (Гаврилов и др., 1993).

К настоящему времени пути миграции и районы зимовок многих европейских популяций обыкновенной кукушки, благодаря применению спутниковой телеметрии, выяснены достаточно хорошо (Willemoes et al., 2014; Vega et al., 2016; Bán et al., 2018; Thorup et al., 2020; Соколов и др., 2021; сайт www.movebank.org). Что же касается азиатских популяций обыкновенной кукушки, то пути их миграций и районы зимовок изучены в значительно меньшей степени (Булюк и др., 2018; Марковец и др., 2018; Thorup et al., 2018; Соколов и др., 2020).

Имеются только изложенные на сайтах <https://birdingbeijing.com/beijing-cuckoo-project/> и <https://birdingbeijing.com/the-mongolia-cuckoo-project/> китайские и монгольские данные спутниковой телеметрии о путях миграции и зимовке популяций обыкновенной кукушки, гнездящихся на севере Монголии, наши данные о миграции кукушек из Южной Сибири, Хакасии (Sokolov et al., in press), а также недавно опубликованные данные о миграции южнокорейских популяций (Lee et al., 2023). В рамках совместной российско-немецкой программы “ICARUS” (сайт <https://www.icarus.mpg.de/en>) недавно были получены данные о миграциях и местах зимовки обыкновенных кукушек, помеченных передатчиками в Амурской обл., в районе оз. Байкал, а также в Томской обл., но эти данные опубликованы пока только в тезисной форме (Соколов и др., 2023).

Основной целью данной работы было выяснение конкретных путей миграции и районов зимовки с помощью спутниковой телеметрии самой восточной популяции обыкновенной кукушки, обитающей на п-ове Камчатка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В первую декаду июня 2017 г., в начале сезона размножения, в окрестностях г. Елизово, Камчатский край (53.12°с. ш., 158.64°в. д.) было поймано паутиными сетями 6 взрослых самцов, 4 (№ 290512888, 290513870, 290514349, 290514886 – номера в www.movebank.org) из которых были снабжены пятиграммовыми РТТ-100s спутниковыми передатчиками с солнечными батареями (Platform Terminal Transmitters; Microwave Telemetry Inc., Maryland, USA). Передатчики прикреплялись на спине птиц с помощью нейлоновых нитей, образующих петлю вокруг шеи и крыльев. Местоположение птицы, помеченной передатчиком, определялось при помощи эффекта Доплера на основе нескольких принятых от него сигналов. Полученные данные обрабатывались в сервисной службе CLS (Франция) и в виде набора локаций передавались через интернет. Точность определения положения птицы на местности по данным передатчика зависела от числа и продолжительности переданных им сигналов. В среднем точность составляла несколько сотен метров (Boyd, Brightsmith, 2013). Использование подобных передатчиков для прослеживания перемещений кукушек в Великобритании, Дании и Швеции показало их высокую эффективность и надежность (Willemoes et al., 2014; Vega et al., 2016). Каждый из четырех помеченных самцов весил более 120 г, таким образом, вес передатчика не превышал рекомендованные 5% от массы тела птицы. За весь период слежения за перемещениями птиц было получено значительное количество локаций: 166 для самца

Таблица 1. Сроки осенней миграции и зимовки четырех самцов обыкновенной кукушки в 2017–2018 гг.

Страна, регион	*№ 290514886		*№ 290513870		*№ 290512888		*№ 290514349	
	Даты	<i>n</i>	Даты	<i>n</i>	Даты	<i>n</i>	Даты	<i>n</i>
Россия, Камчатка	10.06–28.08	80	11.06–05.09	85	10.06–25.08	75	10.06–07.08	58
Россия, Сахалин	29.08–30.08	2					08.08–08.08	1
Россия, Хабаровский край	31.08–31.08	1	06.09–15.09	10	28.08–31.08	4	08.08–13.08	6
Китай	01.09–22.10	52	16.09–02.11	47	01.09–03.10	32	14.08–04.10	51
Мьянма	23.10–24.10	2	03.11–03.11	1	04.10–04.10	1		
Бангладеш	24.10–24.10	1	04.11–04.11	1	05.10–06.10	2		
Индия	25.10–21.11	28	05.11–29.11	24	07.10–10.11	34		
Аравийское море	22.11–24.11	3	30.11–02.12	3	11.11–12.11	2		
Сомали	24.11–24.11	1	03.12–06.12	4	14.11–19.11	6		
Эфиопия	25.11–30.11	6						
Кения	01.12–11.12	11	07.12–15.12	9	20.11–01.12	12		
Танзания	12.12–18.12	7	16.12–19.12	4	02.12–04.12	3		
Малави			20.12–21.12	2				
Замбия	19.12–20.12	2			05.12–06.12	2		
Зимбабве			22.12–02.01	12				
Ботсвана	21.12–24.12	4	06.01–10.01	5	07.12–15.12	9		
Ангола			13.01–04.02	22	16.12–01.02	17		
Намибия	25.12–18.04	115	05.02–02.03	25	02.02–15.02	14		

* Номера птиц в www.movebank.org, *n* – число суток.

№ 290512888, 155 (№ 290513870), 64 (№ 290514349) и 214 (№ 290514886).

Отдельно для каждой особи были вычислены дальность осенней и весенней миграции в километрах с учетом стратегии перемещения птицы на отдельных участках, дальность беспосадочного полета над большими водными пространствами (Охотское и Аравийское моря), продолжительность осенней и весенней миграции в сутках, условная скорость суточной миграции, а также продолжительность остановки птиц на отдельных участках трассы (табл. 1, 2). Дистанции были рассчитаны по формуле гаверсинусов (сайт <http://www.excelworld.ru/forum/3-19591-1>), перемещения менее 10 км во время миграции не учитывались.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Перемещения птиц в гнездовой период

Снабженные спутниковыми передатчиками в первой декаде июня 2017 г. два самца перемещались во время гнездового сезона преимущественно в пределах 20 км от места отлова (в окрестностях г. Елизово) до начала осенней миграции. Две другие особи перемещались на более значительные расстояния – самец (№ 290513870) на месяц

(с 24 июня по 23 июля) переместился на 101 км к югу, затем вновь вернулся в район отлова, другой самец (№ 290514349) 24 июля перелетел на 192 км к северу, откуда и начал осеннюю миграцию в юго-западном направлении.

Осенняя миграция птиц

Активные осенние перемещения у трех кукушек начались в конце августа и начале сентября, и только у одного самца (№ 290514349) отмечено раннее начало миграции – 7 августа (табл. 1). На следующий день этот самец перелетел Охотское море (975 км), остановился на о-ве Сахалин и в тот же день переместился в окрестности Хабаровска. Другие три птицы также успешно покинули Камчатку и перелетели через Охотское море, преодолев расстояние от 996 до 1 482 км. Из них еще одна особь совершила посадку на о-ве Сахалин, где ненадолго задержалась, а две другие приземлились в Хабаровском крае – в районе Ботчинского заповедника и Хабаровска, где остановились на несколько суток (табл. 1).

После пребывания (от 1 до 10 суток) в Хабаровском крае кукушки переместились в Китай, где остановились на длительное время в провинциях Сычуань (Чунцин), Хэбэй (Цанчжоу), Хэйлуцзян – от

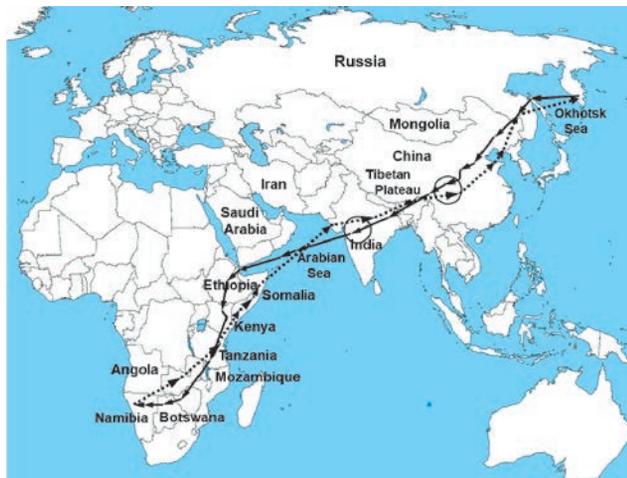


Рис. 1. Пути осенней и весенней миграций самца № 290514886. Сплошная линия – осенний трек; прерывистая линия – весенний трек. Стрелки указывают места локаций птиц. Кружки указывают местонахождения длительных остановок птиц на трассе осенней миграции.



Рис. 2. Пути осенней и весенней миграций самца № 290513870. Сплошная линия – осенний трек, прерывистая линия – весенний трек. Обозначения – см. рис. 1.



Рис. 3. Путь осенней миграции самца № 290512888. Сплошная линия – осенний трек. Обозначения – см. рис. 1.

32 до 52 суток, с 14 августа по 16 сентября (рис. 1–3, табл. 1). Сычуань – провинция на юго-западе Китая, через которую протекает самая длинная река Азии – Янцзы. Хэбэй – провинция на востоке Китая с разнообразным рельефом – горами, холмами, равнинами и озерами. В провинции Хэйлуцзян (северо-восточная часть Китая) находится множество природных заповедников, восемь из них в бассейне р. Уссури, они формируют так называемую зеленую полосу (сайт www.britannica.com).

В начале октября самец (№ 290514349), по-видимому, погиб на территории Китая в горном

районе Лицзян провинции Юньнань. Юньнань – самая юго-западная провинция Китая, граничит с Бирмой, Лаосом и Вьетнамом (сайт www.britannica.com).

Остальных три самца, достигнув 4 октября – 3 ноября границы Китая с Мьянмой, сменили юго-западное направление миграции на западное и полетели через Мьянму и Бангладеш в Индию, где вновь надолго задержались – на 24–34 суток (в штатах Чхаттисгарх, Махараштра, Гуджарат) в период с 7 октября по 29 ноября. Птицы постепенно перемещались из восточной Индии в западную, поближе к побережью Аравийского моря (рис. 1–3, табл. 1). Чхаттисгарх – штат в центральной Индии, здесь находятся самые широкие водопады страны, пещеры, густые зеленые леса и горное плато. Махараштра – западный штат, насчитывает большое количество заповедников дикой природы и национальных парков. Гуджарат – штат, расположенный на северо-западе п-ова Индостан, у побережья Аравийского моря. На севере Гуджарата раскинулась грандиозная пустыня Тхар, разделяющая Индию и Пакистан (сайт www.britannica.com).

После длительного пребывания в Индии все три птицы полетели через Аравийское море в Африку, преодолев 2 618, 2 776 и 3 373 км в течение 2–3 суток (около 60 ч беспосадочного полета), со средней скоростью 43–56 км/ч. Птицы достигли африканского континента (Сомали) 14, 24 ноября и 3 декабря (рис. 1–3, табл. 1).

Далее один самец перелетел в Эфиопию, где находился в течение 6 суток, после чего переместился

в Кению (рис. 1, табл. 1). Два самца из Сомали полетели в Кению, где оставались 9–11 суток, с 20 ноября по 7 декабря. После этого все три самца в первой половине декабря мигрировали в Танзанию, где остановились на 3–7 суток и отправились дальше через Малави, Замбию и Зимбабве в район зимовки (рис. 1–3). Ботсваны один самец достиг уже 7 декабря, два других самца – 21 декабря и 6 января (табл. 1). Далее два самца переместились в Анголу, где пребывали в течение 17–22 суток, после чего в первых числах февраля перелетели в Намибию (табл. 1). Третий самец из Ботсваны перелетел 25 декабря прямо в Намибию, где оставался до 18 апреля (табл. 1).

Дальность осенней миграции у трех особей (№ 290513870, 290512888, 290514886), успешно достигших районы зимовки, составила 15 170 (22.12.2017), 16 337 (16.12.2017), 17 340 (28.12.2017) км. Эти расстояния птицы преодолели за 106, 115 и 123 суток. Однако летели птицы всего 35, 49 и 43 суток, значительно больше времени они провели на остановках в Китае и Индии – 71, 66 и 80 суток соответственно (табл. 1). Таким образом, птицы летели с условной средней скоростью 433, 333 и 403 км/сут соответственно.

Перемещения птиц в районе зимовки

В течение зимовки все три особи довольно широко перемещались преимущественно между Ботсваной, Анголой и Намибией, преодолевая сотни километров. Птицы зимовали в саванной зоне, в местностях, находящихся на высотах от 900 до 1300 м над ур. м. Самец № 290512888 16 декабря из Ботсваны переместился сначала на территорию национального парка Мавинга в провинции Куандо-Кубанго на юго-востоке Анголы, где оставался до февраля, затем перелетел на расстояние 417 км в юго-западном направлении в Намибию, после чего 15 февраля сместился на 619 км южнее в Ботсвану, где зимовал до 17 марта, после чего полетел на север в Намибию, где, по-видимому, и погиб 21 марта (табл. 1). Другой самец № 290513870 9 января из Ботсваны перелетел в восточную часть Намибии, 13 января полетел к северу (477 км) на юг Анголы, где оставался до 4 февраля, после чего переместился к югу на 294 км в Намибию, откуда 3 марта перелетел в национальный охотничий заповедник Централ-Калахари в Ботсване, в котором и оставался до 25 апреля. Третий самец № 290514886 25 декабря из Ботсваны перелетел в северную часть Намибии (410 км), потом переместился на северо-запад Намибии (442 км), где оставался в сельскохозяйственном районе в горах Отави до 18 апреля, после чего начал движение в северо-восточном направлении. Продолжительность зимовки у этих двух особей составила около четырех месяцев – 115 и 117 суток.

Весенняя миграция птиц

Весенняя миграция в 2018 г. была прослежена у двух успешно перезимовавших самцов (№ 290513870, 290514886). Самец (№ 290512888), к сожалению, видимо погиб, последний сигнал поступил от него 21 марта. Самец № 290514886 начал миграцию из Намибии 19 апреля, другой (№ 290513870) из Ботсваны – 26 апреля, в тот же день первый достиг Замбии, второй был зарегистрирован в Зимбабве (табл. 2).

Далее самец № 290514886 полетел через Танзанию, Кению в Сомали, после чего 7 мая покинул африканский континент и за двое суток пересек Аравийское море, около 2776 км, и 10 мая достиг побережья Индии (рис. 1, табл. 2). В Индии птица не задержалась и отправилась через Бангладеш в Китай, куда прилетела уже на следующий день (11 мая). Она остановилась в провинции Юньнань (Чжаотун), затем перелетела 17 мая в провинцию Шаньдун (Лункоу), после чего переместилась в восточный Китай в провинцию Хэйлуцзян (Шуаньяшань), где оставалась с 22 по 27 мая (рис. 1). 28 мая птица уже находилась в Хабаровском крае, в Нанайском р-не, где оставалась до 30 мая. После чего пересекла Охотское море и 31 мая достигла своего прежнего района размножения на Камчатке в окрестностях г. Елизово, где и оставалась до 10 июля, после чего сигнал от передатчика перестал поступать (табл. 2, рис. 1). Дальность весенней миграции самца № 290514886, который успешно вернулся в район прежнего размножения на Камчатке, составила 16 591 км, она продолжалась 41 суток, с условной скоростью 405 км/сут.

Самец № 290513870 также мигрировал через Танзанию, Кению в Сомали и 19 мая покинул Африку и полетел на северо-восток к побережью Омана, после чего резко изменил направление на восток и достиг Индии, где задержался на 11 суток, до 2 июня (рис. 2, табл. 2). Далее он мигрировал через Бангладеш в Китай, где, по всей видимости, погиб 14 июня в провинции Хунань на юго-востоке страны, поскольку перестал поступать сигнал от передатчика.

ОБСУЖДЕНИЕ

Взрослые самцы обыкновенной кукушки, пойманные в начале сезона размножения (в первой декаде июня) в районе г. Елизово (Камчатский край), активно перемещались, одни в пределах 20 км от места отлова, другие на более значительные расстояния, от 101 до 192 км, к югу и северу. Во второй половине сезона размножения три особи из поймы р. Авача и ее притока переместились выше в зону стлаников, освободившуюся к тому времени от снегового покрова, видимо, для продолжения токования в местах гнездования других видов

Таблица 2. Сроки весенней миграции двух самцов в 2018 г.

Страна, регион	*№ 290514886		*№ 290513870	
	Даты	<i>n</i>	Даты	<i>n</i>
Намибия	25.12–18.04	115	05.02–02.03	25
Ботсвана			03.03–25.04	53
Зимбабве			26.04–29.04	4
Замбия	19.04–21.04	3	30.04–03.05	4
Танзания	22.04–23.04	2	04.05–10.05	7
Кения	24.04–25.04	2	11.05–12.05	2
Сомали	26.04–07.05	12	13.05–19.05	7
Аравийское море	08.05–09.05	2	20.05–22.05	3
Индия	10.05–10.05	1	23.05–02.06	11
Бангладеш	10.05–10.05	1	03.06–06.06	4
Китай	11.05–27.05	17	07.06–14.06	8
Россия, Хабаровский край	28.05–30.05	3		
Россия, Камчатка	31.05–10.07	40		

* Номера птиц в www.movebank.org, *n* – число суток.

птиц – хозяев, на которых паразитирует обыкновенная кукушка. Известно, что обыкновенные кукушки могут достаточно широко перемещаться в районе гнездования в поисках гнезд приемных родителей (Wyllie, 1981).

Осенняя миграция у трех особей началась в конце августа и начале сентября, и лишь одна особь покинула Камчатку достаточно рано – 7 августа (табл. 1). По данным, полученным нашими коллегами в Амурской обл. на границе с Китаем, осенняя миграция у двух снабженных передатчиками взрослых обыкновенных кукушек началась в 2021 г. 14–15 августа (Соколов и др., 2023; сайт www.movebank.org).

На территории России, в Хабаровском крае три птицы остановились на 4–10 суток, одна задержалась лишь на сутки (табл. 1). Далее все птицы перелетели на территорию Китая, где пребывали длительное время – от 32 до 52 суток в провинциях Сычуань, Хэбей и Хэйлуцзян до октября – ноября (табл. 1, рис. 1–3). Такое продолжительное пребывание птиц на территории Китая осенью, скорее всего, связано с благоприятными кормовыми условиями, которые, по-видимому, складываются в этот период на данном этапе миграции обыкновенной кукушки. Важно отметить, что камчатские кукушки летят через равнинную часть Китая, огибая с юго-востока сначала Большой Хинган, горный хребет на северо-востоке страны, длина которого составляет около 1200 км, с высотой до 1950 м над ур. м., затем горный хребет Циньлин, длиной в 1000 км с самой высокой горой – Тайбайшань (3767 м над ур. м.), Тибетское нагорье

(протяженностью с запада на восток 2500 км, с юга на север 1000 км, средней высотой 4877 м над ур. м.) и высокогорные Гималаи (высотой 6000–8848 м над ур. м., длиной свыше 2900 км и шириной около 350 км) с юга (рис. 1–3, сайт www.britannica.com).

Кукушки из Амурской обл. (Соколов и др., 2023; сайт www.movebank.org) и Южной Кореи (Lee et al., 2023) также огибают Тибетское нагорье и Гималаи с юга, мигрируя в направлении к Индии. Кукушки, обитающие на севере Монголии и в районе оз. Байкал, тоже избегают лететь над Тибетским нагорьем и высокогорными Гималаями, вначале они мигрируют на юг через пустыню Гоби, простирающуюся на 1600 км с юго-запада на северо-восток и на 800 км с севера на юг, а затем на юге Китая поворачивают на запад и летят через Мьянму и Бангладеш в Индию (сайт <https://birdingbeijing.com/the-mongolia-cuckoo-project/>).

На юге Китая, в провинции Юньнань, камчатские кукушки меняют юго-западное направление миграции на западное и летят через Мьянму и Бангладеш в Индию, где держатся на протяжении 24–34 суток до 10–29 ноября (рис. 1–3, табл. 1). Продолжительное пребывание птиц на п-ове Индостан, по-видимому, так же, как и в Китае, объясняется благоприятными кормовыми условиями, способствующими накоплению кукушками значительных жировых запасов, необходимых для дальнейшей миграции через Аравийское море. Кроме этого, птицы, видимо, ожидают наиболее подходящих погодных условий для пересечения значительной водной преграды на их пути в Африку. Как правило, западное побережье Индии (Гоа) до

середины ноября находится под влиянием северо-восточных муссонов, которые приносят обильные дожди. Со второй половины ноября дожди становятся редким явлением, средняя норма осадков не превышает 35 мм. Над крайними северными районами Аравийского моря циркуляция северо-восточного муссона иногда нарушается прохождением так называемых западных возмущений. При этом преобладают северо-западные и западные потоки воздуха, скорость ветра усиливается до 8–10 м/с (Schott, McCreary, 2001).

По данным корейских исследователей, обыкновенные кукушки, помеченные спутниковыми передатчиками в Южной Корее, покидают район размножения в период с 20 июля по 10 сентября, а страну – с 18 августа по 11 сентября, примерно в те же сроки, что и камчатские птицы, но достигают Индии южнокорейские птицы раньше (с 19 сентября по 17 октября), нежели кукушки с Камчатки – с 7 октября по 5 ноября (Lee et al., 2023). Покидают западное побережье Индии корейские кукушки (с 19 октября по 11 ноября) тоже раньше, чем камчатские птицы – 10–29 ноября, хотя продолжительность пребывания их на п-ове Индостан почти такая же (в среднем 25 суток для 6 особей), как и у камчатских птиц – 28 суток для трех особей (табл. 1). Аравийское море камчатские кукушки пересекли за 2–3 суток по диагонали, преодолев при этом огромное водное пространство около 3000 км без остановки, и приземлились на африканском континенте в Сомали (рис. 1–3). Корейские кукушки также перелетели без остановки Аравийское море в широкой его части (около 3000 км) и тоже достигли Сомали (Lee et al., 2023). Авторы пишут, что этот этап миграции был, видимо, наиболее трудным для птиц, он не был прямым из-за влияния на полет ветра. Одна особь попала в циклон, в результате увеличила свой беспосадочный полет до 3500 км. Перелет через море занял у птиц более 2 суток и проходил преимущественно при попутном ветре, что способствовало увеличению скорости полета и экономии энергетических ресурсов (Lee et al., 2023). Наиболее благоприятное направление ветра для пересечения корейскими птицами Аравийского моря наблюдалось на высоте около 1 км над ур. м., однако нельзя исключить, пишут авторы, что птицы летели и на больших высотах, например, 3–6 км над ур. м., как это отмечали другие исследователи в Европе (Bán et al., 2018). В Аравийском море практически нет островов, а некоторые из имеющихся располагаются у побережья Аравийского п-ова. По спутниковым данным кукушки, размножающиеся на границе северной Монголии с Россией, способны совершать беспосадочные полеты, преодолевая часть суши и Аравийское море протяженностью в 4000–5000 км за 4–5 суток (сайт <https://birdingbeijing.com/the-mongolia-cuckoo-project/>).

Дальнейшая миграция камчатских кукушек из Сомали проходила через страны восточной Африки – Эфиопию, Кению, Танзанию, Малави, Замбию или Зимбабве, где они задерживались на срок от 2 до 11 суток (табл. 1). Наконец, все особи в декабре – начале января достигли основных районов зимовки в Южной Африке – Ботсваны и Намибии (рис. 1–3, табл. 1). Таким образом, длительность осенней миграции у камчатских кукушек варьировала от 106 до 123 суток, у корейских – от 78 до 109 суток (Lee et al., 2023). При этом у других азиатских популяций обыкновенной кукушки (китайских, монгольских и южнокорейских) районы зимовки располагаются в более восточной части Африки, преимущественно в Танзании и Мозамбике (Lee et al., 2023; сайты <https://birdingbeijing.com/beijing-cuckoo-project/>; www.movebank.org).

Камчатские кукушки довольно широко перемещались в районе зимовки – между Ботсваной, Намибией и южной частью Анголы, преодолевая сотни километров. Эти весьма интересные данные свидетельствуют о том, что зимующие птицы не привязаны к какой-то одной территории, а предпочитают менять ее, видимо, в связи с поиском более благоприятных для кормления районов в разные периоды зимовки. Ранее нами было показано, что обыкновенные кукушки из европейских популяций могут возвращаться в прежний локальный район зимовки на следующий год, хотя в течение зимы могут перемещаться в другие достаточно удаленные районы (Соколов и др., 2021). Продолжительность зимовки у двух особей составила 115 и 117 суток, у южнокорейских кукушек она варьировала от 106 до 143 суток (Lee et al., 2023).

Весенняя миграция у двух камчатских кукушек началась 19 и 26 апреля, что значительно позже, чем у южнокорейских птиц – 5, 27, 29 марта и 1, 14 апреля (Lee et al., 2023). Камчатские птицы весной полетели путем, сходным с осенним, только при пересечении Аравийского моря они несколько изменили маршрут (рис. 1, 2). Одна особь перелетела море в начале мая, другая – с 20 по 22 мая (табл. 2). В мае погода на юго-западном побережье п-ова Индостан определяется муссонами, которые дуют с Аравийского моря и приносят обильные дожди, время от времени случаются разрушительные циклоны. Корейские кукушки мигрировали через Аравийское море почти на месяц раньше – в конце апреля, когда преобладали западные ветры (Lee et al., 2023).

Две камчатские кукушки достигли Индии 10 и 23 мая, одна из них практически в тот же день перелетела в Бангладеш, а затем в Китай, другая задержалась на п-ове Индостан на 11 суток, до 2 июня (табл. 2). Корейские птицы прибыли в Индию раньше – 24 апреля (две особи) и 4, 9 мая, а 18, 25 и 27 мая они достигли Южной Кореи (Lee et al., 2023). Таким образом, ни камчатские, ни

корейские птицы весной не задержались надолго в Индии, как это имело место во время осенней миграции. В целом весенняя миграция у камчатских птиц заняла намного меньше времени — 42 суток, нежели осенняя — 106–123 суток, как, впрочем, и у южнокорейских — 41–56 суток весной и 78–109 суток осенью (Lee et al., 2023). Таким образом, на осеннюю миграцию у камчатских кукушек уходит в три раза больше времени, нежели на весеннюю, из-за продолжительных осенних остановок птиц в Китае (52 суток) и Индии (28 суток). Известно, что у многих видов весной птицы мигрируют намного быстрее, чем осенью, что, по всей видимости, связано с более сильной мотивацией их к достижению конечной цели — гнездового района и разными миграционными стратегиями весной и осенью (Nilsson et al., 2013). Однако камчатский самец № 290514886 весной летел 41 сутки (16 591 км) с той же скоростью (405 км/сут), что и осенью 43 суток (17 340 км) — 403 км/сут. Интересно, что у азиатских популяций обыкновенной кукушки, включая камчатских, не наблюдается весной так называемой петлеобразной миграции, которая характерна для европейских популяций (Willemoes et al., 2014; Hewson et al., 2016). Связано ли это с достаточно сходным распределением кормовых ресурсов на трассах осенней и весенней миграций азиатских популяций, в отличие от европейских, сказать трудно, этот вопрос требует дальнейшего изучения.

До района прежнего размножения на Камчатке, к сожалению, добрался (31 мая) только один самец, передатчик другого перестал работать на территории Китая в провинции Хунань. Оставшийся в живых самец с высокой точностью вернулся в район прежнего размножения, его передатчик подавал сигналы до 10 июля (рис. 1, табл. 2). Ранее было показано, что обыкновенные кукушки, как молодые, так и взрослые, проявляют достаточно высокую степень филопатрии (Payne, 1977; Wyllie, 1981; Соколов, 1991; Lee et al., 2023).

Итак, спутниковое слежение за миграциями камчатской популяции обыкновенной кукушки убедительно показало, что даже птицы, обитающие на восточной границе своего ареала, улетают на зиму не в Юго-Восточную Азию, как предполагалось ранее некоторыми исследователями, а в Африку, преимущественно в Ботсвану и Намибию, преодолевая при этом рекордное для сухопутных видов птиц расстояние в 17 000 км. В целом ежегодно камчатские кукушки пролетают около 34 000 км, чтобы перезимовать на своей, по-видимому, исторической родине — в Южной Африке. По спутниковым данным, полученным китайскими исследователями, одна самка обыкновенной кукушки, которая участвовала в размножении в 2016 г. на северной границе Монголии с Россией, неоднократно мигрировала осенью в Мозамбик и весной

возвращалась обратно, преодолевая за сезон около 16 000 км (сайт <https://birdingbeijing.com/flappy-mcflapperson/>). Эти удивительные сверхдальние путешествия сухопутных птиц требуют дальнейшего изучения и осмысления. Особи восточных популяций обыкновенных кукушек летят очень сложным путем, кардинально меняя направление миграции на отдельных участках трассы, тем не менее достигают локальных районов зимовки, свойственных этим популяциям. Сходным путем, вероятно, летят и молодые особи, не имеющие опыта миграции. Возникает важный вопрос: как этим птицам удастся найти столь удаленные районы зимовки, если они имеют только врожденную программу длительности и направления миграции, как это предполагает общепринятая концепция, предложенная исследователями в прошлом веке (Perdeck, 1958; Berthold, 1996; Gwinner, 1986). В предыдущих публикациях по спутниковому слежению за перемещениями балтийских популяций обыкновенной кукушки мы, на основании данных об экспериментальных завозах молодых и взрослых птиц на 1800 км к востоку (в Татарстан, Казань) от места поймки на Куршской косе, выдвинули новую гипотезу. Согласно этой гипотезе кукушки имеют некую врожденную информацию о местоположении зимовок своей популяции (Thorup et al., 2020; Sokolov et al., 2022). Если наша гипотеза верна, то становится понятным, каким образом молодые кукушки с Камчатки находят свой столь удаленный район зимовки, расположенный в Ботсване и Намибии. Молодые птицы должны иметь врожденную программу, касающуюся не только общей дальности и направления миграции, но и мест остановки их на трассе перед большими экологическими барьерами, такими как моря или пустыни, которые им приходится преодолевать беспосадочным полетом на протяжении нескольких суток. Ведь для того чтобы камчатским кукушкам преодолеть сначала Охотское (около 1000 км), а потом Аравийское (около 3000 км) море, необходимо заранее накопить значительные жировые резервы перед началом осенней миграции, а также на остановках перед экологическим барьером. Кроме этого, молодые птицы должны иметь эндогенную программу, согласно которой происходит многократное изменение направления полета в процессе первой осенней миграции (рис. 1–3). Надо отметить, что пути осенней миграции у всех камчатских кукушек были довольно схожими, над сушей они летели в достаточно узком коридоре, как это наблюдалось у южнокорейских (Lee et al., 2023) и у некоторых европейских популяций (Willemoes et al., 2014). Это свидетельствует в пользу предположения, что современные маршруты миграции азиатских популяций обыкновенной кукушки отражают исторические пути расселения этого вида с африканского континента на восток. Эти пути, видимо, прочно

записаны в генетической программе популяции, которая не позволяет птицам существенно сократить путь миграции с целью освоения более близких и подходящих в кормовом отношении зимовок в Юго-Восточной Азии или Индии; через эти страны птицы пролетают каждый год и задерживаются, как показало наше исследование, на длительное время, но не остаются там зимовать. Другой близкий симпатричный вид кукушки, глухая (*Cuculus optatus*), область размножения которой охватывает большую часть таежной зоны Евразии и включает самую северную границу бореальных лесов, успешно зимует в Индонезии, вплоть до Австралии, как показали недавние исследования с помощью передатчиков ICARUS (Ктиторов и др., 2023). Этот вид в процессе эволюции освоил совершенно другие районы зимовки, нежели обыкновенная кукушка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю благодарность нашему коллеге В. Н. Булюку, который семь лет возглавлял группу по изучению миграций обыкновенной и глухой кукушек с помощью телеметрии на Биологической станции “Рыбачий” ЗИН РАН. Мы также благодарны проф. Касперу Торупу из Копенгагенского университета, который предоставил в наше распоряжение спутниковые передатчики и принимал активное участие в отлове и мечении кукушек на Камчатке. Мы также признательны рецензентам, чьи замечания и пожелания позволили значительно улучшить текст статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Зоологического института Российской академии наук (регистрационный номер гостемы: 122031100261-7). Первичные данные 2017–2018 гг. и результаты исследований, представленные в данной публикации, получены за счет средств Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00761).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что конфликт интересов отсутствует.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Наша работа соответствует требованиям законодательства Российской Федерации, а также международным требованиям к этическим стандартам. Все наши процедуры были прижизненными для птиц и не требовали их длительного изъятия из природы. После отлова, описания и мечения кольцами и спутниковыми передатчиками все птицы возвращались в природу. Исследуемый нами вид не включен в Список

угрожаемых видов птиц Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП). Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией ЗИН РАН по биоэтике (выписка из протокола заседания Комиссии – Заключение № 1–15/15–01–2024 от 15 января 2024 г.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булюк В.Н., Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Лубковская Р.С., 2018. Исследование миграционных стратегий обыкновенных кукушек (*Cuculus canorus*) с помощью спутниковых передатчиков // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской конференции, посвященной 120-летию профессора Г.П. Деметьева (Ред.: Гаврилов В.М., Бёме И.Р., Чернецов Н.С., Авилова К.В., Гаврилов В.В. и др.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 61–67.
- Гаврилов Э.И., Иванчев В.П., Котов А.А., Кошелев А.И., 1993. Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Собообразные. Т. 5. М.: Наука. 398 с.
- Ктиторов П.С., Булюк В.Н., Куликова О.Я., Марковец М.Ю., Чернецов Н.С., Симонов С.А., Гашков С.И., Матанцева М.В., Анисимов Ю.А., Анисимова В.И., Нурани Э., 2023. Птица большая, сильная и эндогенно мотивированная: осенняя миграция глухой кукушки через Тихий океан // Тезисы докладов Второго Всероссийского орнитологического конгресса. Санкт-Петербург. С. 128.
- Марковец М.Ю., Булюк В.Н., Соколов Л.В., Лубковская Р.С., Торуп К., 2018. Стратегии осенней миграции у обыкновенной кукушки на Камчатке // Тезисы докладов Первого Всероссийского орнитологического конгресса. Тверь. С. 195–196.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц (Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 230). Л. 232 с.
- Соколов Л.В., Булюк В.Н., Марковец М.Ю., Лубковская Р.С., 2020. Миграционные пути и зимовки европейских и азиатских популяций обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск 1922. Т. 29. С. 2150–2153.
- Соколов Л.В., Лубковская Р.С., Булюк В.Н., 2021. Пути миграции и районы зимовки обыкновенных кукушек (*Cuculus canorus*, Cuculiformes, Cuculidae) из юго-восточной части Прибалтики (по данным спутниковой телеметрии) // Зоологический журнал. Т. 100. № 9. С. 1055–1065.
- Соколов Л.В., Булюк В.Н., Марковец М.Ю., Симонов С.А., Синельщикова А.Ю., Гашков С.И., Матанцева М.В., Антонов А.И., Бабыкина М.С., Анисимова В.И., Торуп К., 2023. Миграции и зимовки популяций обыкновенной кукушки от Британских островов до Камчатки – результаты телеметрии // Тезисы докладов Второго Всероссийского

- орнитологического конгресса. Санкт-Петербург. С. 245–246.
- Bán M., Moskát C., Fülöp A., Hauber M.E., 2018. Return migration of Common Cuckoos (*Cuculus canorus*) between breeding grounds in Hungary and wintering grounds in Africa as documented by nonPTT GPS technology // *Journal of Ornithology*. V. 159. P. 337–344.
- Berthold P., 1996. Control of bird migration. London: Chapman and Hall. 355 p.
- Boyd J.D., Brightsmith D.J., 2013. Error Properties of Argos Satellite Telemetry Locations Using Least Squares and Kalman Filtering // *PLoS ONE*. V. 8. e63051.
- Cramp S., 1985. The Birds of the Western Palearctic. Oxford University Press. V. 4. 970 p.
- Erritzøe J., Mann C.F., Brammer F., Fuller R.A., 2012. Cuckoos of the world. A&C Black. 544 p.
- Gwinner E., 1986. Circannual Rhythms. Endogenous Annual Clocks in the Organization of Seasonal Processes. Berlin: Springer-Verlag. 154 p.
- Hahn S., Bauer S., Liechti F., 2009. The natural link between Europe and Africa – 2.1 billion birds on migration // *Oikos*. V. 118. P. 624–626.
- Hewson C.M., Thorup K., Pearce-Higgins J.W., Atkinson P.W., 2016. Population decline is linked to migration route in the Common Cuckoo // *Nature communications*. V. 7. 12296.
- Lee Jin-Won, Kang Seung-Gu, Lee Ji-Yeon, Kim Hae-Ni, Jin Sue-Jeong, Bae Geun-Won, Hur Wee-Haeng, Park Jin-Young, 2023. Long-distance migration of Korean common cuckoos with different host specificities // *Global Ecology and Conservation*. V. 43. e 2426.
- Moreau R.E., 1972. The Palearctic-African Bird Migration Systems. London: Academic Press. 383 p.
- Nilsson C., Klaassen R., Alerstam T., 2013. Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn // *American naturalist*. V. 181. № 6. P. 837–845.
- Payne R.B., 1977. The Ecology of Brood Parasitism in Birds // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 8. P. 1–28.
- Perdeck A.C., 1958. Two Types of Orientation in Migrating Starlings, *Sturnus vulgaris* L., and Chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as Revealed by Displacement Experiments // *Ardea*. V. 55. P. 1–37.
- Schott F.A., McCreary J.P., 2001. The monsoon circulation of the Indian Ocean // *Progress in Oceanography*. V. 51. P. 1–123.
- Sokolov L.V., Lubkovskaia R., Bulyuk V., 2022. Migration Routes and Wintering Grounds of Common Cuckoos (*Cuculus canorus*, Cuculiformes, Cuculidae) from the Southeastern Part of the Baltic Region (Based on Satellite Telemetry) // *Biology Bulletin*. V. 49. № 7. P. 161–170.
- Sokolov L.V., Sinelschikova A. Yu., Markovets M. Yu., in press. The first satellite tracking data on the migration of the common cuckoo (*Cuculus canorus*, Cuculiformes, Cuculidae) from Southern Siberia (Khakassia, Russia). *Trudy Zoological Institute*.
- Thorup K., Markovets M., Bulyuk V., Sokolov L., 2018. Kamchatka to South Africa: Common Cuckoos manage the longest documented land bird migration // *27 International Ornithological Congress*. Canada, Vancouver. P. 43.
- Thorup K., Vega M.L., Snell K.R.S., Lubkovskaia R., Willemoes M., Sjöberg S., Sokolov L.V., Bulyuk V., 2020. Flying on their own wings: young and adult cuckoos respond similarly to long-distance displacement during migration // *Scientific Reports*. V. 10. № 1. 7698.
- Vega M.L., Willemoes M., Thomson R.L., Tolvanen J., Rutila J., Samaš P., Strandberg R., Grim T., Fossøy F., Stokke B.G., Thorup K., 2016. First-Time Migration in Juvenile Common Cuckoos Documented by Satellite Tracking // *PLoS ONE*. V. 11. e0168940.
- Willemoes M., Strandberg R., Klaassen R.H.G., Tøttrup A.P., Vardanis Y., Howey P.W., Thorup K., Wikelski M., Alerstam T., 2014. Narrow-Front Loop Migration in a Population of the Common Cuckoo *Cuculus canorus*, as Revealed by Satellite Telemetry // *PLoS ONE*. V. 9. e83515.
- Wyllie I., 1981. The Cuckoo. London: Batsford. 176 p.

ULTRA-LONG-DISTANCE MIGRATION OF THE COMMON CUCKOO (*CUCULUS CANORUS*, CUCULIFORMES, CUCULIDAE) FROM KAMCHATKA TO NAMIBIA

Leonid V. Sokolov¹*, Aleksandra Yu. Sinelschikova¹, Mikhail Yu. Markovets¹

¹“Rybachy” Biological Station, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Rybachy, Kaliningrad Region, 238535 Russia

*e-mail: leonid-sokolov@mail.ru

The application of high-tech methods for tracking birds, primarily satellite telemetry, has made it possible in a relatively short time to reveal real migratory routes and wintering areas for many bird species. In the Common cuckoo, whose breeding range extends over a vast territory from Portugal to Kamchatka,

the migratory routes and wintering grounds have been well studied for a number of European populations, while the migration of Asian populations of this species is still not so well studied. In this work, we analyze satellite telemetry data obtained from four adult males of the Common cuckoo caught in early June 2017 during the nesting period on the Kamchatka Peninsula near the town of Yelizovo. The autumn migration of these birds started in August to early September. They crossed the Sea of Okhotsk (more than 1 000 km) and, without staying for a long time in the Khabarovsk Region, stopped in China (Sichuan, Hebei, Heilongjiang provinces), where they remained for a long time, from 32 to 52 days, moving around this country until October to November. In southern China, all three surviving males changed their SW direction of migration to almost western and flew crossing Myanmar and Bangladesh to India, where they stopped over for 24–34 days until November 10th or 29th. Then the birds crossed the Arabian Sea in 2–3 days overcoming the huge body of water of about 3 000 km in width without stop to land on the African continent (Somalia). Further migration of Kamchatka cuckoos passed through the countries of East Africa such as Ethiopia, Kenya, Tanzania, Malawi, Zambia or Zimbabwe, where they stayed from 2 to 11 days. Finally, all three individuals reached wintering areas in December, first in Botswana, then in Namibia. Thus, the duration of autumn migration of Kamchatka cuckoos varied from 106 to 123 days. During this time, they overcame a record distance of 17,340 km for land birds. The spring migration of two birds started on April 19th or 26th next year. They flew back using a similar route as in autumn. One individual crossed the Arabian Sea in early May, the other from May 20th to 22nd. Having reached India, one bird almost the same day arrived to Bangladesh and then to China. The other one stayed on the Hindustan Peninsula for 11 days, this being much shorter than in autumn. Unfortunately, only one male reached the nesting area in Kamchatka (May 31st). Apparently, the other one either died or lost the transmitter in China. The survived male returned to its former nesting area with high accuracy, its transmitter emitted signals until July 10th. The spring migration took the birds much less time (42 days) than in autumn (106–123 days). Thus, we recorded an ultra-long total distance of autumn and spring migration for a land bird species of almost 34,000 km from Kamchatka to Namibia and back.

Keywords: common cuckoo, *Cuculus canorus*, migration routes, wintering grounds, satellite telemetry

УДК 599.735.31:591.52(470.22)

ОСВОЕНИЕ ПРОСТРАНСТВА И СЕЗОННЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ЛЕСНОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*RANGIFER TARANDUS FENNICUS* (LÖNNB. 1909)) В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ

© 2024 г. Д. В. Панченко^а, *, К. Ф. Тирронен^а, П. И. Данилов^а

^аИнститут биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: danja@inbox.ru

Поступила в редакцию 22.07.2023 г.

После доработки 09.11.2023 г.

Принята к публикации 14.11.2023 г.

Представлены результаты изучения использования местообитаний и сезонных перемещений самок (важенок) топозерской территориальной группировки лесного северного оленя Республики Карелия. В работе применен метод спутниковой телеметрии, с использованием GPS-ошейников. Отмечены индивидуальные различия выраженности сезонных перемещений: две важеньки были относительно оседлыми, третья перемещалась на большие расстояния в течение года, и удаленность ее крайних местонахождений друг от друга составила более 70 км. Сроки начала сезонных перемещений варьировали по годам. Выявлено использование одних и тех же летних местообитаний в разные годы, однако территории гона и зимние пастбища были разными. Отмечены внезапные перемещения животных на довольно большие расстояния, что, вероятно, связано с фактором беспокойства со стороны хищников или человека.

Ключевые слова: антропогенное воздействие, миграции, северный олень, суточные перемещения, телеметрия

DOI: 10.31857/S0044513424020062, EDN: VXIRBG

Дикий северный олень (*Rangifer tarandus* L.) – вид, включенный в Красный список МСОП (статус VU) (Gunn, 2016). Все популяции дикого северного оленя европейской части России занесены в Красную Книгу РФ (категория 3, EN, II) (Красная Книга РФ, 2021). Лесная форма вида (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb. 1909) включена в Красную Книгу Республики Карелия (2020) и Финляндии (NT) (The 2019 Red List of Finnish Species. Mammals, 2019). В Финляндии лесной северный олень обитает в двух крупных очагах: Кайнуу, где численность животных составляет около 900 экз., и в местности Суоменсельска – 2000 экз. (LUKE, 2023). В Республике Карелия в настоящее время численность этой формы не превышает 2000 особей и ее сохранение в регионе требует особого внимания. Популяция испытывает жесткий пресс со стороны человека, выражающийся в прямом преследовании (браконьерство) и сокращении местообитаний в результате лесозаготовки. Значительное воздействие оказывает также фактор беспокойства в результате возрастающей туристической активности.

Характер и выраженность территориальных перемещений млекопитающих зависят от их биологических особенностей и пригодности среды обитания (Tucker et al., 2018; Kauffman et al., 2021), которая обусловлена влиянием многих факторов. Для северного оленя это глубина снежного покрова, состояние кормовой базы, беспокойство со стороны хищников, человека, кровососущих насекомых и др.

Миграции дикого северного оленя сформировались как адаптация к существованию в условиях Севера и имеют определяющее значение в его жизни на всем пространстве ареала вида. Вместе с тем распределение диких северных оленей очень динамично, они быстро реагируют на изменения внешних условий и внутривидовой организации (Семенов-Тянь-Шанский, 1977; Сафронов и др., 1999; Баскин, 2009; Neikura et al., 1985).

Изучение сезонных перемещений северного оленя необходимо для понимания процессов, происходящих в популяциях: изменения распространения, численности, микроэволюционных преобразований. Несомненно и практическое значение

этих данных для оценки состояния и разработки основ научно-обоснованного управления и сохранения популяции: выделения ключевых территорий, изучения изменений в выборе летних и зимних стадий под влиянием внешних факторов.

В настоящее время во всем мире для изучения миграций животных, в т.ч. копытных, широко используется метод спутниковой телеметрии (Данилов и др., 2020; Васильченко и др., 2023; Kumpula et al., 2007; Panzacchi et al., 2013; Corre et al., 2017; Kauffman et al., 2021; Pollanen et al., 2023 и др.). Данные спутниковой телеметрии позволяют с высокой точностью отслеживать суточные и сезонные перемещения животных, выделять летние и зимние местообитания, места отела и гона, выживаемость телят и смертность животных. Известно, что протяженность перемещений лесной формы северного оленя значительно меньше, чем тундровой, что отмечено во всех частях его ареала (Геллер, Боржонов, 1975; Сафронов и др., 1999; Колпашиков и др., 2011; Heikura et al., 1985; Fancy et al., 1989; Shaefer, Mahoney, 2013).

В Карелии выделено 9 группировок (субпопуляций) (Данилов и др., 2020; Danilov, Markovskij, 1983), из которых наиболее изучена трансграничная кухмо-каменноозерская группировка (рис. 1). Часть ее животных приходит на летние пастбища в Карелию, а на зиму возвращается в Финляндию (Heikura et al., 1985; Heikura, 1997; Tuomivaara, Heikura, 2010). Первые результаты радиотелеметрии для этой группировки получены более 30 лет назад (Heikura et al., 1985), а число животных, снабженных только GPS-ошейниками за период 2009–2020, составило 271 экз. (Pöllänen et al., 2023). Первые шаги в изучении перемещений тодозерской и поньгомо-куземской группировок были сделаны в конце 1980-х гг. (Блюдник и др., 1989). Недавно результаты аналогичных исследований на востоке ареала (водлозерская группировка) лесного северного оленя в Карелии опубликованы Мамонтовым (2020).

Целью нашей работы стало изучение (с использованием GPS-ошейников) перемещений лесного северного оленя (*Rangifer tarandus fennicus* Lönbnb.) тодозерской группировки в Республике Карелия в 2015–2018 гг. для выявления особенностей освоения пространства, определения сроков и путей миграций, факторов, влияющих на передвижения животных, а также ключевых для животных территорий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение перемещений лесного северного оленя на основе данных спутниковой телеметрии выполнены в Республике Карелия в 2015–2018 гг. на территории, занимаемой тодозерской (Лоухский, Кемский районы) группировкой подвида (рис. 1).

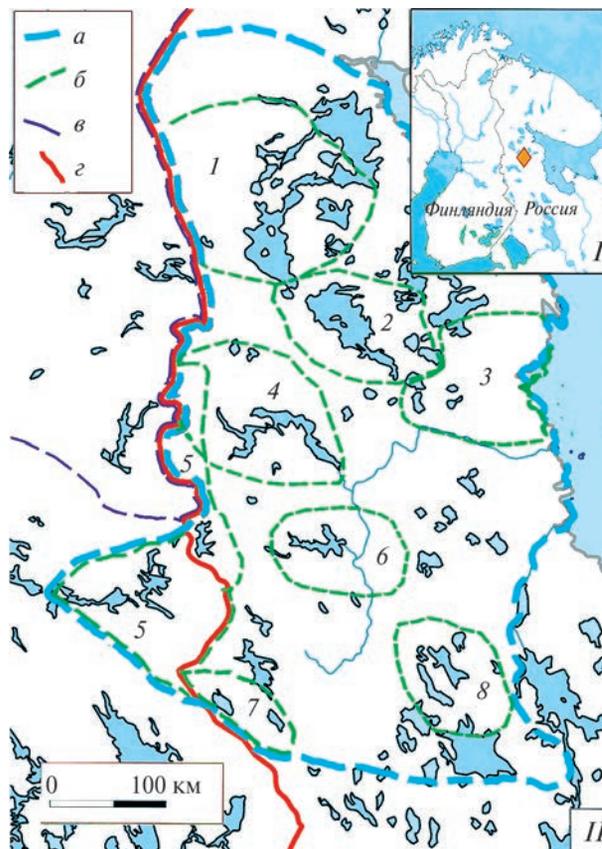


Рис. 1. Район исследований (I, ромб) и территориальная структура популяции лесного северного оленя в Карелии (II): а – область распространения, б – район обитания группировок (1 – тикшеозерская, 2 – тодозерская, 3 – поньгомо-куземская, 4 – калевальская, 5 – кухмо-каменноозерская, 6 – нюкозерская, 7 – лексозерская, 8 – ондозерская), в – зона домашнего оленеводства Финляндии, г – государственная граница (территория, занимаемая водлозерской группировкой, находится за пределами карты).

Животные оснащались GPS-ошейниками Vectronic Iridium Plus¹. В июне 2015 г. на оз. Топозере (Лоухский р-н РК) мечение животных проводилось методом “прогона” островов – загонщики выгоняли животных в воду. После схода животных в воду их отлавливали с помощью аркана и обездвигивали, а после оснащали ошейниками. Для иммобилизации животных использовали смесь золотила и ксилозина (Морозов и др., 2010). Таким способом были помечены две самки лесного северного оленя (№ 1 и № 2). В марте 2016 г. была обездвигивана с использованием (со снегохода) дистанционного инъектора и оснащена ошейником третья важетка (№ 3).

¹ Ошейники были приобретены в рамках совместного финляндско-российского проекта приграничного сотрудничества ENPI KA-518.

Продолжительность функционирования ошейников, т.е. продолжительность наблюдений, у разных особей была разной. Получено следующее число позиций: важенка № 1–2696 (2015–2016 гг.), № 2–6037 (2015–2018 гг.), № 3–2288 (2016–2017 гг.). Учитывая особенности биологии вида, при анализе данных были выделены следующие периоды: 1) летний, 2) гон, 3) осенняя миграция, 4) зимний, 5) весенняя миграция, 6) весенний. Летний период определяли с наступления фенологического явления “зеленая весна” и до начала гона. Начало периода гона определяли по перемещениям животных на участки гона, а конец – по началу осенней миграции. В случаях, если гон проходил в пределах летней территории или на территориях, смежных с летней территорией, то его сроки определяли условно с 25 сентября до 1 ноября. Зимний период начинался с окончания осенней миграции, или со 2 ноября, если животное в начале зимы оставалось в летних местообитаниях. В этом случае зимний участок обитания делили условно на два кластера – до миграции и после. Весенний период выделяли, если животное начинало весеннюю миграцию и приходило в летние местообитания или на территории, смежные с ними, значительно раньше начала “зеленой весны” и до схода снежного покрова. Тогда площадь этого участка обитания рассчитывали отдельно от площадей зимнего и летнего. День начала “зеленой весны” определяли по фенологическим наблюдениям в заповеднике “Костомукшский” (Летопись природы, 2015–2017). В 2015 г. “зеленая весна” началась 26 мая, 2016 г. – 14 мая, 2017 г. – 6 июня.

Территория, на которой происходили перемещения меченых животных, весьма мозаична и представлена несколькими преобладающими типами ландшафтов: озерные и озерно-ледниковые сильно- и среднезаболоченные равнинные ландшафты с преобладанием сосновых местообитаний;

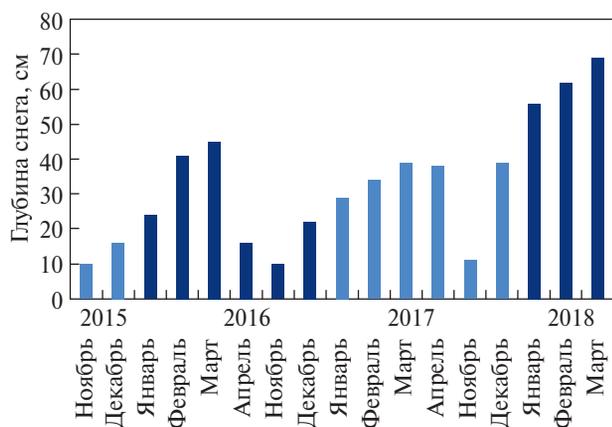


Рис. 2. Глубина снежного покрова в районе исследований (данные метеостанции Калевала (Архив погоды в Калевале, 2023).

ледниковые холмисто-грядовые среднезаболоченные ландшафты с преобладанием сосновых местообитаний; денудационно-тектонические ландшафты с комплексами ледниковых образований холмисто-грядовые сильно-заболоченные ландшафты с преобладанием сосновых местообитаний. В сильно заболоченных ландшафтах доля открытых болот и заболоченных лесов составляет более 50 %, а в среднезаболоченных – 21–50 % (Громцев, 2008). По данным спутниковой съемки (Modified Copernicus Sentinel data, 2023), а также по информации о малонарушенных лесных территориях (Леса высокой продуктивной ценности, 2023) и о потере и восстановлении лесного покрова с 1986 г. (Hansen, 2013; Potarov, 2014), изучаемый участок в значительной мере затронут сельскохозяйственной деятельностью: 17 % представлено вырубками и другими участками, где произошла потеря лесного покрова за последние 40 лет. Малонарушенные лесные массивы (площадь не менее 1000 га) составляют около 8 % от общей доли суши, а более 30 % полигона, где происходили перемещения животных, занята озерами.

Привлекательность исследуемой территории для оленей определяется и присутствием ягельников. По данным изучения его состояния, запасы этого корма на разных участках значительно различаются. Так, в районе оз. Поньгома пробная площадь, заложенная на материке, была покрыта двумя видами этих лишайников на 32.9 %, при плотности биомассы ягеля 1118.6 кг/га, тогда как эти показатели на участке скального сосняка составили 62.6 % и 2633 кг/га. Острова оз. Поньгома покрыты ягелем на 41.1 % при биомассе 1585.5 кг/га. Относительно небольшая биомасса ягельников была отмечена на островах оз. Топозеро – всего 784.2 кг/га при покрытии ягельниками 43 %, что объясняется присутствием оленей во все сезоны года и высокой пораженностью лишайников – 76.1 % (Анненков и др., 1989).

Территория характеризуется довольно суровыми климатическими условиями: изотерма января составляет -12°C , а изотерма июля – $+15^{\circ}\text{C}$. Переход средней суточной температуры воздуха через ноль градусов и разрушение устойчивого снежного покрова отмечаются обычно в конце апреля (Атлас ..., 2021). В течение периода наблюдений за перемещениями меченых важенок время образования снежного покрова, его глубина и сход довольно сильно различались год от года (рис. 2).

Анализ данных проводился с помощью Microsoft Excel, QGIS 2.8.1 (QGIS, 2023) и SAS.Planet (SASGIS, 2023). Для расчета площади участков обитания использовали Home Range Analysis and Estimation (HoRAE) toolbox для бесплатного программного обеспечения OpenJUMP (Steiniger, Hunter, 2013). Расчет производили методами минимального полигона (Minimum convex polygon, MCP) и кернел

(Worton, 1989; Powell, 2000; Steiniger, Hunter, 2013a) в значении вероятностного контура 95 % – участки обитания и в значении вероятностного контура 50 % – зона ядра с использованием ad-hoc сглаживания (h_{ad-hoc}) (Кие, 2013). При расчете площади летних участков обитания исключали водную поверхность крупных озер. С этой целью на растровом изображении карты с участком обитания, полученной с помощью программы QGIS, в фоторедакторе производили подсчет пикселей, относящихся к суше и воде, и далее производили расчет.

В сравнительном аспекте проанализированы данные об участках обитания животных кухмо-каменноозерской (Panchenko et al., 2021) и топозерской группировок лесного северного оленя. Обработка данных выполнена общепринятыми методами статистики в программах MS Excel и Statgraphics Plus 5.0. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Весенняя миграция

Сроки сезонных перемещений и их протяженность в разные годы были разными (табл. 1). Перемещения в направлении летних пастбищ происходили как задолго до схода снежного покрова, так и в дни начала “зеленой весны”. Все меченые особи топозерской группировки сразу приходили на летние и смежные с ними участки. Важенка № 2 в процессе весенних перемещений в 2016 и 2017 гг. проходила примерно одними и теми же маршрутами, но “совпадали” только некоторые участки ее пути (рис. 3).

Весенний период

Меченые важеньки проводили это время частично на участках, где они были зимой, частично в пути, на “остановках” во время сезонных перемещений или в пределах летних пастбищ (рис. 4).

В 2016 г. важеньки № 1 и № 2 пришли на летние участки раньше, чем наступила “зеленая весна”: № 1 – за две недели, а № 2 – за месяц. За это время № 1 не выходила за его пределы и площадь (МСП) освоенной территории составила 12.2 км². Важенка № 2 перемещалась шире и вышла за границы летнего участка в глубь побережья, а площадь, на которой происходили эти перемещения (МСП), составила 37.7 км². Важенка № 3 в 2016 г. пришла на летние местообитания после начала “зеленой весны”, однако движение начала именно в день этого фенологического явления. Достигнув побережья, близкого к островам, где провела лето, она остановилась на 7 дней, а 24 мая переправилась на первый из островов (о-в Тараскин), входящих в ее летний участок обитания. В 2017 г. № 2 вновь пришла

Таблица 1. Весенние перемещения лесного северного оленя топозерской группировки

Начало	Окончание	Расстояние между крайними точками, км	Весь путь, км
Важенка № 1			
01.05.2016	02.05.2016	18.66	20.60
Важенка № 2			
06.03.2016	13.04.2016	77.79	169.69
17.05.2017	26.05.2017	76.03	89.32
Важенка № 3			
14.05.2016	16.05.2016	16.63	26.91

на летние местообитания до наступления “зеленой весны”, но в этот раз за 10 дней освоила очень небольшой участок – всего 0.7 км².

Летний период

Для двух меченых важенок (№ 1 и № 2), наблюдения за которыми продолжались более одного летнего сезона, отмечено использование почти одних и тех же летних местообитаний. На момент мечения в июне 2015 г. важеньки № 1 и № 2 были с телятами. В летний период 2015 г. они вели себя аналогично: не удалялись от места мечения на большие расстояния, иногда перемещаясь на острова (рис. 4). Звери держались на относительно небольшой территории в зоне побережья: в среднем за два года наблюдений площадь (МСП) участков составила для первой и второй важенок 45.0 и 33.3 км², соответственно. Важенка № 3 все лето 2016 г. провела на двух самых крупных островах (на островах Жилой и Тараскин) оз. Топозера, а площадь участка (МСП) была равна 82.6 км². Анализ данных с помощью метода кернел показал разделение участков обитания и наличие нескольких кластеров, где животные проводили больше времени. Размеры летних участков обитания указаны в табл. 2.

Гон

Участки животных в период гона находились в пределах летних пастбищ или на смежных территориях. Размеры осваиваемой территории за этот период указаны в табл. 3.

Во время гона в 2015 г. важенька № 1 осталась в летних местообитаниях, совершая перемещения в глубь материковой части, тем самым несколько расширив участок обитания – и его площадь составила 85.3 км². Важенка № 2 в начале сентября 2015 г. удалилась от места мечения вдоль побережья

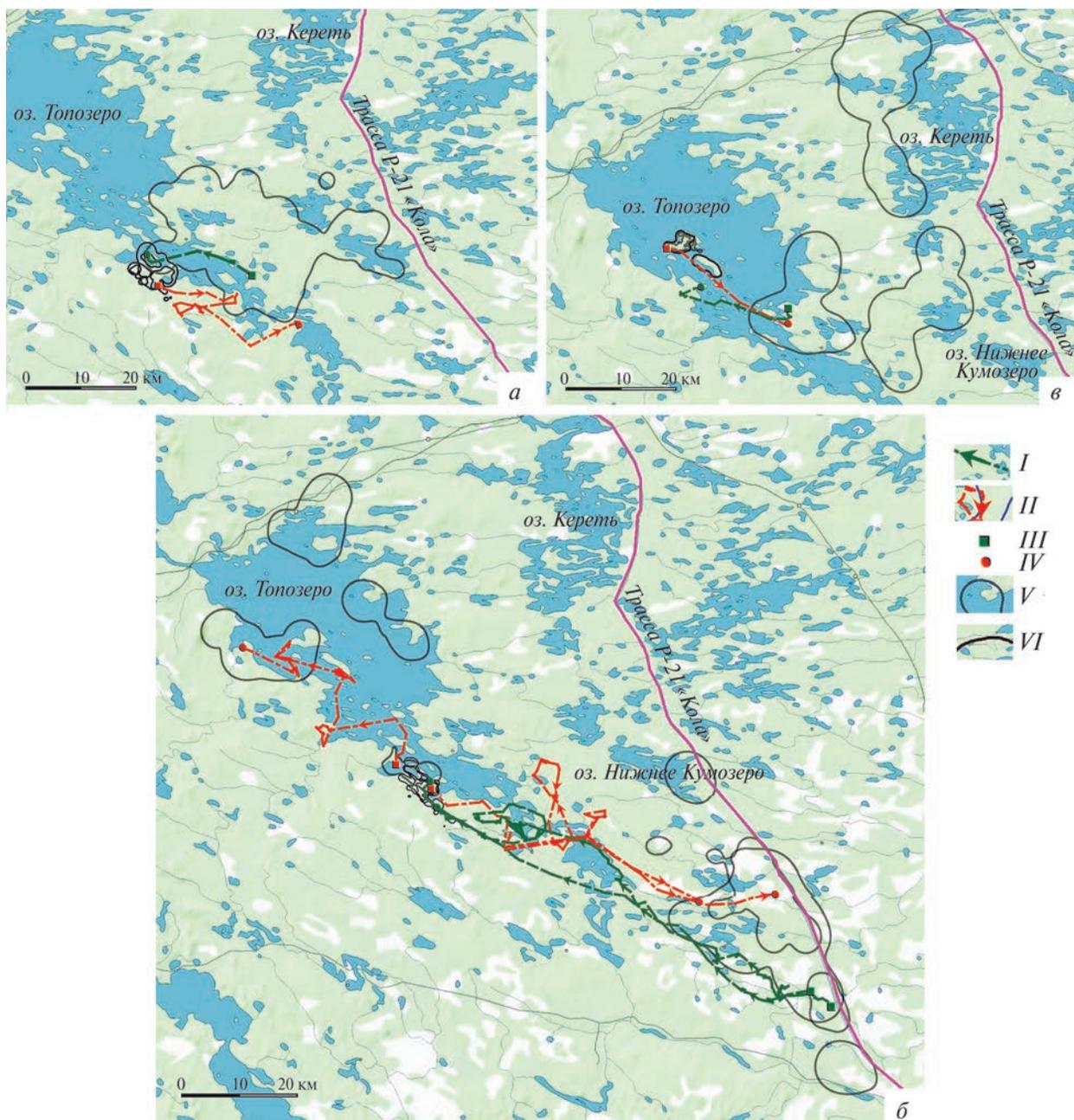


Рис. 3. Схема сезонных перемещений меченых важенок топозерской группировки лесного северного оленя (*a* – № 1, *б* – № 2, *в* – № 3): *I* – весенняя миграция, *II* – осенняя, *III* – начало, *IV* – окончание, *V* – границы зимних и *VI* – летних участков обитания (метод кернел, вероятностный контур 0.95).

на восток на 20 км по прямой. В период гона она находилась на этом участке и только по окончании (начало ноября) переместилась обратно в пределы летнего участка обитания. В 2016 г. эта важенка первую часть гона провела на летней и смежной с ней территории, а во второй половине октября вернулась на участок, где проходил гон в предыдущий год. В 2017 г. весь период гона она не уходила из летних местообитаний. В среднем за годы

наблюдений в этот период она осваивала 26.2 км². Самка № 3 провела время гона на острове в пределах летнего участка обитания и перемещалась на участке размером 10.1 км².

Осенняя миграция

Сроки перемещений на зимние пастбища различались в разные годы (табл. 4), и в процессе

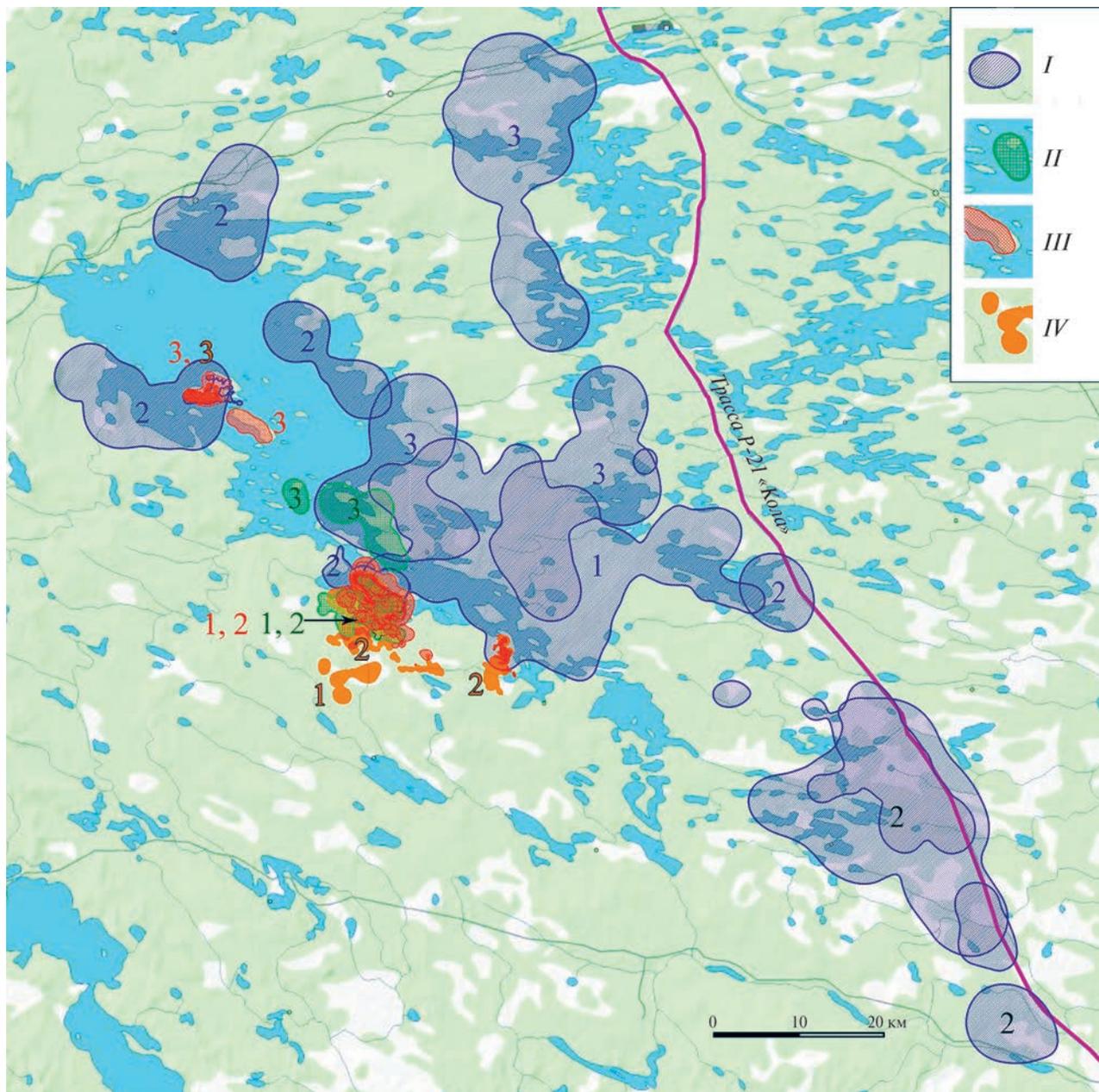


Рис. 4. Участки обитания важенок топозерской группировки лесного северного оленя (метод кернел, вероятностный контур 0.95): I – зима, II – весна, III – лето, IV – гон; 1–3 – номер важенки.

передвижений происходили довольно длительные остановки.

Важенка № 1 осенью 2015 г. передвигалась на восток и достигла оз. Поньгома, а затем стала осваивать территорию к востоку от оз. Топозера. Важенка № 2 в 2015 г. после гона вернулась в летние местообитания, держалась здесь до середины ноября и только потом начала движение с остановками на восток в направлении оз. Поньгома, где провела около 10 дней, но затем продолжила движение

в восточном направлении и дошла до автомобильной трассы Р-21 «Кола» (Санкт-Петербург–Мурманск), где провела всю зиму. В 2016 г. эта самка после гона вновь ушла в направлении зимних местообитаний предыдущего года, а в 2017 г. до середины декабря держалась в районе летних пастбищ и только потом ушла на запад на 20 км, перемещаясь по островам и побережью. Важенка № 3 после окончания гона осталась на о-ве Жилой до 15 декабря, а затем перешла на восточный берег озера.

Таблица 2. Площадь летних участков обитания лесного северного оленя топорской группировки, км²

№ важенки	Год	Метод определения участка обитания								
		Кернел, значение вероятностного контура						МСП		
		0.95			0.5			Земля	Вода	Всего
		Земля	Вода	Всего	Земля	Вода	Всего			
1	2015	18.6	3.6	22.2	3.4	0.0	3.4	30.6	7.9	38.5
	2016	23.3	19.2	42.5	6.7	2.9	9.6	29.7	21.8	51.5
2	2015	19.7	8.2	27.9	2.6	2.2	4.8	34.4	12.1	46.5
	2016	15.8	5.1	20.9	3.9	0.7	4.6	30.1	6.0	36.1
	2017	12.0	0.3	12.3	2.6	0.4	3.0	12.4	5.0	17.4
3	2016	36.1	45.6	81.7	9.7	5.0	14.7	38.7	43.9	82.6
М		20.9	13.7	34.6	4.8	1.9	6.7	29.3	16.1	45.4
Ме		19.2	6.7	25.1	3.7	1.5	4.7	30.4	10.0	42.5
min		12.0	0.3	12.2	2.6	—	3.1	12.4	5.0	17.3
max		36.1	45.6	81.7	9.7	5.0	14.7	38.7	43.9	82.6

Таблица 3. Площадь участков обитания важенок топорской группировки лесного северного оленя во время гона, км²

№ важенки	Год	Метод определения участка обитания								
		Кернел, значение вероятностного контура						МСП		
		0.95			0.5			Земля	Вода	Всего
		Земля	Вода	Всего	Земля	Вода	Всего			
1	2015	68.2	0.1	68.3	13.9	2.6	16.5	78.9	6.4	85.3
2	2015	12.2	0.0	12.2	3.0	0.0	3.0	15.1	2.0	17.1
	2016	20.9	0.1	25.5	5.3	0.0	6.5	37.8	0.0	43.5
		4.5	0.0	(21.0, 4.5)	1.2	0.0	(5.3, 1.2)	5.4	0.4	(37.8, 5.8)
2017	15.9	0.0	15.9	3.1	0.3	3.4	12.8	5.1	17.9	
3	2016	7.6	0.0	7.6	1.9	0.0	1.9	8.6	1.5	10.1
М		21.6	0.03	25.9	4.7	0.5	6.3	26.4	2.6	34.8
Ме		14.1	0.0	15.9	3.1	0.0	3.4	14.0	1.8	17.9
min		4.5	0.0	7.6	1.2	0.0	1.9	5.4	0.0	10.1
max		68.2	0.1	68.3	13.9	2.6	16.6	78.9	6.4	85.3

Примечания. В скобках указаны участки, состоящие из двух частей.

Зима

В этот сезон меченые важенки использовали местообитания, удаленные от летних пастбищ и участков гона, а также смежные или перекрывающиеся с ними территории. Расчеты площади зимних участков обитания указаны в табл. 5.

Важенка № 1 в течение зимы 2015–2016 гг. освоила юго-восточный участок побережья оз. Топозера и территории к востоку от него (оз. Нижнее и Верхнее Кумозеро и др.) (рис. 4). Важенка № 2 зимой 2015–2016 гг. держалась в местах, расположенных к востоку от летних местообитаний. Зимой 2016–2017 гг. она провела в тех же угодьях.

В следующую зиму эта важенька осталась на оз. Топозеро, где первую часть сезона провела в зоне летних пастбищ, а с середины декабря осваивала западную и северную часть оз. Топозера. Важенька № 3 начало зимы в 2016 г. провела на о-ве Жилой, а во второй половине декабря начала осваивать территории к востоку и северо-востоку от островов, где провела лето. В процессе перемещений она освоила большую территорию вплоть до оз. Кереть, удаленное на 50 км от островов, где она провела лето (рис. 4).

Многофакторный дисперсионный анализ размеров участков обитания животных топорской группировки и сравнение с таковыми, полученными для важенок кукмо-каменноозерской группировки (Panchenko et al., 2021), показал, что на общую дисперсию значимое влияние оказывали только сезон ($\eta = 45.4\%$ при $p = 0.000$) и индивидуальные особенности поведения особи ($\eta = 17.0\%$ при $p = 0.02$). Значимых различий в размерах площади участков обитания у особей этих двух группировок не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Миграции. Результаты нашего исследования освоения пространства оленями изучаемой группировки оказались схожи с данными исследований, выполненными ранее. Финскими исследователями была предложена гипотеза “знакомой территории – familiar area” (Pulliainen, 1986), согласно которой молодое поколение изучает места обитания, где ему предстоит жить в период следования за матерью, т.е. в течение всего года, а не осваивает территорию самостоятельно после распада

Таблица 4. Сроки и протяженность сезонных перемещений на зимние пастбища у лесного северного оленя топорской группировки

Начало	Окончание	Расстояние между крайними точками, км	Весь путь, км
Важенька № 1			
11.11.2015	19.11.2015	26.12	61.74
Важенька № 2			
15.11.2015	01.12.2015	62.99	123.76
12.11.2016	14.11.2016	34.41	56.15
15.12.2017	27.12.2017	33.11	91.41
Важенька № 3			
15.12.2016	15.12.2016	25.99	26.70

выводка, как это бывает у других животных (хищники, грызуны и др.). В той или иной степени сезонные перемещения отмечались у всех меченых важенок. Показано, что у оленей некоторых стад в Карелии миграции хотя и существуют, но их протяженность невелика и составляет 15–30 км, что ранее было отмечено именно для оленей топорской популяционной группировки (Блюдник и др., 1989; Данилов, 2009). Современные GPS-ошейники позволяют получать более детальную информацию о перемещениях животных и проследить особенности освоения пастбищ. В нашей работе из трех важенок, меченых на оз. Топозеро, только особь № 2 два года подряд осенью мигрировала на расстояние около 70 км на восток. В предыдущие

Таблица 5. Площадь зимних участков обитания лесного северного оленя топорской группировки, км²

№ важеньки	Год	Метод определения участка обитания		
		Кернел, значение вероятностного контура		MCP
		0.95	0.5	
1	2015	684.0	155.4	1015.9
2	2015	261.6	58.6	343.9
	2016	618.5	131.3	741.0
	2017	446.3 (36.6, 409.7)	74.6 (6.6, 68.0)	737.2 (60.3, 676.9)
3	2016	920.5 (9.7, 910.8)	180.6 (2.3, 178.3)	1914.2 (13.4, 1900.8)
M		586.2	120.1	950.4
Me		618.5	131.3	741.0
min		261.6	58.6	343.9
max		920.5	180.7	1914.2

Примечания. Перед скобками – общая площадь участка, состоящего из двух частей, в скобках – площадь части участка, освоенного до миграции, и площадь части участка, освоенного после миграции.

годы такие довольно дальние миграции были отмечены для животных поньгомо-куземской группировки, мигрирующих от оз. Поньгома в восточном направлении к побережью Белого моря (Блюдник и др., 1989). В третий год наблюдений № 2 в середине декабря сделала небольшой переход в западном направлении и осталась на оз. Топозеро. Две другие важеньки совершали короткие перемещения, однако в течение зимы осваивали участки, удаленные от летних пастбищ на расстояние до 40–50 км.

Работы финских исследователей показали, что средняя дистанция кочевки оленей кухмо-каменноозерского стада составляла 62 км, а пути весенних и осенних миграции оставались прежними год от года. Однако часть животных оставалась в пределах летних и зимних местообитаний, где они передвигались на очень короткие дистанции (Данилов и др., 1986; Pullianen et al., 1983; Sulkava et al., 1983; Heikura et al., 1985; Heikura, 1997). В исследовании на территории резервата “Метсола”² было отмечено, что важеньки этой группировки совершали продолжительные миграции ежегодно, однако направление миграций и расположение зимних пастбищ у некоторых животных менялось за период наблюдений (Panchenko et al., 2021).

Ранее было отмечено, что весенняя миграция у животных кухмо-каменноозерской группировки начинается в Финляндии, как правило, в середине или второй половине апреля, а осенняя миграция – вскоре после гона – в октябре–ноябре (Heikura, 1997). По нашим наблюдениям сроки миграций, как весенних, так и осенних, сильно различались в разные годы. Весенние начинались с марта по май, а глубина снежного покрова на момент старта варьировала от 0 до 50 см в разные годы. В целом можно отметить, что этот показатель и дата начала миграции, хотя и зависимые один от другого показатели, определить их статистическую зависимость сложно. Работы в Канаде показали отсутствие связи этого фактора с началом весенних перемещений для тундровых карибу (Corgre et al., 2017). Вместе с тем, известно, что глубокий мягкий снег увеличивает энергетические затраты на передвижение копытных (Fancy, White, 1987; Richard et al., 2014). Известно также, что карибу избегают движения по мягкому снегу и замедляют миграции в таких условиях (Duquette, 1988). Более ранние даты начала миграции в мягкие зимы снижают негативное влияние тяжелых снежных условий во время движения, а также дает возможность перемещаться по замерзшим озерам и рекам (Fancy, White, 1987; Leblond et al., 2016).

² Биосферный резерват “Метсола” под эгидой ЮНЭСКО создан в 2017 г. Его общая площадь 404 613 гектаров. В резерват вошли территории заповедника “Костомукшский”, нащарка “Калевальский” и земли Костомукшского городского округа.

Интересно, что сроки весенних и осенних миграций лесного карибу на Ньюфаундленде больше связаны с изменениями поголовья. В фазу устойчивого роста, в 1957–2000 гг. весенняя и осенняя миграция постепенно смещались на более поздние даты (Mahoney, Schaefer, 2002). Отмечена также связь численности и распределения оленей – после достижения популяцией пика численности протяженность перемещений сократилась, а верность летним участкам обитания усилилась (Schaefer, Mahoney, 2013). В Финляндии животные кухмо-каменноозерской группировки до середины – конца 1980-х годов в процессе весенних миграций довольно редко переходили советско-финляндскую границу, которая в то время соответствовала восточной границе этого стада. В последующем по мере роста численности олени начали осваивать новые летние местообитания на востоке. В то же время животные смещались и на запад, расширяя зимние территории (Tuomivaara, Heikura, 2010). Очевидно, сходство изменений освоения пространства животными разных популяций позволяет использовать мониторинг распространения и перемещений северных оленей как показателей, отражающих динамику численности (Schaefer, Mahoney, 2013).

Согласно нашим данным, сезонные перемещения трех самок имеют индивидуальные особенности и отличались в разные годы. Так, важенька № 2 весной 2016 г. сделала остановку в районе участка гона и продержалась там около двух недель, а в 2017 г. передвигалась на летние пастбища практически без остановок, так же как и две другие важеньки, которые совершали непродолжительные перемещения. Ранее для кухмо-каменноозерской группировки было показано, что миграции весной происходили поэтапно и в пути животные замедляли движение (фиксировалось как остановка) (Heikura et al., 1985). Траектории движения животных также были разнообразны: пути важеньки № 2 весной и осенью пролегли почти по одним и тем же местам, хотя полного совпадения не было. Общие маршруты перемещений животных кухмо-каменноозерской группировки также различались при общем сохранении направления движения: животные делали большие петли, возвращались к местам начала движения (Panchenko et al., 2021).

Участки обитания. Изучение перемещений оленей показало значительные индивидуальные различия в использовании ими местообитаний. Так, важенька № 2 меняла зимние пастбища, а на лето также как и важенька № 1, приходила в одни и те же места. Такое же поведение отмечалось и для животных кухмо-каменноозерской группировки в прошлом (Heikura et al., 1985; Heikura, 1997; Panchenko et al., 2021), что свидетельствует о ключевом значении в жизненном цикле животных именно летних стадий.

Конец зимы и весну меченые важеньки проводили частично на зимних пастбищах, и этот период практически не отличался от зимнего по характеру передвижений, что, вероятно, обусловлено использованием в пищу тех же зимних кормов. Тем не менее есть и некоторые особенности освоения территории — в это время олени часто выходят на озера, где отдыхают, а весной находят доступный корм на южных берегах, где проталины образуются в первую очередь.

Места отела важенок кухмо-каменноозерской популяции известны и находятся преимущественно на территории Финляндии (Heikura, 1997), а летние участки обитания состоят зачастую из двух крупных кластеров (Heikura et al., 1985).

Животные топозерской группировки, вероятно, телились на участках, смежных с летними, или пределах этих пастбищ. Летом меченые важеньки держались на относительно небольшой территории (табл. 2). Важенька № 3 провела на крупных островах (острова Жилой и Тараскин) все лето, осень и начало зимы, а № 1 и № 2 в 2015 г. посещали острова, входящие в участок их обитания, но регулярно возвращались на материк. В последующие два года последняя провела все лето на материке. Использование островов крупных озер в качестве местообитаний — одна из особенностей экологии лесного северного оленя в Карелии (Блюдник и др., 1989; Данилов, 2009). Животные часто остаются на островах на отел, находя там защиту от крупных хищников и кровососущих насекомых. Перемещаясь с острова на остров, звери могут удаляться от материка на довольно большие расстояния.

Гон северных оленей в наших широтах проходит с сентября до начала ноября (Семенов-Тянь-Шанский, 1977; Heikura et al., 1985), но сроки включения важенок в гон, вероятно, могут сильно варьировать, что было отмечено для важеньки № 2. По мере приближения гона число животных в группах увеличивается, удлиняются и суточные переходы оленей. Однако такие перемещения не могут рассматриваться как начало осенних кочевков. Они не имеют определенного направления и совершаются почти исключительно в пределах летних стадий (Данилов и др., 2020; Heikura, 1985). Так, важенька № 3 в 2016 г. весь период гона провела на о-ве Жилой, входящий в летний участок обитания. Примечательна смена зимних местообитаний важенькой № 2, которая осенью 2017 весь гон провела на летних и смежных с ними местообитаниях, но после не ушла на восток, как в предыдущие два года, а осталась на оз. Топозеро. Сходное поведение отмечалось ранее и для кухмо-каменноозерской группировки, когда несколько важенок сменили зимние пастбища Финляндии на расположенные в противоположном направлении в Карелии (Panchenko et al., 2021). Вероятно, во время гона

важеньки могли включаться в гаремы оленей разных территорий, а после этого периода в составе этих гаремов уходили на зиму в разных направлениях.

Размещение диких оленей на зимних пастбищах в значительной мере зависит от особенностей распределения снежного покрова (Насимович, 1955; Семенов-Тянь-Шанский, 1977). Установлено, что на территории Финляндии олени зимой выбирают ягельные участки, где высота снега меньше средних значений, и перестают копать там, где этот показатель превышает 70 см. Оптимальными для животных следует считать условия, когда глубина снега не превышает 55 см (Хейкура и др., 1989). По нашим наблюдениям, животные начало зимы проводили на летних пастбищах или смежных с ними территориях, а затем уходили в места, где проводили время до весны. Однако и здесь участок обитания зачастую состоял из нескольких фрагментов, на которых животные держались некоторое время, а после переходили в другую часть, что, вероятно, связано с особенностями залегания снегового покрова. Зимние участки обитания лесных северных оленей кухмо-каменноозерской группировки также были неоднородны и в большинстве случаев состояли из двух частей (Heikura et al., 1985; Panchenko et al., 2021).

В Карелии зимой большое значение для диких оленей имеют озера, где животным легче передвигаться по льду, покрытому плотным слоем снега, а также заметить приближение хищников.

Важно отметить, что при анализе перемещений были выявлены “скачки” животных с одного участка на другой, которые могут быть объяснены беспокоемством со стороны хищников или человека. Часто после таких перемещений животные оставались в местах, куда “убегали”, и какое-то время осваивали эти участки. Смещение групп оленей в результате воздействия хищников неоднократно регистрировалось в ходе полевых наблюдений. Так, во время слежения за перемещениями гаремных групп оленей в национальном парке “Калевальский”, в октябре 2019 г. рядом со следами группы северных оленей, в состав которой входила меченая важенька, были отмечены следы волков. Последующее слежение показало, что в течение нескольких часов меченая важенька преодолела расстояние более 10 км, возможно, в результате преследования ее хищниками. Наблюдения за важенькой № 2 закончились 25 марта 2018 г. именно по причине гибели ее от волка. Этот хищник преследовал важеньку более 20 км, что было установлено в процессе полевых наблюдений, а расстояние между двумя последними точками (интервал 4 часа), полученными с GPS-ошейника, составило 18.9 км.

Многочисленные в Республике Карелия туристы, рыбаки и охотники также могут быть беспокоемшим фактором и влиять на распределение

зверей и освоение ими пространства во все сезоны года. Снегоходы используются повсеместно, и при встрече с оленями люди зачастую пытаются догнать группы животных, тем самым распугивая их.

Несмотря на негативный эффект использования снегоходной техники как беспокоящего фактора в Карелии, необходимо сослаться на альтернативные примеры. Так, согласно результатам исследований лесных карibu на Ньюфаундленде, на территории национального парка Грос-Морн, животные отдавали предпочтение участкам со снегоходными трассами, что связывается авторами со снижением энергетических затрат на передвижение. В процессе полевых исследований нами также неоднократно регистрировались перемещения оленей по снегоходным трассам. В Финляндии мечение животных в прошлом проводили в кораллах, подходы к которым накатывались с помощью снегоходов. Отсутствие реакции на технику может свидетельствовать о привыкании животных к снегоходному транспорту, не представляющему для них угрозы, в условиях отсутствия альтернативных местообитаний (Mahoney et al., 2016).

Известно, что строительство линейных объектов ограничивает передвижения копытных (Curatolo, Murphy, 1986; Wilson et al., 2016; Nandintsetseg et al., 2019). Так, в Мурманской обл. популяция дикого северного оленя в начале XX века была разделена на две части в результате строительства железной дороги (Семенов-Тянь-Шанский, 1977). То же произошло в Сибири, где разрыв ареала диких северных оленей образовался по железной дороге Красноярск–Иркутск (Друри, 1949). Изучение влияния автодорог на сезонные перемещения дикого северного оленя в Норвегии показало, что развитие дорожной сети и связанной с ней инфраструктуры прервало и ограничило несколько традиционных путей миграций этих животных (Panzacchi et al., 2013). Следует заметить, что важенка № 2 в процессе освоения зимних пастбищ в 2016 и 2017 гг. хотя и доходила до автодороги Р-21 “Кола” (Санкт-Петербург – Мурманск), но ни разу не пересекла ее. Известно, что олени поньгемо-куземского стада во время миграций переходили эту дорогу (Блюдник и др., 1989). Согласно опросным сведениям и материалам полевых исследований, полученным в настоящий период, олени время от времени все-таки пересекают эту дорогу, в т.ч. и в районе зимовок важенки № 2, однако высокая интенсивность движения и сопряженный с трассой фактор браконьерства создают серьезную преграду для перемещений животных. Интенсивное движение несет и прямую опасность гибели: в 2019–2023 гг. в Кемском р-не на разных участках этой автодороги в ДТП погибло 8 особей лесного северного оленя. При обосновании строительства линейных объектов следует учитывать, что перемещения зверей кумо-каменноозерской группировки на летние

участки и последующие в их пределах на территории России происходят, главным образом, в приграничной зоне, расположенной между оленеводческим забором в Финляндии и полосой инженерно-технических сооружений (забор с колючей проволокой) на стороне России. Очевидно, что эти преграды в значительной мере ограничивают передвижения зверей и освоение ими местообитаний.

В Республике Карелия и Финляндии лесной северный олень использует мозаику местообитаний, представленных таежными лесами, болотами и озерами (Данилов и др., 2020; Paasivaara et al., 2018). Лесохозяйственная деятельность – одна из главных в экономике Карелии, и в результате воздействия этого фактора происходит фрагментация лесных массивов, изменение пастбищ, мест оела и гона вплоть до их исчезновения. Кроме того, с возобновлением растительности на вырубках увеличивается направленность хищничества волков на оленей, которым становится труднее избегать стадий, предпочитаемых лосями, а следовательно и встреч с хищниками (Kojola et al., 2009). Лесной северный олень в течение жизненного цикла осваивает довольно большие пространства (Данилов и др., 2020; Мамонтов, 2020; Pulliainen et al., 1983; Neikura et al., 1985), а результаты наших исследований показали, что олени разных территорий могут менять свои сезонные пастбища. Поэтому одним из оптимальных решений проблемы сохранения популяции на фоне активной лесохозяйственной деятельности является создание сети ООПТ, включающей ключевые местообитания животных и экологические коридоры, связывающие эти местообитания. Важным и перспективным для сохранения оленей участкам за границами ООПТ можно придать статус особо защитных участков леса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение перемещений и особенностей освоения пространства лесным северным оленем топозерской группировки показало, что животные сохраняют пути миграций и приходят на традиционные зимние и летние пастбища. При этом отмечен ряд моментов, расширяющих представления об этой группировке. Впервые определены размеры и форма участков обитания, выявлены общие черты и индивидуальные особенности освоения пространства. Сроки начала сезонных перемещений по годам варьируют, и в ходе миграций животные могут перемещаться на довольно большие расстояния на восток. Отмечено, что автодорога Р-21 “Кола” ограничивает перемещения лесного северного оленя. Особи, совершающие небольшие по протяженности сезонные перемещения, в процессе освоения пространства зимой могут удаляться от летних пастбищ. Наблюдение за передвижениями в течение нескольких лет позволило проследить изменение

предпочтений в выборе местообитаний: летние пастбища оставались теми же, но зимние участки обитания могли меняться и находиться на большом удалении от таковых в предыдущий год. Вероятно, присоединение животных к разным гаремным группам во время гона может определять дальнейшее распределение оленей зимой, как это произошло с важенкой № 2, которая на третий сезон наблюдений поменяла место гона и зимние пастбища.

Сравнение размеров участков обитания меченых важенок с таковыми, полученными для оленей кухмо-каменноозерской группировки, не выявило значимых различий этого показателя, влияние на их величину оказывали только сезон и индивидуальные особенности особи.

Пространственная общность группировок северных оленей подразумевает важность организации именно сети ООПТ. В последние годы в Карелии были подготовлены обоснования создания пяти заказников, и сейчас требуется содействие органов государственной власти для скорейшего введения их в правовой статус. Это позволит организовать охрану ключевых местообитаний вида, включенного в Красную Книгу Российской Федерации (2021).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность и глубокую признательность финским коллегам Паасивааре А. и Миттунен Й. за плодотворное сотрудничество и неоценимую помощь при проведении работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось в рамках совместного финляндско-российского проекта приграничного сотрудничества ENPI KA-518 и из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания FMEN-2022-0003.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анненков В.Г., Блюдник Л.В., Данилов П.И., Марковский В.А., Хейкура К., 1989. Сравнительная

характеристика зимних пастбищ лесного северного оленя Восточной Фенноскандии // Лесной северный олень Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 47–54.

Архив погоды в Калевале. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://rp5.ru/archive.php?wmo_id=22408&lang=ru (дата обновления: 15.04.2023)

Атлас Республики Карелия, 2021. Петрозаводск: Версо. 48 с.

Баскин Л.М., 2009. Северный олень. Управление поведением и популяциями. Оленеводство. Охота. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.

Блюдник Л.В., Данилов П.И., Марковский В.А., Хейкура К., Анненков В.Г., 1989. О суточных и сезонных перемещениях лесного северного оленя в Карельской АССР (1986–1988 гг.) // Лесной северный олень Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 47–54.

Васильченко А.А., Найдено С.В., Чистополова С.В., Рожнов В.В., 2023. Пространственная экология лесного северного оленя (*Rangifer tarandus valentinae* Flerov, 1932) Кузнецкого Алатау // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. Т. 508. № 1. С. 73–78.

Геллер М.Х., Боржонов Б.Б., 1975. Миграции и сезонное размещение диких северных оленей таймырской популяции // Дикий северный олень в СССР. М.: Советская Россия. С. 61–67.

Громцев А.Н., 2008. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 238 с.

Данилов П.И., 2009. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 308 с.

Данилов П.И., Пуллияйнен Э., Хейкура К., Эркинар Э., Сулкава С., Марковский В.А., Блюдник Л.В., 1986. Сезонные перемещения дикого лесного северного оленя в районе Кухмо (Финляндия) – Каменное озеро (СССР) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 139–151.

Данилов П.И., Панченко Д.В., Тирронен К.Ф., 2020. Северный олень Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 187 с.

Друри И.В., 1949. Дикий северный олень Советской Арктики и Субарктики. Л.: Изд-во Главсевморпути. 80 с.

Красная книга Республики Карелия, 2020. Петрозаводск: Карелия. 368 с.

Красная книга Российской Федерации, 2021. Т. “Животные”. 2-е издание. М.: ФГБУ “ВНИИ Экология”. 1128 с.

Колпашиков Л.А., Михайлов В.В., Мухачев А.Д., 2011. Экосистема “северные олени – пастбища – человек”. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та. 336 с.

- Леса высокой продуктивной ценности, 2023. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://hcvf.ru/gu> (дата обновления: 11.03.2023)
- Летопись природы 2015. Государственный природный заповедник “Костомукшский”, 2016. Книга 30. Костомукша. 172 с.
- Летопись природы 2016. Государственный природный заповедник “Костомукшский”, 2017. Книга 31. Костомукша. 106 с.
- Летопись природы 2017. Государственный природный заповедник “Костомукшский”, 2018. Книга 32. Костомукша. 210 с.
- Мамонтов В.Н., 2020. Индивидуальные суточные участки обитания и суточные перемещения лесного северного оленя (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.) на востоке Республики Карелии // Вестник охотоведения. Т. 17. № 1. С. 4–10.
- Морозов М.А., Новиков Б.В., Царев С.А., 2010. Применение золетила (zoletil) при обездвиживании лесного северного оленя (*Rangifer tarandus fennicus*) в Карелии // Вестник охотоведения. Т. 7. № 2. С. 388–390.
- Насимович А.А., 1955. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд-во Акад. наук СССР. 404 с.
- Сафронов В.М., Решетников И.С., Ахременко А.К., 1999. Северный олень Якутии. Новосибирск: Наука. 224 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И., 1977. Северный олень. М.: Наука. 94 с.
- Хейкура К., Линдгрен Э., Пуллиайнен Э. и др., 1989. Влияние снега на перемещение и добычу кормов лесными северными оленями в Кухмо // Лесной северный олень Фенноскандии. Материалы 1 советско-финляндского симпозиума. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 55–63.
- Corre M.L., Dussault C., Côté S.D., 2017. Weather conditions and variation in timing of spring and fall migrations of migratory caribou // Journal of Mammalogy. V. 98. I. 1. P. 260–271.
- Curatolo J.A., Murphy S.M., 1986. The effects of pipelines, roads, and traffic on the movements of caribou, *Rangifer tarandus* // The Canadian Field-Naturalist. V. 100. I. 2. P. 218–224.
- Danilov P.I., Markovskij V.A., 1983. Forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.) in Karelia // Acta Zool. Fennica. V. 175. P. 33–34.
- Duquette L.S., 1988. Snow characteristics along caribou trails and within feeding areas during spring migration // Arctic. V. 41. № 2. P. 143–144.
- Fancy S.G., White R.G., 1987. Energy expenditures for locomotion by barren-ground caribou // Canadian Journal of Zoology. V. 65. P. 122–128.
- Fancy S.G., Pank L.F., Whitten K.R., Regelin W.L., 1989. Seasonal movements of caribou in arctic Alaska as determined by satellite // Canadian Journal of Zoology. V. 67. P. 644–650.
- Gunn A., 2016. Rangifer tarandus. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T29742A22167140 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T29742A22167140.en>. Дата обновления: 11.04.2023
- Hansen M.C., 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change / M.C. Hansen [et al.] // Science. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://glad.earthengine.app/view/global-forest-change>. (дата обновления: 11.03.2023)
- Heikura K., Pulliainen E., Danilov P., Erkinaro E., 1985. Wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.) its historical and recent occurrence and distribution in Finland and Karelian ASSR (USSR) with special reference to the development and movement of the Kuhmo (Finland) – Kamennojezero subpopulation // Aquillo Ser. Zool. V. 23. P. 22–45.
- Heikura K., 1997. Some aspects on the recent changes in the Kuhmo – Lake Kiitechensjarvi subpopulation of the wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.) // Ecosystems fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship. Helsinki: Finnish Environment Institute. P. 203–211.
- Kauffman M.J., Cagnacci F., Chamaillé-Jammes S. et al., 2021. Mapping out a future for ungulate migrations // Science. V. 372. I. 6542. P. 566–569.
- Kie J.G., 2013. A rule-based ad hoc method for selecting a bandwidth in kernel home-range analyses // Animal Biotelemetry. V. 1. № 13. P. 1–11.
- Kojola I., Tuomivaara J., Heikkinen S. et al., 2009. European wild forest reindeer and wolves: endangered prey and predators // Annales Zoologici Fennici. V. 46. P. 416–422.
- Kumpula J., Colpaert A., Anttonen M., 2007. Does forest harvesting and linear infrastructure change the usability value of pastureland for semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*)? // Annales Zoologici Fennici. V. 44. P. 161–178.
- Leblond M., St-Laurent M.H., Côté S.D., 2016. Caribou, water, and ice – fine-scale movements of a migratory arctic ungulate in the context of climate change // Movement Ecology. V.4. № 14. P. 1–12.
- LUKE, 2023. Kainuun metsäpeurakanta edelleen lievässä kasvussa [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.luke.fi/fi/seurannat/kainuun-metsapeurakanta-edelleen-lievassa-kasvussa>. Дата обновления: 20.03.2023.
- Mahoney S.P., Schaefer J.A., 2002. Long-term changes in demography and migration of Newfoundland caribou // Journal of Mammalogy. V. 83. P. 957–963.
- Mahoney S.M., Lewis K., Mawhinney K., McCarthy C., Taylor S. et al., 2016. Effects of snowmachine disturbance on the energetics and habitat selection of Caribou (*Rangifer tarandus terranova*) in Gros Morne

- National Park, Newfoundland // Canadian Wildlife Biology and Management. V. 5. № 2. P. 46–59.
- Modified Copernicus Sentinel data [2017–2023] processed by Sentinel Hub, 2023. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://scihub.copernicus.eu>. (дата обновления: 11.03.2023)
- Nandintsetseg D., Bracis C., Olson K. et al., 2019. Challenges in the conservation of wide-ranging nomadic species // Journal of Applied Ecology. V. 56. I. 8. P. 1916–1926.
- Paasivaara A., Kaartinen S., Puoskari V., Rytönen S., Pusenius J., 2018. Summer habitats of wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.) in Finland – A preliminary predictive model // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы Тез. 7 межд. симп. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 207–208.
- Panchenko D., Paasivaara A., Hyvärinen M., Krasovskij Y., 2021. The wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus*) in the Metsola biosphere reserve (North-West Russia) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 6 (Suppl. 1). P. 116–126.
- Panzacchi M., Moorter B.V., Strand O., 2013. A road in the middle of one of the last wild reindeer migration routes in Norway: crossing behaviour and threats to conservation // Rangifer. V. 33. P. 15–26.
- Pöllänen A., Pakanen V.-M., Paasivaara A., 2023. Survival and cause-specific mortality in adult females of a northern migratory ungulate // European Journal of Wildlife Research/ V. 69. # 60. P. 1–12.
- Potapov P.V., 2014. Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive / P.V. Potapov [et al.] // Remote Sensing of Environment. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://glad.geog.umd.edu/dataset/eastern-europe-forest-cover-dynamics-1985-2012> (дата обновления: 11.03.2023).
- Powell R.A., 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. In: L. Boitani, T. Fuller (Eds): Research techniques in animal ecology: controversies and consequences. New York: Columbia University Press. P. 65–110.
- Pulliainen E., Sulkava S., Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E., 1983. Seasonal movements of the wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus*) in eastern Finland // Acta Zoologica Fennica. V. 175. P. 15–16.
- Pulliainen E., Danilov P.I., Heikura K., Erkinaro E., Sulkava S., Lindgren E., 1986. The familiar area hypothesis and movement patterns of wild forest reindeer in Karelia, Northern Europe // Rangifer. V. 6. Special Issue # 1. P. 235–240.
- Richard H.J., Wilmschurst John, Côté S., 2014. The effect of snow on space use of an alpine ungulate: Recently fallen snow tells more than cumulative snow depth // Canadian Journal of Zoology. V. 92. P. 1067–1074.
- QGIS, 2023. QGIS A Free and Open Source Geographic Information System. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://qgis.org/ru/site/> Дата обновления: 20.03.2023
- SASGIS, 2023. SAS.Planet. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.sasgis.org/sasplaneta/> Дата обновления: 20.03.2023
- Shhaefer J.A., Mahoney S.P., 2013. Spatial dynamics of the rise and fall of caribou (*Rangifer tarandus*) in Newfoundland // Canadian Journal of Zoology. V. 91. P. 767–774.
- Steiniger S., Hunter A., 2013. A User Manual to perform Home Range Analysis and Estimation with OpenJUMP HoRAE. 41 p.
- Steiniger S., Hunter A., 2013a. A scaled line-based kernel density estimator for the retrieval of utilization distributions and home ranges from GPS movement tracks // Ecological Informatics. V. 13. P. 1–8.
- Sulkava S., Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E., Pulliainen E., 1983. Food of the wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus*, in Finland in winter and summer 1981 // Acta Zoologica Fennica. V. 175. P. 17–19.
- The 2019 Red List of Finnish Species. Mammals, 2019. In: Hyvärinen E., Juslén A., Kemppainen E., Uddström A. & Liukko U.-M. (Eds) Helsinki: Ministry of Environment and Finnish Environment Institute. P. 571–575.
- Tuomivaara J., Heikura K., 2010. Development of the number of individuals in the Kuhmo-Kamennojezero subpopulation of the wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.) from 1950's to 2010 with special reference to the two latest decades // Вестник охотоведения. Т. 7. № 2. С. 229–233.
- Tucker M.A., Böhning-Gaese K., Fagan W.F. et al., 2018. Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements // Science. V. 359. P. 466–469.
- Wilson R.R., Parrett L.S., Joly K., Dau J.R., 2016. Effects of roads on individual caribou movements during migration // Biological Conservation. V. 195. P. 2–8.
- Worton B.J., 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies // Ecology. V. 70. № 1. P. 164–168.

**SPACE USE AND SEASONAL MIGRATIONS OF THE WILD
FOREST REINDEER (*RANGIFER TARANDUS FENNICUS*
(LÖNNB. 1909)) IN THE REPUBLIC OF KARELIA**

D. V. Panchenko¹, *, K. F. Tirronen¹, P. I. Danilov¹

¹Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia

**e-mail: danja@inbox.ru*

The results of studying the space use and seasonal migrations of the Topozero territorial group of wild forest reindeer females in the Republic of Karelia are presented. Telemetry (GPS-collars) was used to assess the migration of the wild forest reindeer. Individual variations were noted in seasonal migrations: two individuals were relatively sedentary, whereas the third moved long distances during the year, with the distance between the extreme locations amounting to more than 70 km. The timing of the start of seasonal migrations varied between years. The use of the same summer habitats in different years was revealed, but the territories of the rut and winter pastures were different for the same animals. Movements of animals over fairly long distances have been noted, which is probably associated with the disturbance factor on the part of predators and/or humans.

Keywords: anthropogenic impact, migration, telemetry

УДК 591.525:599.323.5

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА (*CRICETUS CRICETUS*, CRICETIDAE, RODENTIA) В ПАРКЕ ГОРОДА СИМФЕРОПОЛЯ ПРИ РАЗНОМ УРОВНЕ КОМФОРТНОСТИ СРЕДЫ

© 2024 г. Е. А. Зайцева^{а, *}, А. Ю. Целлариус^{б, **}, А. В. Купцов^{б, ***}, Ф. А. Целлариус^{с, ****},
А. В. Суров^{б, *****}

^аЦентр гигиены и эпидемиологии в Республике Крым, ул. Набережная, 67, Симферополь, 295034 Россия

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

^сМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, кафедра зоологии позвоночных,
Ленинские горы, 1, с. 12, Москва, 119234 Россия

* e-mail: zaycevaolena@gmail.com

**e-mail: ale5386@yandex.ru

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

****e-mail: th.cellarius@yandex.ru

*****e-mail: surov@sevin.ru

Поступила в редакцию 05.09.2023 г.

После доработки 06.02.2024 г.

Принята к публикации 07.02.2024 г.

В парке имени Ю. А. Гагарина (г. Симферополь) на двух смежных участках, различающихся по густоте приземного яруса растительности (фактор защищенности) и частоте посещаемости людьми (фактор беспокойства), исследовали влияние этих факторов на пространственную и демографическую структуру обыкновенного хомяка. Комфортность среды (КС) определяли как сумму балльных оценок упомянутых параметров с учетом знака плюс для «фактора защищенности» и знака минус — для «фактора беспокойства». Выявлена сильная положительная связь КС со следующими характеристиками: а) числом нор хомяков на единицу площади; б) неслучайной агрегированностью нор; в) долей ювенильных особей в составе населения. Сравнение демографических характеристик в зонах с разной КС позволяет предположить избыточность воспроизводства в комфортной зоне и вытеснение молодняка в зоны с низкими показателями КС. Таким образом, малопосещаемые людьми участки с развитой травяной и кустарниковой растительностью, в целом нетипичные для городского ландшафта, могут служить источниками, поддерживающими существование поселений на городских территориях с менее благоприятной средой. В таком случае сохранение этих участков является важным условием выживания городских популяций вида.

Ключевые слова: городская среда, защитные условия, пресс хищников, фактор беспокойства, плотность населения, демография, агрегированность нор, синурбизм

DOI: 10.31857/S0044513424020079, **EDN:** VXEWXQ

Современный ареал обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L.) простирается от запада Европы до Западной Сибири и северо-запада Китая, в широтном направлении охватывая пространство от юга лесной зоны до сухих степей. До середины XX века практически на всем ареале хомяк был обычным видом и считался одним из главных сельскохозяйственных вредителей и в то же время важным ресурсом дешевой пушнины. Однако около пятидесяти лет назад начались быстрое

сокращение численности обыкновенного хомяка и фрагментация ареала, особенно интенсивные в его европейской части (Surov et al., 2016).

К настоящему времени обыкновенный хомяк в Европе получил официальный статус вида, находящегося на грани полного исчезновения (critically endangered) (Banaszek et al., 2020); жизнеспособные популяции этого вида сохранились в основном в некоторых крупных городах (Feoktistova et al., 2013;

Surov et al., 2016), которые сейчас служат для хомяка своего рода рефугиумами. Уже это обстоятельство придает актуальность исследованиям, которые могли бы послужить базой для оценки состояния городских популяций и, соответственно, оценки перспективы выживания вида в городском ландшафте. Симферопольская популяция обыкновенного хомяка представляет в этом отношении особый интерес, поскольку является, во-первых, одной из старейших городских популяций вида, во-вторых, по-видимому, она сейчас крупнейшая в Европе (Товпинец и др., 2006; Feoktistova et al., 2013).

Основа для оценки состояния популяции — это в первую очередь информация о ее численности, потенциале воспроизводства и пространственной структуре (Пианка, 1981). Однако если речь идет об оценке перспектив существования популяции в разных условиях и о разработке мероприятий по сохранению вида, этой информации недостаточно. Необходимо знать, как на указанные параметры влияют условия среды.

Общезвестно, что основными внешними факторами, прямо или косвенно определяющими состояние популяций, являются кормовые и защитные условия, пресс хищников, фактор беспокойства. Для популяций обыкновенного хомяка, населяющих агроценозы, в литературе есть данные о связи общей смертности с прессом хищников и с защитными условиями (vegetation cover), при этом защитные условия зависят от особенностей применяемой агротехники (Müsken et al., 2005; Ulbrich, Kayser, 2004; Vиллемей et al., 2013; La Hays et al., 2014, 2020). Известна связь размещения нор с защитными условиями и для городской популяции в Вене (Flamand et al., 2019) и с фактором беспокойства в Кракове (Hędrzak et al., 2018). Однако данных о влиянии внешних факторов на пространственную и демографическую структуру популяций хомяка критически мало. Особенно это касается популяций, обитающих в специфических условиях городского ландшафта.

Выявление связи основных черт пространственной и демографической структуры поселений хомяка с условиями среды и стало целью данного исследования. Для ее достижения требовалось выявить, какие конкретно ресурсы и условия среды в месте исследования являются для вида востребованными и/или лимитирующими (состав кормовой базы, потенциальные убежища, объекты и явления, вызывающие негативные реакции животных, состав и численность хищников), после чего установить размещение этих ресурсов/условий в пространстве. И, наконец, сравнить основные характеристики поселений на участках с разными условиями.

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основная часть работы была проведена в 2016–2018 и в 2021–2022 годах в парке им. Ю. А. Гагарина

(г. Симферополь). Часть визуальных наблюдений за поведением хомяка в 2017, 2021–2022 гг. проведена также на территории Ботанического сада Крымского федерального университета, находящегося в городской черте. Обе территории представляют собой парковые насаждения, близкие к английскому типу.

В качестве основной экспериментальной площадки был выбран участок площадью 3.27 га в парке Ю. А. Гагарина (далее — полигон). С восточной стороны полигон ограничен улицей Киевская, с южной стороны недалеко от границ полигона располагался комплекс аттракционов (рис. 1). На карту-схему полигона были нанесены все деревья 1-го и 2-го ярусов и наложена сетка со стороной квадрата 10 м. Деревья были пронумерованы, номер наносился на кору белой краской.

На территории полигона были представлены два биотопа, условно названные нами «культурная» и «дикая» зоны (рис. 1, 2). В период до реконструкции (см. далее) площадь дикой зоны составляла 1.99 га, культурной 1.28 га. После реконструкции по техническим причинам не проводились обследования на трансектах 0 и С (рис. 2). Таким образом, изученная площадь биотопов в этот период составила 1.73 и 1.28 га соответственно.

Характер грунта, который в значительной степени определяет возможность устройства нор (Weinhold, 2009; Reiners et al., 2011), на всем пространстве полигона практически одинаков — суглинки с включением гальки. Также указанные биотопы принципиально не различались по сомкнутости крон 1-го яруса (более 60 %) и его составу. Кардинально различались структуры 2-го и приземного ярусов. В дикой зоне 2-й ярус хорошо развит, в приземном ярусе по глазомерной оценке проективное покрытие кустарников составляло до 20–25 %. Густой и высокорослый травяной покров занимал приблизительно 70–80 % площади, в т.ч. и под кронами кустарников. Культурная же зона — это классический парк с высокими старыми деревьями 1-го яруса, 2-й ярус разрежен, кустарники малочисленны (несколько небольших куртин с кронами, поднятыми над землей на высоту 1 м и более), травянистая растительность угнетена (в том числе под кронами кустов) в результате выкашивания и вытаптывания (рис. 3). Граница между биотопами была практически линейна (рис. 2).

Во второй половине лета 2018 г. администрацией парка была начата реконструкция территории, которая продолжалась в течение двух лет. Она заключалась в тотальной вырубке подроста и кустарников и в кошени трав в дикой зоне, в результате чего различия приземного растительного покрова между зонами практически исчезли (рис. 3, 4). Также была расширена близлежащая зона отдыха (построены дополнительные аттракционы и торговые

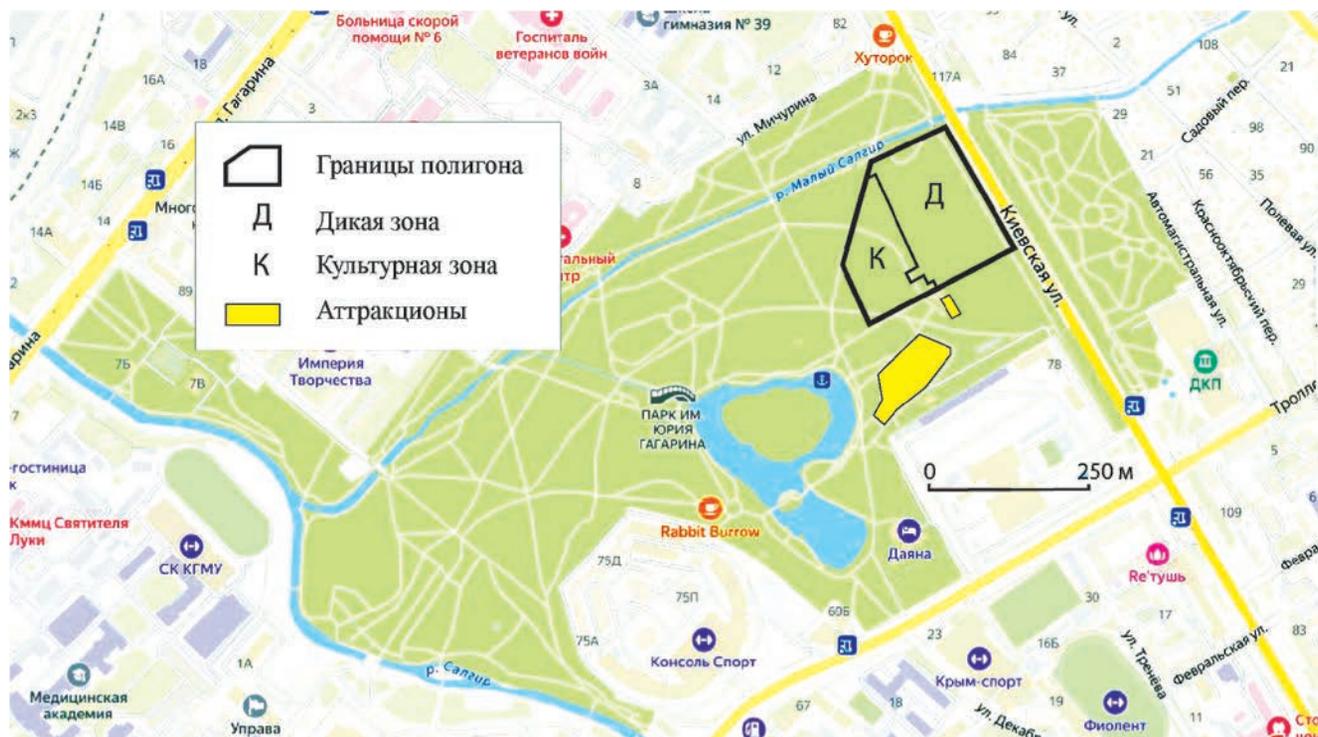


Рис. 1. Расположение исследовательского полигона на территории парка им. Ю. А. Гагарина, г. Симферополь.

павильоны), которая вплотную придвинулась к границам полигона в области культурной зоны.

На полигоне, а в 2021–2022 гг. и в Ботаническом саду, в естественных условиях, преимущественно в ночное время, мы проводили визуальные наблюдения как за случайно встреченными во время ночных работ животными (всего 78 ночей, встречи случались почти каждую ночь, иногда неоднократно), так и во время специальных наблюдений (65 часов) в районах скопления нор и на предпочитаемых зверьками путях переходов (пешеходные дорожки, канавы). Регистрировали в том числе реакции хомяка на наблюдателя, на других людей, на собак, кошек и прочих животных. Для распознавания часть особей была помечена. Метки наносились либо путем выстригания шерсти на спине, либо путем окраски белых пятен на боках краской для волос Estel XTRO. Трём особям были вживлены миниатюрные радиопередатчики (Минаев и др., 2016), что позволило по изменению характера сигнала оценивать поведение хомяка в норе при приближении к ней людей и других объектов.

На территории полигона и Ботанического сада регистрировали и обследовали трупы хомяков, найденные в ходе работ, с целью определения причин их гибели.

Состав рациона хомяков определяли путем разборки выбросов из нор на территории полигона, по

содержащимся в них остаткам корма (Kazman et al., 2018), а также по составу корма, выбрасываемого зверьками из защечных мешков при поимке. Для крупных пищевых объектов (орехи, костянки) по фрагментам скорлупы мы восстановили число целых съеденных объектов и определили их массу по справочным материалам. Для мелких семян (клен, ясень, злаки) процедура восстановления числа не проводилась, поскольку большинство этих семян в пробах были целыми.

Плотность населения грызунов на той или иной территории можно оценивать по числу жилых нор на единицу площади, эти показатели достаточно тесно связаны (Садыков, Бененсон, 1992; Карасева и др., 2008). В 2017 и 2021 гг. мы проводили учет и картирование нор, при этом норы делились на две категории: посещаемые (условно жилые) и непосещаемые (нежилые). Ходы нор зондировали рукой и/или гибким щупом на протяжении 1 м, к непосещаемым относили норы с ходами, перекрытыми осыпавшейся землей или опадом. В сомнительных случаях вход в нору закрывали пучком сухой травы. Если в течение учетного периода (3–4 дня) вход оставался закрытым, нору относили к категории непосещаемых.

Относительная доля животных разных половозрастных групп установлена по данным отловов в апреле – мае и в сентябре–октябре (это месяцы, когда регистрировалась максимальная частота

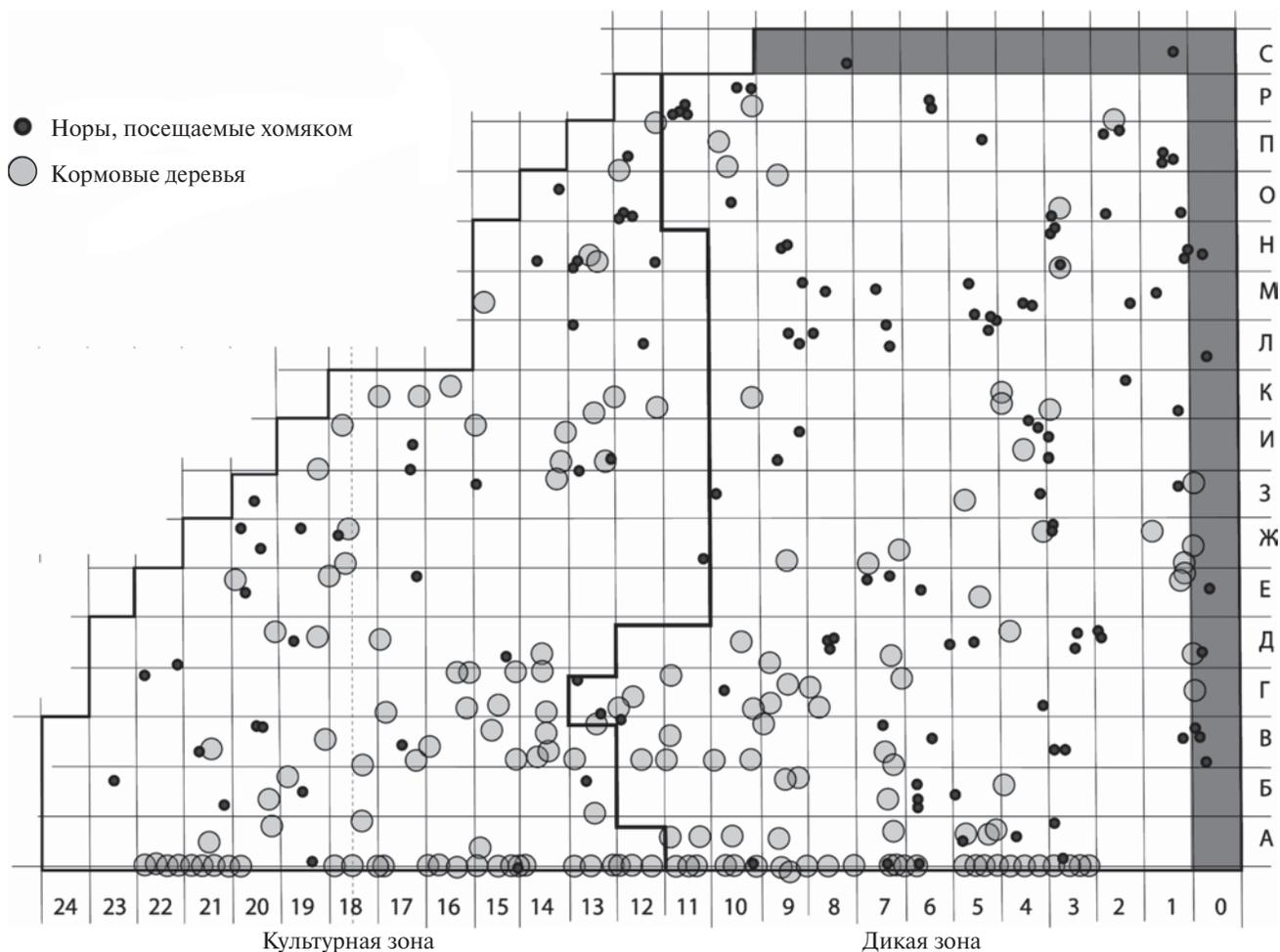


Рис. 2. Карта-схема размещения кормовых деревьев и жилых нор хомяка на полигоне по состоянию на 2017 г. (размер квадратов 10×10 м). Серым цветом обозначены трансекты, исключенные из рассмотрения в 2021–2022 гг.

встречаемости ювенильных особей). Отловы производили живоловушками, которые расставляли преимущественно около нор в 2016–2018 гг., т.е. в период до реконструкции. Общий объем материала составил 720 ловушко/ночей, 416 поимок 207 особей. У пойманных животных, в большинстве случаев прямо на месте поимки, определяли пол, зверьков взвешивали и выпускали в месте поимки. Возраст животных определяли приблизительно, по массе тела: до 200 г – *juvenis*, от 201 до 305 г – *subadultus* (у самок этой весовой категории не обнаружено признаков эструса, беременности или лактации), более 305 г – *adultus*.

Материалы отловов не отражают истинное соотношение половозрастных групп – молодые и взрослые особи, самцы и самки могут иметь разную подвижность, реакцию на ловушки и приманку. Однако мы вводим допущение, что в пределах небольшой территории эти особенности животных существенно не различаются в ее отдельных частях. Таким образом, различия относительной частоты

встречаемости на смежных участках надежно отражают существование реальных различий половозрастного состава.

При анализе связи размещения нор с кормовыми условиями подсчитывали число кормовых деревьев (см. раздел Состав рациона) в радиусе 10 м от норы, затем оценивали распределение нор по числу деревьев, попавших в указанный радиус. Показателем уровня агрегированности нор считали среднюю минимальную дистанцию между ними. Далее сравнивали реальные показатели с показателями, ожидаемыми в случае неизбирательного заселения территории. Неизбирательное (случайное) заселение имитировалось компьютерными симуляциями (10 000 итераций). На каждой итерации симулировалось случайное заселение полигона (с сохранением его формы и площади) числом нор, равным выборочному. Для компьютерной симуляции использовали язык программирования Python 3.9 (Van Rossum, Drake, 2009) и библиотеку NumPy (Harris et al., 2020).



Рис. 3. Приземный ярус растительности в дикой (А) и культурной (Б) зонах в период до реконструкции (2017 г.).



Рис. 4. Состояние приземного яруса растительности в дикой зоне до (А) и после (Б) реконструкции (май 2017 г. и апрель 2022 г. соответственно).

Оценивая различия заселенности разных участков полигона, мы сравнивали реальное число нор на этих участках с его математическим ожиданием (предположение, что число нор на участках соотносится так же, как соотносятся их площади). На основании изменений заселенности в период наблюдений (число нор на 1 гектар) мы оценили скорость снижения плотности населения. При расчетах мы пользовались формулами, приведенными в монографии «Анализ популяций позвоночных» (Коли, 1979, глава 5).

Расчет величины статистических критериев и доверительной вероятности производился по формулам из руководств по биометрии (Лакин, 1973; Сидоренко, 2001). В тексте и иллюстрациях мы пользуемся следующими обозначениями: ϕ^* — критерий углового преобразования Фишера, χ^2 — критерий соответствия Пирсона, r — коэффициент линейной корреляции Пирсона, n — объем выборки, ν — число степеней свободы, P — уровень доверительной вероятности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристики среды на полигоне

Пресс хищников. В агроценозах основным фактором смертности хомяка являются хищники, доля животных, погибших по этой причине, достигает 79.2 % (La Haye et al., 2020). Наиболее эффективными хищниками для обыкновенного хомяка являются дневные хищные птицы и обыкновенная лисица (Kayser et al., 2003; Bihari et al., 2008; La Haye et al., 2020; и др.), которые в черте Симферополя практически отсутствуют. Из числа потенциальных врагов хомяка на полигоне зарегистрированы только собака, домашняя кошка и серая ворона (*Corvus cornix*). Ворона здесь весьма многочисленна, но попытка войти в непосредственный контакт с хомяком (игра? нападение?) наблюдалась только однажды и успешно была отражена контратакой хомяка.

Из 11 трупов хомяка, обнаруженных за весь период исследования (2016–2022 гг.), в девяти случаях (81.8 %) причиной гибели являлись собаки, в двух случаях внешние или внутренние повреждения на теле хомяков отсутствовали и причины смерти не установлены. Следует иметь в виду, что убитых хомяков собаки не едят и оставляют трупы на месте. В целом же собак нельзя отнести к эффективным хищникам обыкновенных хомяков. В непосредственно наблюдавшихся нами случаях нападений собак на хомяков (около десятка) ни один не увенчался успехом. Обычно хомяк спасался бегством с последующим уходом в заросли или в нору.

Домашние кошки — обычный элемент ночной фауны парков Симферополя. Однако трупов с повреждениями, которые можно было бы приписать нападению кошек, не найдено (хотя следует

учитывать, что в отличие от собак кошкам свойственно уносить добычу). За все время пребывания на полигоне в ночное время (более 400 человеко/часов) только однажды была зарегистрирована кошка, несущая в зубах ювенильного хомяка. Вообще же, хомяк для кошки не самая доступная добыча. На крыс (*Rattus norvegicus*) — вид той же размерной категории (Рыльников, 1990), что и молодые хомяки — даже одичавшие кошки решаются нападать крайне редко, и лишь в единичных случаях такие нападения бывают успешными (Parsons et al., 2018). В сельской местности кошки на хомяков практически не охотятся (Bigo et al., 2005; La Haye et al., 2020).

Относительная редкость наблюдавшейся гибели хомяка от хищников, при весьма высоком уровне численности хомяков в парках (Суков и др., 2023), позволяет предполагать, что на полигоне влияние хищничества как такового на численность и структуру населения незначительно и мы, по-видимому, можем исключить этот фактор из числа анализируемых.

Фактор беспокойства. Весьма важным фактором, влияющим на активность животных и на их поведение в целом, являются не только (и даже не столько) нападения хищников как таковые, но частота столкновений с объектами и явлениями, которые вызывают тревожную реакцию. Для городских условий, по сравнению с сельской местностью, характерна повышенная осторожность хомяков (Товпинец и др., 2006; Flamand et al., 2019). При этом следует отметить, что, по нашим наблюдениям, на шум машин и на громкую музыку хомяки практически не реагируют. Отсутствие реакции на фоновый уличный шум отмечено также в типичных условиях городской среды в Вене (Flamand et al., 2019).

На полигоне к объектам, вызывающим тревогу, относятся люди, собаки и домашние кошки. Реакция хомяка на человека во всех случаях выражается в частой ориентировочной реакции (поза «столбиком»), при попытке сближения хомяк стремится уйти в укрытие или быстро увеличить расстояние до человека (бегство). Такая реакция наблюдается даже в ответ на незначительные движения и на тихий голос наблюдателя, находящегося на расстоянии около 10 м и занявшего наблюдательный пункт до появления хомяка. Так же реагируют хомяки на приближение другого человека с расстояния до 30–40 м (регистривались в ситуации, когда наблюдатель оставался незамеченным). Аналогично реагировали хомяки на кошку на дистанции около 10 м, а по литературным данным — до 20 м (Товпинец и др., 2006). Первичную реакцию хомяка на собаку увидеть не удалось. Но реакцию собак на хомяков мы наблюдали — собака бросается на хомяка сразу или после короткой стойки, при этом хомяк обращается в бегство и уходит в заросли или в нору.

Таблица 1. Число и масса семян разных видов растений и доля этих семян в выбросах из нор обыкновенного хомяка в парке им. Ю.А. Гагарина, Симферополь (по материалам Kazman et al., 2018)

Вид (группа видов)	Число семян в выбросах, шт.	Масса одного семени, г	Масса семян в выбросах, г	Доля от общей массы всех семян, %
Алыча (<i>Prunus</i> sp.)	11	0.7	7.7	4.4
Гледичия трехколючковая (<i>Gleditsia triacanthos</i>)	73	0.3	21.9	12.2
Грецкий орех (<i>Juglans regia</i>)	23	5.0	115.0	63.7
Каштан конский обыкновенный (<i>Aesculus hippocastanum</i>)	5	6.0	30.0	16.6
Клен остролистный (<i>Acer platanoides</i>)	3	0.1	0.3	0.2
Ясень обыкновенный (<i>Fraxinus excelsior</i>)	33	0.05	1.7	0.9
Платан восточный (<i>Platanus orientalis</i>)	2	0.05	0.1	0.06
Травы – преимущественно злаки (<i>Gramineae</i>)	≈ 750	0.005	3.8	2.1

Тревожная реакция на потенциально опасные объекты имеет место не только в период активности хомяка на поверхности, но и днем, во время его пребывания в норе. При приближении такого объекта вплотную к норе хомяк (снабженный радиопередатчиком) всегда уходит в глубь норы, что распознается по плавному ослаблению радиосигнала.

Основным фактором беспокойства на полигоне являются люди¹. Их одномоментное число иногда достигало 30, тогда как аналогичное число собак не превышало шести, а кошек – трех особей. Общее количество этих объектов в биотопе рассматривалось нами как величина фактора беспокойства. Оценка производилась глазомерно в период с 19–20 до 22–23 часов, по десятибалльной шкале, на которой минимальная оценка составляла один балл (1–2 объекта за период оценки), максимальная – 10 баллов (свыше 25 объектов, более точный подсчет невозможен).

Защитные условия. Говоря о защитных условиях, мы имеем в виду убежища и укрытия, которые используются животным для защиты от неблагоприятных факторов среды. Для обыкновенного хомяка необходимым защитным ресурсом, несомненно, являются собственные норы, с которыми неразрывно связаны многие формы жизнедеятельности вида (Карасева, Шилаева, 1965); даже корм поедается хомяком почти исключительно в норе (Eibl-Eibesfeld, 1953).

¹ Следует отметить, что реакция хомяка на человека не имеет врожденного характера, при доброжелательном отношении хомяки легко и быстро приручаются (Станицина, Загороднюк, 2021). Однако реакция людей на хомяков преимущественно негативная. Очевидно, при адекватном поведении человека хомяк перестанет его воспринимать как фактор беспокойства.

В качестве укрытия от внезапной опасности значение собственных нор, однако, находится на втором месте. В большинстве случаев испугнутый нами хомяк уходил в заросли кустарников или в густую траву, даже если поблизости имелись норы. Животные всегда уходили в нору лишь в том случае, когда за испугиванием начиналось преследование, при этом хомяк мог игнорировать часть нор, встречающихся на пути. Когда пойманного хомяка пытались выпустить из ловушки в близлежащую нору, приблизительно в половине случаев хомяк уходил в эту нору отказываясь и скрывался в ближайших зарослях. Таким образом, основными укрытиями при столкновении с внезапной опасностью являются заросли травы и кустарников. Крайне важная защитная роль густоты приземного яруса растительности подтверждается и литературными данными (Ulbrich, Kayser, 2004; Flamand et al., 2019; La Haye et al., 2014, 2020).

Проективное покрытие кустарников и состоящие травостоя оценивались нами отдельно, глазомерно, по пятибалльной шкале (шкала Braun-Blanquet, 1964). Сумма этих оценок (максимум 10 баллов) рассматривались нами как показатель уровня защитных условий.

Состав рациона и кормовые условия. По результатам анализа пищевых остатков в выбросах из нор, в рационе хомяка по массе преобладают семена деревьев 1-го и 2-го ярусов четырех видов: алыча, гледичия, грецкий орех, каштан (табл. 1). По нашим наблюдениям, в урожайные годы существенную часть рациона составляет пятый вид – лещина (*Corylus* sp.). Перечисленные породы мы в дальнейшем будем называть кормовыми деревьями. Семена трав, при весьма большом их количестве, по массе составляют лишь малую долю

Таблица 2. Величины основных факторов среды и плотности населения хомяка в разных биотопах в периоды до и после реконструкции парка

Биотоп	Период	Плотность населения, нор/га	Кормовые условия (число кормовых деревьев на 1 га)	Фактор беспокойства, баллы	Защитные условия, баллы	Комфортность условий, баллы
Дикая зона	До	51.3	45.0	2	10	18
	После	35.3	30.5	5	2	7
Культурная зона	До	29.7	62.5	8	3	5
	После	18.0	58.6	10	2	2

Таблица 3. Число условно жилых нор в дикой и культурной зонах: реальное и ожидаемое в случае неизбежного заселения

Тип данных	Число нор		χ^2	P
	Дикая зона	Культурная зона		
До реконструкции (2017 г.)				
Реальное	97	38	3.66	0.944
Ожидаемое	82	53		
После реконструкции (2021 г.)				
Реальное	62	23	4.48	0.966
Ожидаемое	49	36		

рациона (табл. 1). По составу кормовой базы разные зоны существенно не различаются. В 2017 г. общее количество кормовых деревьев на полигоне составляло 165 стволов, или 26.5 % всего древостоя. В ходе реконструкции было вырублено 21 кормовое дерево, на состав кормовой базы в разных биотопах рубка практически не повлияла.

Подземные части растений (клубни, луковицы, корневища) могут составлять существенную часть кормовой базы хомяка (Gorecki, Gryselka, 1975; Nechay et al., 1977), но на полигоне в составе рациона не зарегистрированы. Также не найдены характерные поковки, сопровождающие сбор животными подземных частей растений. Фотосинтезирующие и опорные органы («зелень» – лист, стебель) составляют сравнительно небольшую часть рациона как в естественных местообитаниях (Gorecki, Gryselka, 1975), так и в городских условиях (Суков и др., 2023). На полигоне сбор или перенос зелени мы не наблюдали вообще. В корме, выброшенном из защечных мешков, встречались дождевые черви. К сожалению, их точное число зарегистрировано не было. Принято считать, что одной из важных составляющих рациона в городских условиях являются пищевые отбросы (Суков и др., 2023). Нами за весь период работ наблюдались лишь единичные случаи сбора пищевых отбросов хомяками в парке.

Исходя из вышеизложенного, оценкой состояния кормовой базы мы считали число кормовых деревьев на 1 га.

Комфортность среды. Защитные условия (густота приземной растительности) и фактор беспокойства (количество людей, собак и кошек на полигоне) относятся к одной биологической категории – отражают уровень безопасности (комфортности) среды. Каждый из этих параметров оценивался нами по десятибалльной шкале (см. Методы и соответствующие разделы). Оценки имеют разный знак – чем выше уровень защищенности, тем более комфортны условия биотопа, а чем выше фактор беспокойства, тем биотоп менее комфортен. Чтобы привести значения к одному знаку, при расчетах вместо балльной оценки фактора беспокойства использовали разность между максимальной возможной величиной этого фактора, равной 10, и его реальным значением, получая, таким образом, оценку «уровня спокойствия» – показатель с положительным знаком. В качестве показателя комфортности мы использовали сумму баллов защитных условий и «уровня спокойствия». Таким образом, максимальная возможная оценка комфортности составляет 20 баллов. Максимальный уровень комфортности зарегистрирован в дикой зоне до реконструкции (табл. 2).

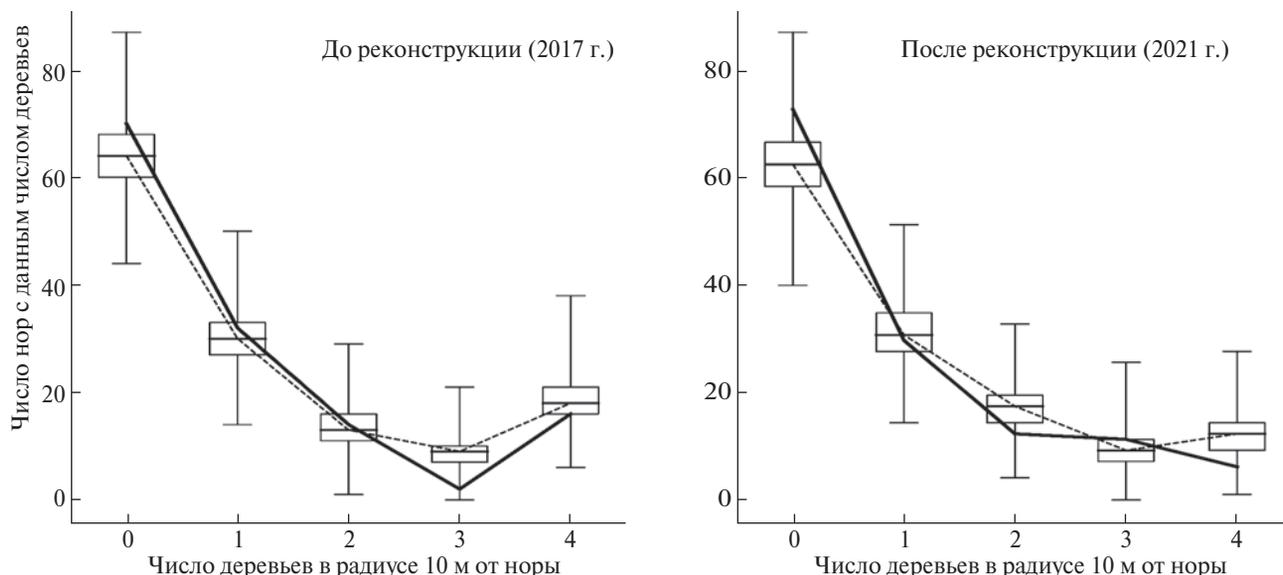


Рис. 5. Зависимость расположения нор от кормовых деревьев. Сплошной черной линией соединены выборочные значения. Пунктирная линия и диаграммы размаха характеризуют аналогичные значения, полученные в 10 000 симуляций случайного заселения. На диаграмме размаха указаны три квартили и лимиты для полученных случайных значений (минимум, первая квартиль, медиана, третья квартиль и максимум).

Характеристики поселений в различных условиях среды

Плотность населения. На полигоне плотность населения была выше в дикой зоне, причем как в период до реконструкции, так и после (табл. 2). Разница в заселенности зон отлична от той, которая ожидалась при неизбирательном заселении (табл. 3). Кормовые условия в дикой зоне формально были несколько хуже, чем в культурной (табл. 2). Однако если принять во внимание, что абсолютные величины составляли в дикой и культурной зонах соответственно 85 и 80 стволов до реконструкции и 69 и 75 после, представляется маловероятным, что эти различия отражаются на плотности населения. Во всяком случае, размещение нор относительно кормовых деревьев не отличается от случайного (рис. 5), то есть в данных условиях связь плотности населения с кормовыми условиями не просматривается. При этом обнаруживается ее тесная связь с комфортностью среды (рис. 6). Таким образом, на полигоне защитные условия в совокупности с фактором беспокойства определяют емкость биотопов и общую численность хомяков.

Агрегированность нор. За показатель агрегированности мы принимаем среднюю минимальную дистанцию между норами. Соответственно, чем меньше эта величина, тем выше уровень агрегированности. В культурной зоне агрегированность не отличалась от случайной ни до, ни после реконструкции, тогда как в дикой зоне до реконструкции уровень агрегированности был достоверно выше

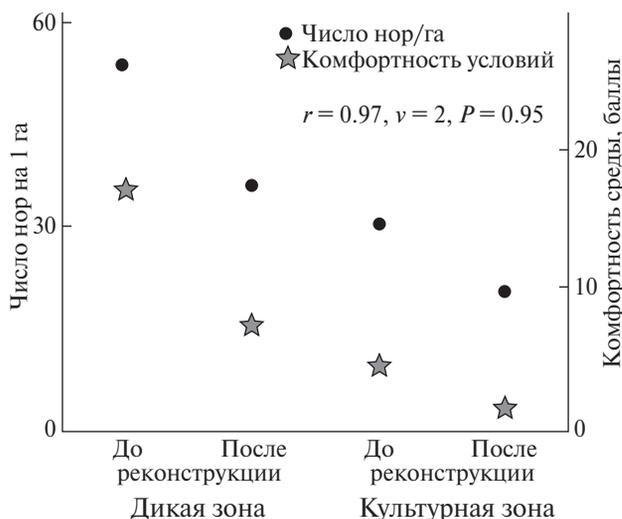


Рис. 6. Плотность нор хомяка и комфортность среды в дикой и культурной зонах парка до и после его реконструкции.

случайного. Остался он выше случайного и после реконструкции, однако существенно снизился (рис. 7). Таким образом, высокая неслучайная агрегированность нор в пределах полигона наблюдалась только в условиях максимального уровня комфортности.

Агрегированность нор может быть не менее важным показателем состояния популяции, чем плотность населения и скорость ее роста. Этот

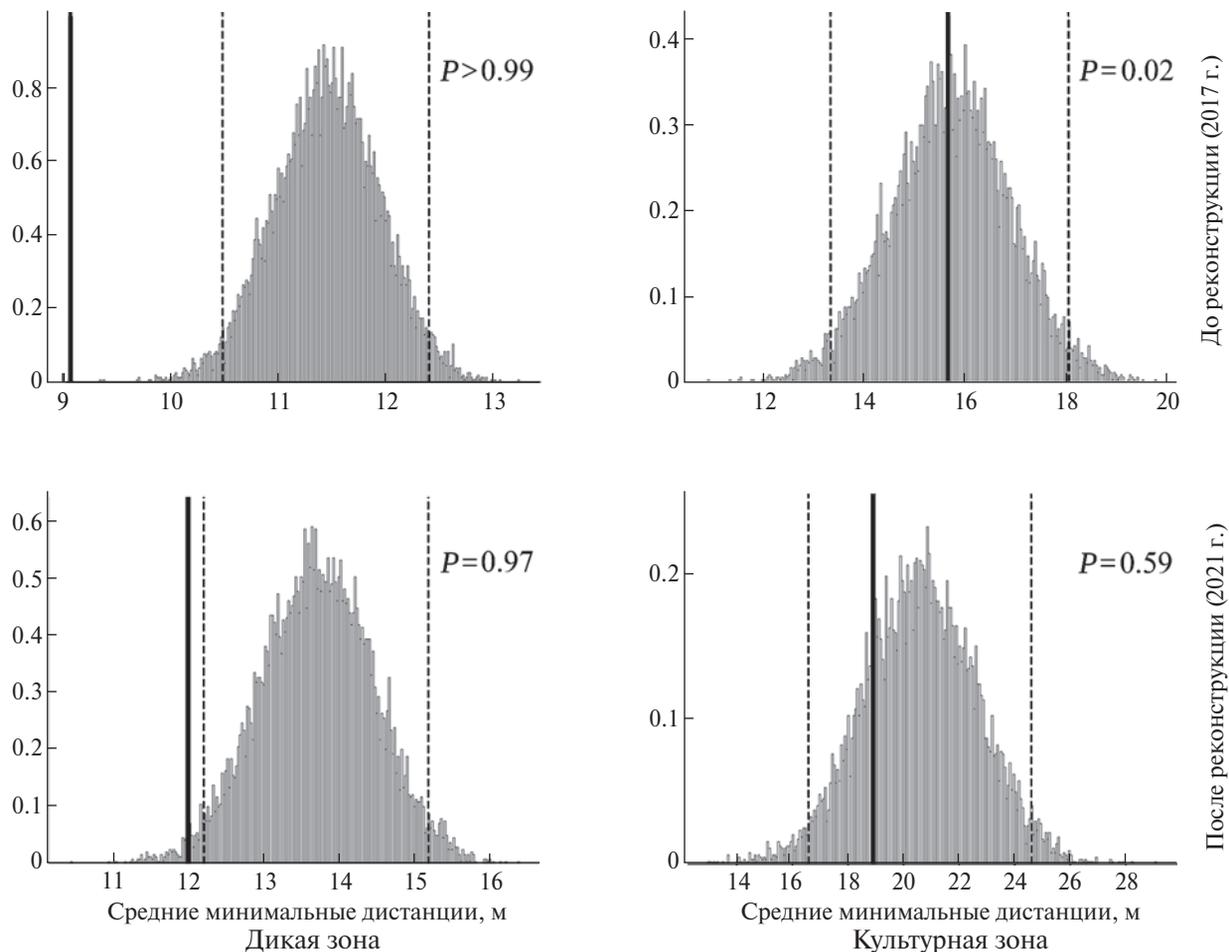


Рис. 7. Уровень агрегированности нор в дикой и культурной зонах парка до и после его реконструкции. Сплошная линия – средняя минимальная дистанция в реальной выборке. Гистограммой представлено распределение средних минимальных дистанций при компьютерных симуляциях случайного заселения территории, пунктирные линии ограничивают 95 % интервал доверительной вероятности. Гистограммы нормированы таким образом, чтобы площадь под графиком равнялась единице.

параметр обуславливает регулярность контактов между индивидуумами и служит предпосылкой к возникновению устойчивых персонализированных взаимоотношений (либо является их следствием). Персонализация может вести, в частности, к снижению взаимной агрессивности, к более «мягкой» регламентации доступа к ресурсам (в том числе к размножению), к снижению энергетической цены такой регламентации и к ряду других преимуществ (Jaeger, 1981; Richert, 1988; Temeles, 1994; Mahrt, 1998; Wachtmeister, 2001; и др.).

Скорость снижения плотности населения и устойчивость поселений. Скорость снижения заселенности в условиях снижения комфортности различалась в разных зонах (табл. 4). Период, в течение которого заселенность снижается вдвое, в дикой зоне на порядок длиннее, чем в культурной (табл. 4). Однако это не обязательно значит, что при восстановлении комфортности дикая зона будет намного

медленнее восстанавливаться. Скорость восстановления будет зависеть в значительной степени от потока мигрантов извне, и более комфортная зона будет заселяться быстрее в силу ее большей привлекательности. Фактор мигрантов будет зависеть от экологической обстановки и численности животных на окружающих территориях, и на нашем материале не может быть ни оценен, ни спрогнозирован. Величина R_a (табл. 4) отражает не столько реальные перспективы популяции, сколько ее чувствительность к изменениям внешних факторов (Коли, 1979).

Половозрастная структура. На полигоне в обоих биотопах среди взрослых особей в отловах преобладали самцы, доля самок в группе взрослых особей меньше 50 %, различия между биотопами статистически незначимы (табл. 5). В группе полувзрослых (subadultus) особей в комфортной (дикой) зоне также преобладали самцы. Однако в зоне

Таблица 4. Скорость снижения заселенности биотопов в период 2017–2021 гг.

Биотоп	N_1	N_2	T	λ	R_a	T_{rd}
Дикая зона	51.3	35.3	4	0.69	–0.09	7.70
Культурная зона	29.7	18.0	4	0.61	–0.13	0.19

Примечания. N_1 – заселенность (нор/га) в 2017 г.; N_2 – то же в 2021 г.; T – время между учетами нор (лет); λ – конечная скорость роста; R_a – экспоненциальная скорость снижения заселенности за год; T_{rd} – период (лет), в течение которого заселенность снижается вдвое (Коли, 1979).

Таблица 5. Доля (%) различных половозрастных групп в отловах хомяков в дикой и культурной зонах

Половозрастная группа	Дикая зона	Культурная зона	n_1	n_2	ϕ^*	P
Самки ad (среди всех adultus)	41.4	36.7	256	49	0.62	0.47
Самки subad (среди всех subadultus)	38.5	77.8	65	9	2.31	0.98
subadultus (среди всех отловленных)	18.3	15.0	356	60	0.64	0.48
juvenis (среди всех отловленных)	9.8	3.3	356	60	1.95	0.949

Примечания. n_1 – общее число поимок животных указанной группы в дикой зоне, n_2 – в культурной.

с низкой комфортностью (культурная) в составе этой возрастной страты достоверно преобладали самки (табл. 5). Изначальные биотопические различия полового состава в выводах маловероятны. В то же время молодняк может мигрировать из комфортной дикой зоны с высокой плотностью заселения в зону низкой комфортности, но с более низкой плотностью. Вполне вероятно, что молодые самки вытесняются в первую очередь и временно оседают на близлежащей территории. Самцы же всех возрастов склонны к существенно более широким перемещениям (Карасева, 1962) и распределяются в более обширном пространстве.

О половом составе ювенильных особей мы не можем сказать ничего определенного, поскольку визуальное определение пола хомяков этого возраста ненадежно. В целом же доля ювенильных особей в составе населения в дикой зоне в разы выше, чем в культурной (табл. 5). По нашим наблюдениям, особи в возрасте до 40–45 дней (масса тела до 200 г) еще не уходят далеко от гнездовой норы, и поэтому мы не можем объяснить упомянутые различия их миграцией в дикую зону из-за пределов полигона или из культурной зоны. Причинами различий могут быть разная величина выводов, разная доля яловых самок, разный уровень смертности молодняка. К сожалению, ни одну из этих гипотез на нашем материале проверить невозможно.

Известно, что само по себе половозрастное распределение ничего не говорит о реальном потенциале популяции. Однако при наличии независимых данных о скорости роста/снижения численности эта информация может быть интерпретирована

(Коли, 1979). Следовательно, мы можем предположить, что репродуктивный потенциал хомяков в дикой зоне выше и население культурной зоны может пополняться, в частности, за его счет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как свидетельствуют наши данные, в парке им. Ю. А. Гагарина пространственная и демографическая структура населения обыкновенного хомяка тесно связаны с уровнем комфортности среды (сочетание благоприятных защитных условий и низкого уровня беспокойства). В условиях максимальной комфортности такие показатели как плотность населения, неслучайная агрегированность нор, доля ювенильных особей в составе населения имели максимальные значения, при этом скорость снижения численности была минимальной. Можно предположить, что на участках с высокой комфортностью, занимающих весьма небольшую часть городской территории, формируются (или могут формироваться) поселения с высокой плотностью населения, социально организованные, с высоким репродуктивным потенциалом (парцеллы, Наумов, 1971), а разреженное население смежных территорий пополняется за счет особей, расселяющихся из парцелл.

Таким образом, зонами воспроизводства популяции, которые поддерживают существование поселений на городских территориях с менее благоприятными условиями, служат, вероятно, малопосещаемые людьми участки с развитой травяной и кустарниковой растительностью, в целом нетипичные для городского ландшафта. Сохранение таких участков является важным условием выживания городских популяций вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Н. Н. Товпинцу, П. Л. Богомолу, А. И. Репецкой, Е. В. Кузнецовой, А. С. Саян, Е. В. Поташниковой и М. В. Кропоткиной за консультации и помощь в организации работ, а также рецензентам за ценные замечания по рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (FFER-2021-0004) и из средств гранта РФФИ 20-04-00102.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Протокол № 45 от 08.04.2021).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карасева Е.В.*, 1962. Изучение с помощью мечения особенностей использования территории обыкновенным хомяком в Алтайском крае // Зоологический журнал. Т. 41. № 2. С. 275–285.
- Карасева Е.В., Шиляева Л.М.*, 1965. Строение нор обыкновенного хомяка в зависимости от его возраста и сезона года // Бюллетень МОИП, отд. биологии. Т. 70. № 6. С. 30–39.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А.*, 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Издательство ЛКИ. 416 с.
- Коли Г.*, 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Лакин Г.Ф.*, 1973. Биометрия. М.: Высшая школа. 343 с.
- Минаев А.Н., Пуриков А.В., Рutowская М.В., Махоткина К.А., Суров А.В., Ивлев Ю.Ф.*, 2016. Радиопередатчик для телеметрической регистрации температуры тела животных мелкого и среднего размера // Зоологический журнал. Т. 95. № 1. С. 108–108.
- Наумов Н.П.*, 1971. Пространственная структура вида млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 50. № 7. С. 965–980.
- Пианка Э.*, 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Рыльников В.А.*, 1990. Размножение, возрастной состав и смертность // Серая крыса (ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева). М.: Наука. С. 181–229.
- Садыхов О.Ф., Бененсон И.Е.*, 1992. Динамика численности мелких млекопитающих. М.: Наука. 191 с.
- Сидоренко Е.В.*, 2001. Методы математической обработки в психологии. СПб.: ООО «Речь». 350 с.
- Станиціна Г., Загороднюк І.*, 2021. Хом'як звичайний (*Cricetus cricetus*) в умовах неволі: досвід утримання та розведення // Theriologia Ukrainica. Т. 21. С. 152–164. <http://doi.org/10.15407/TU2114>
- Суров А.В., Карманова Т.Н., Зайцева Е.А., Кацман Е.А., Феоктистова Н.Ю.*, 2023. От агрофила к синурбисту: как обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) осваивает городскую среду // Зоологический журнал. Т. 102. № 4. С. 453–465.
- Товпинец Н., Евстафьев И., Карасева Е.*, 2006. Склонность к синантропии обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) по наблюдениям в Крыму // Праці Теріологічної Школи. Вип. 8. С. 136–145.
- Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., La Haye M. J.J., Monecke S., Reiners T.E., Rusin M., Surov A., Weinhold U., Ziomek J.*, 2020. *Cricetus cricetus* // The IUCN Red List of Threatened Species. P. 1–15. <https://www.iucnredlist.org/species/5529/111875852>
- Bihari Z., Horvath M., Lanzki J., Heltai M.*, 2008. Role of the Common Hamster (*Cricetus cricetus*) in the diet of natural predators in Hungary // The Common Hamster: perspectives on an endangered species. Vienna: Austrian Academy of Sciences Press. P. 61–68.
- Biro Zs., Lanszki J., Szemethy L., Heltai M., Randi E.*, 2005. Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary // Journal of Zoology. V. 266. P. 187–196.
- Braun-Blanquet J.*, 1964. Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. Wien–New York: Springer-Verlag. 865 S.
- Eibl-Eibesfeld I.*, 1953. Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) // Zeitschrift für Tierpsychologie. B. 10. S. 204–254.
- Feoktistova N. Yu., Surov A.V., Tovpinetz N.N., Kroptkina M.V., Bogomolov P.L., Siutz C., Haberl W., Hoffmann I.E.*, 2013. The common hamster as a synurbist: a history of settlement in European cities // Zoologica Poloniae. V. 58. № 3–4. P. 113–126.
- Flamand A., Rebout N., Bordes C., Guineffollau L., Bergès M., Ajak F., Siutz C., Millesi E., Weber C., Petit J.*, 2019. Hamsters in the city: A study on the behaviour of a population of common hamsters (*Cricetus cricetus*) in urban environment // PLoS ONE. V. 14. № 11(e0225347). doi.org/10.1371/journal.pone.0225347
- Gorecki A., Grysełska M.*, 1975. Consumption and Utilization of Natural Foods by the Common Hamster // Acta Theriologica. V. 20. № 18. P. 237–246.
- Jaeger R.G.*, 1981. Dear enemy recognition and the cost of aggression between salamanders // American Naturalist. V. 117. № 6. P. 962–974.

- Harris C.R., Millman K.J., van der Walt S.J., Gommers R., Virtanen P., Cournapeau D., Wieser E., Taylor J., Berg S., Smith N.J., et al., 2020. Array programming with NumPy // *Nature*. V. 585. P. 357–362.
- Hędrzak M., Cywicka D., Kaim I., 2018. Comparison of localities of European hamster (*Cricetus cricetus*) in the areas of high and low level of human activity // *Urban Ecosystems*. V. 21. P. 323–338. <https://doi.org/10.1007/s11252-017-0715-9>
- Kayser A., Weinhold U., Stubbe M., 2003. Mortality factors of the common hamster *Cricetus cricetus* at two sites in Germany // *Acta Theriologica*. V. 48. № 1. P. 47–57.
- Kazman E.A., Zaytseva E.A., Feoktistova N. Yu., Toppinetz N.N., Bogomolov P.L., Potashnikova E.V., Surov A.V., 2018. Seasonal changes in burrowing of the common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) in the city // *Поволжский экологический журнал*. № 3. С. 251–258.
- La Haye M., Swinnen K.R.R., Kuiters A.T., Leirs H., Siepel H., 2014. Modelling population dynamics of the Common hamster (*Cricetus cricetus*): Timing of harvest as a critical aspect in the conservation of a highly endangered rodent // *Biological Conservation*. V. 180. P. 53–61.
- La Haye M., Van Kats R., Müskens G., Hallmann C.A., Jongejans E., 2020. Predation and survival in reintroduced populations of the Common hamster *Cricetus cricetus* in the Netherlands // *Mammalian Biology*. V. 100. P. 569–579.
- Mahrt L.A., 1998. Response to intruders and the dear enemy phenomenon in female tree lizards, *Urosaurus ornatus*, in relation to age and reproductive condition // *Journal of Herpetology*. V. 32. № 2. P. 162–168.
- Müskens G., La Haye M., Van Kats R., 2005. Re-establishment of a viable network-population of the Common hamster in South-Limburg, the Netherlands: impact of crop management and survival strips on burrow distribution in the release sites // *Hamster Biology and Ecology. Proceedings of the 12th meeting of the International Hamster workgroup; Strasbourg, France (2004)*. P. 59–62.
- Nechay G., Hamar M., Grulich I., 1977. The Common Hamster (*Cricetus cricetus* L.): a Review // *EPPPO Bulletin*. V. 7. № 2. P. 255–276.
- Parsons M.H., Banks P.B., Deutsch M.A., Munshi-South J., 2018. Temporal and Space-Use Changes by Rats in Response to Predation by Feral Cats in an Urban Ecosystem // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 6. Article 146.
- Reiners T.E., Gottschalk T.K., Encarnação J.A., 2011. Potential versus realized distribution – Habitat suitability modeling for the Common hamster (*Cricetus cricetus*) in Hesse (Germany) // *Säugetierkundliche Informationen*. Bd. 8. H. 42. S. 51–61.
- Richert S.E., 1988. The energetic costs of fighting // *American Zoologist*. V. 28. № 3. P. 877–884.
- Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monnecke S., 2016. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* // *Endangered species research*. V. 31. P. 119–145.
- Temeles E.J., 1994. The role of neighbors in territorial systems: when are they “dear enemies”? // *Animal Behaviour*. V. 47. № 2. P. 339–350.
- Ulbrich K., Kayser A., 2004. A risk analysis for the common hamster (*Cricetus cricetus*) // *Biological Conservation*. V. 117. P. 263–270.
- Villemey A., Besnard A., Grandadam J., Eidenschenck J., 2013. Testing restocking methods for an endangered species: Effects of predator exclusion and vegetation cover on common hamster (*Cricetus cricetus*) survival and reproduction // *Biological Conservation*. V. 158. P. 147–154.
- Van Rossum G., Drake F.L., 2009. Python 3 Reference Manual. Scotts Valley, CA: CreateSpace.
- Wachtmeister C.-A., 2001. Display in monogamous pairs: a review of empirical data and evolutionary explanations // *Animal Behaviour*. V. 61. № 5. P. 861–868.
- Weinhold U., 2009. European Action Plan for the conservation of the Common hamster // https://www.researchgate.net/publication/275340185_European_Action_Plan_for_the_conservation_of_the_Common_hamster_Cricetus_cricetus_L_1758

**SOME TRAITS OF ECOLOGY AND DEMOGRAPHY IN SETTLEMENTS
OF THE COMMON HAMSTER (*CRICETUS CRICETUS*,
CRICETIDAE, RODENTIA) UNDER DIFFERENT LEVELS OF
ENVIRONMENTAL COMFORT IN A SIMFEROPOL CITY PARK**

E. A. Zaytseva^{1, *}, A. Y. Tsellarius^{2, **}, A. V. Kuptsov^{2, *},
Th. A. Cellarius^{3, ****}, A. V. Surov^{2, *****}**

¹*Centre of Hygiene and Epidemiology in Crimea, Naberezhnaya 67, Simferopol, 295000 Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky pr. 33, Moscow, 119071 Russia*

³*M. V. Lomonosov Moscow State University, Department of Vertebrate Zoology, Lenin Hills 1, Bld. 12,
Moscow, 119234 Russia*

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

***e-mail: ale5386@yandex.ru*

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

*****e-mail: th.cellarius@yandex.ru*

***** *e-mail: surov@sevin.ru*

The spatial and demographic structure of two common hamster settlements was studied in two adjacent areas in a park of Simferopol City, Crimea, one differing in a lower vegetation storey (protective factor) while the other in the frequency of human visits (disturbance factor). We counted environmental comfort as the sum of scores (on a ten-point scale) of safe conditions (positive value) and disturbance factors (negative value). A strong positive relation was found between environmental comfort and the following characteristics of the settlements: (a) the number of burrows per area unit; (b) a nonrandom number of aggregative burrows; and (c) the percentage of juveniles in the population. The seldom visited places with a dense cover of grass and bushes appear to be the most favorable habitats, yet these are not typical of an urban landscape. However, it is those places that seem to serve as the sources that support the existence of hamster populations in less favorable city territories. Preservation of such places is one of the essential factors determining the survival of urban populations of the hamster.

Keywords: urban environment, protective environment, predator press, disturbance, burrows, population density, aggregation, synurbism

УДК 599.323.44:591.5

ЗАВИСИМОСТЬ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ (*MERIONES MERIDIANUS*, RODENTIA, GERBILLIDAE) ОТ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ КОРМОВЫМИ РЕСУРСАМИ В РАЗЛИЧНЫЕ СЕЗОНЫ ГОДА В СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ ПРИКАСПИИ

© 2024 г. Р. Р. Омаров^а, *, К. З. Омаров^а

^аПрикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение ФГБУН Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Махачкала, 367032 Россия

*e-mail: rizvan12345@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.09.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

В условиях Северо-Западного Прикаспия состояние популяции полуденной песчанки определяется динамикой кормовых ресурсов. Важным компонентом среды, определяющим состояние полуденной песчанки, являются кустарниковые заросли, которые служат хорошим убежищем для животных. Установлено, что на песчаном бархане, где отмечена более высокая плотность кустарниковых зарослей, по сравнению с открытыми участками опустыненной степи, повышается продуктивность растительности и изменяется видовой состав растений. Показана связь показателя плотности населения песчанок с продуктивностью растительности ($R = 0.74$, $P < 0.05$). Кроме того, показана связь численности песчанок с продуктивностью луковичек мятлика (*Poa bulbosa*), которая колебалась в годы исследований на участке песчаных барханов от 3.7 до 5.5 ц/га сухой массы, а на участке опустыненной степи от 2.3 до 3.8 ц/га. В соответствии с характером обеспеченности кормовыми ресурсами отмечались изменения в численности полуденных песчанок в различные сезоны года от 4 до 24 особей/га на песчаных барханах и от 2 до 14 особей/га в опустыненной степи.

Ключевые слова: грызун, демография, численность, кормовые ресурсы, песчаная дюна, пустынная степь, Дагестан

DOI: 10.31857/S0044513424020084, EDN: VWGPHO

В настоящее время хорошо известно, что одним из ведущих факторов, определяющих устойчивое состояние популяций животных и их пространственное распределение, является обеспеченность кормовыми ресурсами на протяжении всего жизненного цикла (Магомедов, 1995; Абатуров и др., 1996; Абатуров, 2005, 2021). При этом известно, что природные популяции растительноядных млекопитающих в различные периоды жизненного цикла испытывают дефицит кормов, когда уровень потребления кормов не обеспечивает потребностей животных (Scogland, 1980; Batzli et al., 1981; Sinclair et al., 1982; Абатуров, Холодова, 1989; Магомедов, 1989; Магомедов, Ахтаев, 1993; Магомедов, Омаров, 1995; Абатуров и др., 2005, 2008, 2018). Уровень потребления кормов дикими растительноядными млекопитающими меняется в сезонном цикле в зависимости от обилия и питательной ценности кормов (Trudell, White, 1981; Абатуров, 1984; Batzli, Cole, 1979; Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов,

1995; Абатуров, 2021). Особенно важны такие изменения для популяций растительноядных млекопитающих, населяющих аридные территории, где животные постоянно сталкиваются с дефицитом кормов.

Это в полной мере относится и к популяциям полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas 1773), которая является одним из важнейших видов грызунов аридных регионов Старого Света, населяющих огромные пространства от Северного и Северо-Западного Прикаспия до Алашаня, Внутренней Монголии и Шаньси; на север до Волгограда; до низовий Уила, верховий Эмбы, Бетпак-Далы, северного Прибалхашья, Джунгарии и Тувы; на юг до Цайдама, Кашгарии, североафганских равнин, центрального Ирана (Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 1990; Павлинов, 2002). Благодаря своей массовости, активной роющей и пищедобывательной деятельности полуденная песчанка является одним из наиболее значимых

видов грызунов полупустынных ландшафтов Северо-Западного Прикаспия и является важным компонентом функционирования этих экосистем.

Полуденная песчанка (*Meriones meridianus* pogaigorum Нертнер 1927) – типичный псаммофил, обитатель песчаных массивов, где предпочитает полужакопленные пески или закопленные пески с оголенными пятнами на вершинах гряд и бугров, с более или менее значительными зарослями кустарников; определенно избегает как хорошо закопленных высокоотравных участков, так и незакопленных барханов (Ралль, 1939; Неронов и др., 1997; Shenbrot et al., 1999). Многие аспекты экологии данного вида, включая динамику численности, структуру популяций, характер размножения, расселение и др., достаточно хорошо изучены (Шилова и др., 2000, 2009; Неронов, Александров, 2004; Яковлев и др., 2009; Кузнецов и др., 2011; Стахеев, 2012; Tchabovsky et al., 2004, 2016, 2019; Суркова, 2020; Чабовский и др., 2023). Ранее нами была проведена работа по изучению сезонных особенностей питания полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии (Омаров и др., 2015) и интенсивности ее питания в неволе (Омаров, Омаров, 2023). Целью настоящего исследования является оценка состояния популяции полуденной песчанки в зависимости от продуктивности растений и энергетической ценности кормовых ресурсов в различные сезоны года в Северо-Западном Прикаспии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые исследования были проведены в условиях полупустынной зоны северной части западного Прикаспия в различные сезоны с 2015 по 2018 год в районе южной оконечности Кумского песчаного массива (15 км южнее р. Кумы) на территории “Биосферной станции” ПИБР ДФИЦ РАН (44°40'72" с. ш., 46°24'77" в. д.).

Почвенный покров района исследований в основном представлен светло-каштановыми почвами и солончаками, в сочетании с барханными песками, что характерно в целом для всего Северного Дагестана (Залибеков, 2010).

В районе исследований можно выделить два крупных ландшафтных образования: открытые участки степи с закопленными песками (70–75 %) и песчаные барханы, густо заросшие зарослями кустарников тамарикса (*Tamarix*) и джугуна безлистного (*Calligonum aphyllum*) (25–30 %). Эти ландшафтные образования имеют различия как по продуктивности растительного покрова, так и по плотности кустарниковых зарослей тамарикса Мейера (*T. meyeri*), тамарикса ветвистого (*T. ramosissima*), тамарикса восьмитычинкового (*T. octandra*) и джугуна. Эти различия и предопределили выбор для исследований двух опытных участков, которые в статье для удобства названы

песчаными барханами (участок № 1) и опустыненной степью (участок № 2).

Основа фитоценоза данной территории представлена песчаными вариантами травянистой растительности на разбитых песках, в сочетании с зарослями кустарников тамарикса Мейера и джугуна безлистного. В растительном покрове нижнего яруса доминируют разнотравно-житняковые, житняково-ковыльные, житняково-прутняковые, солянково-полынные, эфемерово-полынные и другие ассоциации. Растительность однообразна, низкоросла, распределена мозаично. Подавляющая часть растений летом прекращает развитие, выгорает. Только весной и осенью поверхность покрывается зелеными растениями. Здесь весьма широко представлены эфемеры и эфемероиды, среди которых выделяется мятлик луковичный (*Poa bulbosa*) (Магомедов, Муртазалиев, 2001; Муртазалиев, 2002; Омаров и др., 2015).

Растительный покров района исследований изучали стандартными геоботаническими методами (Быков, 1952, 1970, 1978; Быков, Головина, 1965; Раменский, 1971; Неронов, 2002). Для определения продуктивности растительности во все сезоны года на обоих опытных участках закладывали по 10–18 квадратных площадок размером 0.25 м² каждая, с которых срезали всю надземную растительность текущего года на высоте 1 см. Срезанные растения, после полного разделения по видам и отделения ветоши, закладывали в бумажные пакеты и высушивали в термостате до постоянного веса при температуре 95 °С, что занимало, как правило, не более суток. Взвешивание производили на весах ВЛКТ-500 с точностью измерений 0.001 мг.

При оценке подземной продукции мятлика луковичного срезали фрагмент пласта почвы площадью 1 дм и толщиной 5 см, который помещали в почвенный мешочек. После высушивания в термостате до постоянного веса при температуре 95 °С данный фрагмент пласта почвы просеивали и из сита выбирали луковички мятлика. Затем определяли их сухую массу на весах ВЛКТ-500.

Случайное расположение проб в пространстве достигалось во всех случаях распределением их по произвольно выбранной трансекте.

Укосы растений проводили в течение всего периода наблюдений. Сроки укосов соответствовали ритму развития растительности (весенняя вегетация эфемеров, развитие летнего разнотравья, осеннее плодоношение большинства видов растений, вторичная вегетация некоторых видов растений, которые сохраняются зимой) и ритму сезонных явлений песчанок (весеннее размножение и осеннее размножение).

Видовой состав растений определяли на основе гербарного материала и в соответствии со списком видов данной территории.

Биохимический анализ содержимого желудков проводили стандартными методами (Ермаков и др., 1972). Содержание сырого протеина рассчитывали по концентрации общего азота, определяемого по Кьельдалю, сырой жир оценивали эфирной экстракцией липидов, сырую клетчатку (целлюлозу и гемицеллюлозу без лигнина) – гидролизом в кислоте и щелочи (по Геннебергу и Штоману), сырой лигнин – по Штоману.

Энергетическую ценность содержимого желудков, которая косвенно отражает качество потребляемых полуденной песчанкой кормов, рассчитывали по формуле:

$$ВК = 4.3 П + 9.4 Ж + 4.2 К + 4.2 БЭВ$$

где ВК – валовая калорийность (ккал/г сухого вещества);

П, Ж, К, БЭВ – количество (г) протеина, жира, клетчатки и безазотистых экстрактивных веществ на 100 г корма.

Для белков использовался коэффициент 4.3, а не 5.3, т.к. в организме белки окисляются не полностью, а только до $CO(NH_2)_2$ (Шмидт-Ниельсен, 1982). Пересчет единиц – ккал на кДж – осуществлялся посредством коэффициента 4.1662. Энергетические эквиваленты составили соответственно для протеина 18.9 кДж, жира 39.0, углеводов 17.6 кДж.

Учеты численности полуденных песчанок проводили с использованием плашек типа “Геро” стандартным капканно-площадочным методом на квадратных площадках размером 0.25 га с дальнейшим пересчетом на 1 га (Карасева, Телицина, 1996). В один учетный период на каждом опытном участке вдоль случайно выбранной трансекты закладывали по 7–10 квадратных учетных площадок. На этих площадках за сутки до начала учетов прикапывали все заброшенные и явно неиспользуемые зверьками норы. На следующий день к вечеру во все жилые, а также во все открывающиеся норы ставили плашки. На одну учетную площадку выставляли 75–90 плашек. Учетные площадки держали не менее трех суток до полного вылова всех зверьков, т.к. в течение первых суток вылавливается в среднем 57%, а в течение двух суток – в среднем 87%.

Учеты численности песчанок на опытных участках проводили 6 раз в год в различные сезоны года – весной в период вегетации эфемеров и первого цикла размножения песчанок (три учетных периода: начало апреля, конец апреля и середина мая); летом в период высыхания большей части растительности (середина июля – начало августа); осенью в период массового плодоношения их кормовых растений и второго цикла размножения (середина сентября – конец сентября);

зимой в период почти полного прекращения вегетации растительности (середина января – начало февраля). Объем выполненных работ представлен в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Состояние растительных ресурсов в районе исследований

В растительном покрове в районе исследований доминируют типичные псаммофиты. Из кустарников здесь чаще всего встречаются тамарикс (*Tamarix meyeri*, *T. ramosissima*) и джугун безлистный. Травостой представлен некоторыми злаками (житняк сибирский (*Agropyron sibiricum*)) и разнотравьем (доминируют василек песчаный (*Centaurea arenaria*), дубровник белый (*Teucrium polium*), полынь таврическая (*Artemisia taurica*), солянка сорная (*Salsola tragus*), ширлица белая (*Amaranthus albus*), верблюдка кавказская (*Corispermum caucasicum*), рогоплодник песчаный (*Ceratocarpus arenarius*) и некоторые другие). В остепненных участках песков доминирующее положение занимают полынно-злаковые ассоциации с преобладанием полыни таврической.

Образовавшиеся в результате ветровых надувов межбарханные депрессии почти голые, с редкими, но крупными кустами тамарикса, джугуна, полыни таврической, кохии простертой (*Kochia prostrata*) и отдельными скоплениями колосняка гигантского (*Leymus racemosus*).

В весенний период практически по всей территории, кроме голых вершин песчаных дюн, бурно развиваются эфемеры: костер мягкий (*Bromus mollis*), мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), ячмень заячий (*Hordeum leporinum*), козелец мягкий (*Scorzonera mollis*), люцерна мелкая (*Medicago minima*), мак песчаный (*Papaver arenarium*), дрема белая (*Melandrium album*) и другие виды, образующие сомкнутый покров. Важно, что многие из них (костер мягкий, мятлик луковичный, ячмень заячий, люцерна мелкая) относятся ко вторично вегетирующим видам, т.е. дают второй пик зеленой продукции после осенних дождей. К началу лета растения-эфемеры сменяются на летние виды разнотравья, развитие которых продолжается до начала октября. Осенью же начинается массовое плодоношение многочисленных однолетних маревых (солянка сорная (*Salsola pestifer*), петросимония раскидистая (*Petrosimonia brachiata*), бассия иссополистная (*Bassia hyssopifolia*)) и некоторых кустарников этого же семейства (сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum*) и солянки древовидной (*Salsola dendroides*)). Такая закономерная смена различных вегетирующих видов в течение всего теплого сезона года обеспечивает песчанок постоянным и разнообразным кормом.

Таблица 1. Объем выполненных полевых исследований

Годы и сезоны исследований		Продуктивность растительности, ц/га					
		Песчаные барханы	<i>n</i>	Min–Max	Опустыненная степь	<i>n</i>	Min–Max
2015	Весна	10.83±0.53	11	8.1–12.3	8.51±0.37	11	6.7–11.2
	Лето	8.56±0.51	10	5.8–10.1	7.27±0.38	10	5.4–10.1
	Осень	9.54±0.73	11	8.3–11.4	8.67±0.41	11	6.9–11.4
2016	Зима	0.27±0.01	10	0.2–0.37	0.96±0.03	10	0.5–1.2
	Весна	10.37±0.65	10	8.4–11.2	7.36±0.31	12	5.7–9.2
	Лето	7.18±0.49	10	5.7–9.3	5.33±0.28	11	4.1–7.2
2017	Осень	12.9±0.84	12	10.2–4.4	10.26±0.83	12	8.8–12.3
	Зима	0.37±0.09	11	0.21–0.5	1.27±0.06	11	0.8–1.5
	Весна	12.8±0.77	16	9.4–14.9	7.46±0.34	15	5.6–9.1
2018	Лето	5.1±0.03	18	3.9–6.8	4.21±0.19	18	2.9–6.3
	Осень	9.46±0.45	13	7.9–11.2	6.91±0.33	15	5.1–8.2
	Зима	0.43±0.02	10	0.2–0.6	1.02±0.05	10	0.6–1.4
2019	Весна	5.24±0.24	12	3.9–7.1	4.97±0.21	13	3.7–6.8
	Лето	10.71±0.56	12	8.9–12.1	6.96±0.35	12	5.1–8.4
	Осень	7.11±0.34	13	5.9–9.2	5.56±0.41	12	4.2–6.8
2019	Зима	0.32±0.02	10	0.2–0.6	0.23±0.01	10	0.16–0.41
Численность песчанок, особей/га							
2015	Весна	13.6±0.51	15	10.8–16.1	9.3±0.39	14	6.7–11.4
	Лето	9.3±0.42	16	7.2–11.5	8.1±0.37	15	5.6–10.2
	Осень	18.2±0.78	15	15.4–20.3	11.2±0.51	15	7.9–13.3
2016	Зима	8.11±0.36	14	6.2–10.7	8.09±0.29	15	6.1–10.5
	Весна	4.21±0.17	15	2.8–6.9	2.13±0.08	15	1.4–4.2
	Лето	9.33±0.41	15	7.3–12.7	8.26±0.31	14	6.7–10.4
2017	Осень	23.3±0.98	15	18.5–27.1	14.6±0.68	15	10.8–17.1
	Зима	16.3±0.75	15	12.4–19.3	11.23±0.54	15	8.7–13.5
	Весна	16.11±0.75	14	13.5–18.7	12.3±0.54	15	9.8–16.8
2018	Лето	21.3±1.01	15	16.7–25.2	5.33±0.19	15	3.6–8.1
	Осень	24.09±0.99	15	18.1–27.3	12.14±0.56	14	9.9–15.4
	Зима	10.66±0.51	14	8.9–14.1	9.33±0.44	15	7.9–13.2
2019	Весна	8.05±0.29	15	6.7–10.6	8.03±0.31	14	7.1–10.8
	Лето	9.33±0.39	16	7.4–12.2	5.33±0.25	15	4.2–7.5
	Осень	17.02±0.77	15	13.1–20.2	11.17±0.55	15	9.8–13.1
2019	Зима	9.12±0.31	15	7.5–11.3	8.08±0.27	15	6.4–10.2

n – число учетных площадок.

Продуктивность растительности в районе наших исследований, как и в большинстве других аридных зон, изменяется в строгом соответствии с количеством выпавших осадков ($p = 0.05$, $R = 0.71$) (рис. 1).

В зависимости от количества осадков продуктивность растительности колебалась на опытных участках весной в пределах от 3.3 ± 0.12 до

10.8 ± 0.87 ц/га, летом – от 5.5 ± 0.52 до 12.8 ± 0.33 ц/га, осенью – от 6.9 ± 0.26 до 12.9 ± 1.11 ц/га (рис. 2). Зимой вегетация растительности практически полностью прекращалась и песчанки питались в основном семенами и подземными частями растений.

Как видно из рис. 2, во все годы исследований весной в период бурной вегетации растительности

и зимой в период прекращения вегетации растительности продуктивность на обоих опытных участках практически не различается. В то же время в летний период во все годы исследований продуктивность на песчаных барханах (участок 1) заметно выше, чем на участке опустыненной степи (участок 2). В меньшей мере такая закономерность характерна и для осени.

Как мы отметили выше, важнейшим различием двух опытных участков в районе проведения исследований является более высокая плотность кустарниковых зарослей на песчаных барханах (участок 1), проективное покрытие которых на данном участке составляет 20–27 %. В то же время на участке 2 проективное покрытие кустарниковых зарослей не превышает 2–3 %. Благодаря хорошо развитой корневой системе кустарниковых зарослей, под их кронами на песчаных барханах создается более высокая влажность почвы, что хорошо продемонстрировано в работе Магомедова (2012) (табл. 2).

Более высокая влажность почвы под кронами кустарниковых зарослей на песчаных барханах соответственно отразилась как на валовой продуктивности данного участка (рис. 2), так и на продуктивности основных поедаемых песчанками видов растений (табл. 3).

При этом, благодаря более высокой плотности кустарников и соответственно более высокой влажности почвы под их кронами весной и летом, продуктивность одного из основных летне-осенних видов кормов песчанок — луковиц мятлика луковичного — на песчаном бархане (участок 1) значительно выше (в 1.4–1.7 раза), чем на участке опустыненной степи (участок 2) (табл. 4).

В районе исследований мятлик луковичный является одним из важнейших энергетически

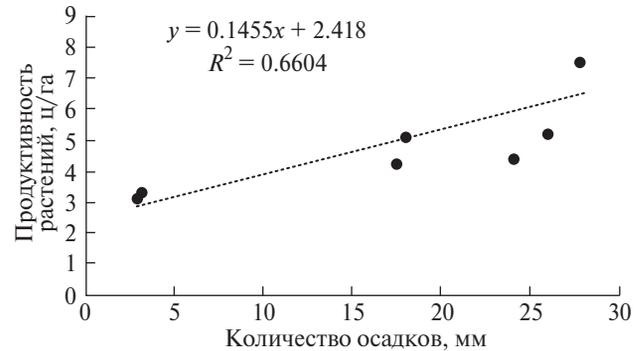


Рис. 1. Зависимость продукции растений от количества осадков в районе проведения исследований.

богатых кормовых ресурсов в рационе полуденных песчанок, во многом благодаря которому песчанки выживают. О большом значении луковиц мятлика луковичного в летне-осеннем питании полуденных песчанок свидетельствуют данные анализа содержимого желудков, полученные кутякулярно-копрологическим методом (Омаров, Омаров, 2023а). Этим методом показано, что летом в районе исследований, в условиях крайнего дефицита калорийных кормов, важнейшим кормовым растением является мятлик луковичный, доля которого в рационе составляет 25–27 %. Осенью полуденные песчанки практически полностью переходят на питание семенами различных видов растений и подземными луковицами мятлика, доля последних в рационе составляет 30–32 % (Омаров, Омаров, 2023а). Заметим, что большое значение мятлика луковичного в питании и поддержании стабильности популяции отмечено и для другого близкого вида — гребеншиковой песчанки

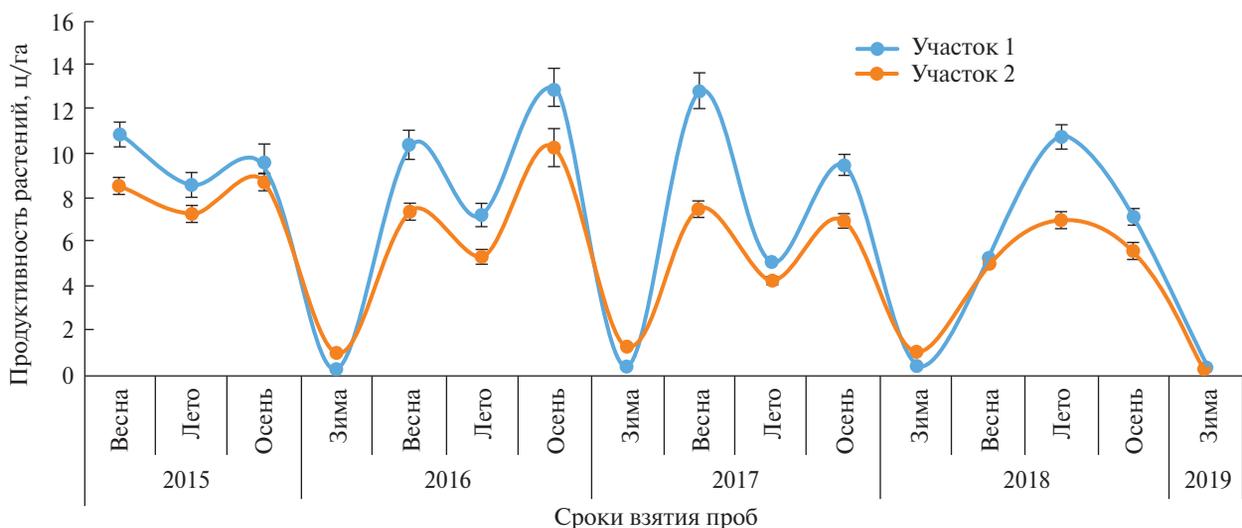


Рис. 2. Динамика многолетней и сезонной продукции растений (2015–2018 гг.).

Таблица 2. Сезонная динамика влажности почвенных горизонтов (%) под кронами отдельно растущих тамариксов и соседствующего участка открытого поля в Северо-Западном Прикаспии

Глубина, см	Март		Апрель		Май		Июнь		Июль		Август	
	Поле	Куст	Поле	Куст	Поле	Куст	Поле	Куст	Поле	Куст	Поле	Куст
0–10	23.5	34.2	22.1	31.1	23.1	35.0	8.3	15.4	7.5	16.1	4.6	10.0
10–20	24.2	30.3	25.0	28.5	19.7	35.8	9.6	17.8	9.3	14.8	7.8	12.4
20–30	18.1	27.5	17.5	25.9	19.1	31.3	10.9	16.7	9.4	10.4	8.6	13.6
30–40	19.4	23.6	20.8	23.1	16.1	22.5	10.8	9.8	8.9	9.5	6.2	9.3

Примечание. Таблица составлена по: Магомедов, 2012.

Таблица 3. Продуктивность (г/0.25 м², среднее за 2015–2018 гг.) растений, поедаемых полуденной песчанкой, на опытных участках

Сезон	Песчаные барханы		Опустыненная степь	
Весна	<i>Poa bulbosa</i>	8.5	<i>Poa bulbosa</i>	3.3
	<i>Artemisia taurica</i>	4.7	<i>Artemisia taurica</i>	2.2
	<i>Carduus stenocephalus</i>	3.0	<i>Carduus stenocephalus</i>	1.4
	<i>Medicago sativa</i>	0.7	<i>Medicago sativa</i>	0.3
	<i>Hordéum vulgáre</i>	0.03	<i>Teucrium polium</i>	0.67
	<i>Lapulla squarrosa</i>	0.02	<i>Falcaria vulgaris</i>	0.17
	<i>Papaver arenarium</i>	0.01	<i>Melandrium album</i>	0.06
	(n = 49)		(n = 51)	
	Лето	<i>Agropyron sibiricum</i>	0.25	<i>Artemisia taurica</i>
<i>Euphorbia humifusa</i>		0.3	<i>Amaranthus albus</i>	0.39
<i>Amaranthus albus</i>		7.98	<i>Agropyron sibiricum</i>	0.95
<i>Heliotropium micranthos</i>		0.07	<i>Centaurea arenaria</i>	0.04
<i>Artemisia taurica</i>		10.84		
<i>Bromus mollis</i>		3.29		
<i>Poa bulbosa</i>		4.12		
(n = 50)		(n = 51)		
Осень	<i>Artemisia taurica</i>	4.28	<i>Artemisia taurica</i>	3.32
	<i>Amaranthus albus</i>	4.32	<i>Amaranthus albus</i>	3.53
	<i>Corispermum caucasicum</i>	5.72	<i>Salsola tragus</i>	1.44
	<i>Centaurea arenaria</i>	0.51		
(n = 49)		(n = 50)		

n – общее число укосных площадок в 2015–2018 гг.

Таблица 4. Урожай (ц/га, сухой вес) подземных луковичек мятлика (*Poa bulbosa*) на опытных участках

Годы исследования	Песчаные барханы	Опустыненная степь
2015	3.7±0.31 (n = 39)	3.1±0.37 (n = 41)
2016	5.5±0.19 (n = 38)	3.8±0.20 (n = 40)
2017	4.1±0.23 (n = 38)	2.8±0.17 (n = 39)
2018	3.8±0.40 (n = 40)	2.3±0.22 (n = 42)

n – число учетных площадок.

Таблица 5. Энергетическая ценность образцов содержимого желудков полуденных песчанок по участкам

Участок	На 100 г абсолютно сухого вещества				
	Протеин, г	Жир, г	Клетчатка, г	БЭВ, г	Энергетическая ценность корма, кДж
Весна					
Песчаные барханы	35.93	16.82	9.08	22.15	1857
Опустыненная степь	33.42	15.82	10.28	25.08	1845
Лето					
Песчаные барханы	25.68	15.99	14.28	35.75	1970
Опустыненная степь	35.75	9.64	11.98	33.49	1821
Осень					
Песчаные барханы	27.62	17.51	9.73	31.75	1915
Опустыненная степь	20.31	8.28	12.78	46.04	1725

(*Meriones tamariscinus* Pallas 1773) на Аграханских песках (Ахтаев, 1995).

Для сравнительной оценки энергетической ценности потребляемых кормов полуденными песчанками на двух опытных участках был проведен биохимический анализ содержимого их желудков в различные сезоны года. Как известно, содержимое желудков является одним из наиболее распространенных показателей, отражающих качество потребляемых кормов и их энергетическую ценность (Staines, Crisp, 1978; Абатуров, Магомедов, 1982; Lindroth, Batzli, 1984; Nikodemus et al., 1987; Магомедов, 1995; Магомедов и др., 1996; Абатуров, 2021).

Согласно результатам анализа, в течение трех сезонов года (кроме весны) энергетическая ценность содержимого желудков полуденных песчанок, добытых на участке песчаных барханов, была выше, чем на участке опустыненной степи (табл. 5).

Отсутствие различий в энергетической ценности содержимого желудков на опытных участках в весенний период связано с вегетацией эфемеров

в районе исследований и, соответственно, одинаковой кормообеспеченностью на обоих участках. Сравнительные данные по энергетической ценности содержимого желудков песчанок хорошо согласуются с данными по продуктивности на опытных участках (рис. 2, табл. 6) и видовому составу основных поедаемых видов растений (табл. 3). Отметим, что мятлик луковичный, продуктивность которого более чем в два раза выше на участке песчаного бархана (табл. 4), вносит существенный вклад в отмеченные различия в энергетической ценности содержимого желудков.

Можно предположить, что различная обеспеченность кормовыми ресурсами на двух опытных участках могла отразиться на численности песчанок.

Численность полуденных песчанок в районе проведения исследований

Для полуденных песчанок, как и для других видов песчанок, характерна относительно стабильная численность без резких колебаний на обширных

Таблица 6. Средние показатели валовой продукции растительности (ц/га) и плотность популяции полуденной песчанки (особей/га) по участкам (2015–2018 гг.)

Участок	Продуктивность растительности, ц/га, сухой вес				Плотность населения, особей на 1 га			
	Весна	Лето	Осень	Зима	Весна	Лето	Осень	Зима
Песчаные барханы	9.8±0.73 (n = 49)	7.8±0.51 (n = 50)	9.8±0.85 (n = 49)	0.3±0.05 (n = 38)	10.4±0.93 (n = 59)	12.8±1.07 (n = 62)	21.9±1.33 (n = 60)	10.9±0.98 (n = 58)
Опустыненная степь	7.1±0.67 (n = 51)	5.9±0.58 (n = 51)	7.9±0.67 (n = 50)	0.9±0.08 (n = 35)	7.8±1.02 (n = 58)	7.5±0.55 (n = 59)	12.2±0.97 (n = 59)	9.2±0.78 (n = 60)

n – общее число укосных площадок (для продукции растительности) и учетных площадок (для плотности населения) в 2015–2018 гг.

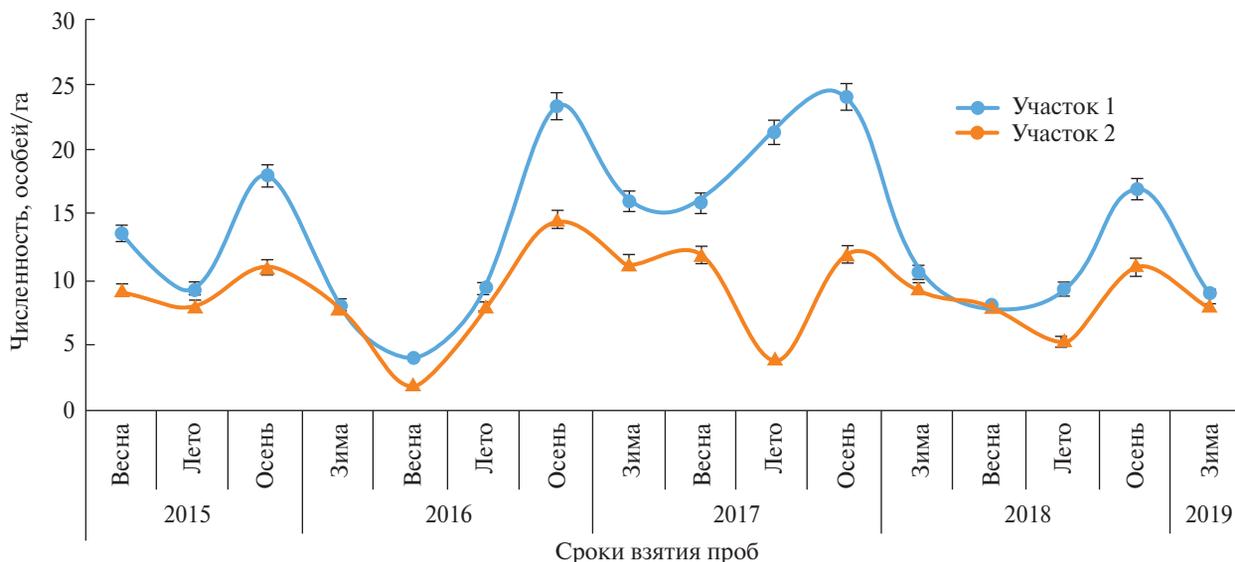


Рис. 3. Многолетняя динамика численности полуденной песчанки в районе проведения исследований (2015–2018 гг.).

пространствах (Ралль, 1941; Павлов, 1961; Павлов и др., 1977; Мокроусов, 1978; Варшавский и др., 1991; Шилова и др., 2000; Шилова, 2008; Кузнецов и др., 2011; Стахеев, 2012; Tchabovsky et al., 2016; Суркова и др., 2022). Как правило, периодические изменения численности, как это происходит и в настоящее время, связано с циклами опустынивания – остепнения (Варшавский и др., 1991; Шилова и др., 2000; Tchabovsky et al., 2016; Суркова и др., 2022). Отсутствие резких подъемов численности связано и с относительно низким потенциалом размножения, а также приуроченностью полуденной песчанки к аридным зонам, для которых характерна относительная стабильность условий существования (Мокроусов, 1977; Павлинов и др., 1990; Суркова, 2020).

Существенными факторами, которые ограничивают численность полуденных песчанок, считаются погодные условия, урожайность кормовых растений, влияние хищников и деятельность человека (Попов и др., 1989; Бакеев, 1956; Семенов и др., 1968; Тропин, 1963; Слудский и др., 1978). Среди антропогенных факторов, которые в той или иной мере способствуют росту или снижению численности песчанок, отмечаются промышленная деятельность (газопроводы, карьеры, дороги и др.), освоение территорий для создания пастбищ и организации земледелия, строительство каналов, истребительные мероприятия (Семенов, Шейкина, 1946; Семенов и др., 1968; Павлов и др., 1977; Нургельдыев, Колоденко, 1977; Бурделов, 1989 и др.).

В районе проведения исследований хозяйственная деятельность человека отсутствует и полуденные песчанки находятся под влиянием только

естественных факторов. Как правило, хищники не являются регулирующим фактором численности песчанок (Лидикер, 1999; Садыков, Бененсон, 1992 и др.) и поэтому на первый план выходит кормовой фактор.

Как следует из полученных нами данных, численность полуденных песчанок в годы исследования колебалась в пределах от 4 до 24 особей/га на песчаном бархане и от 2 до 14 особей/га на участке опустыненной степи, что соответствует распределению кормовых ресурсов по участкам (табл. 6, рис. 3).

Сравнительный анализ данных по продуктивности растительности на опытных участках с показателем плотности населения песчанок обнаруживает практически линейную связь между этими показателями ($R = 0.74$, $P < 0.05$) (рис. 4).

Кроме того, как было отмечено выше, участки различались и по продуктивности луковичек мятлика, которая колебалась в годы исследований на участке песчаных барханов от 3.7 до 5.5 ц/га сухой массы, а на участке опустыненной степи – от 2.3 до 3.8 ц/га (табл. 4).

В соответствии с изменениями обеспеченности кормовыми ресурсами происходили изменения и в численности полуденных песчанок по участкам в различные сезоны года, к осени численность достигала от 17 ± 0.96 до 24 ± 2.22 особей/га на участке песчаных барханов и от 10 ± 1.15 до 14 ± 1.71 особей/га на участке опустыненной степи (рис. 3, табл. 6). Максимальная численность песчанок на обоих участках в осенний период объясняется завершением второго цикла размножения и ростом популяции за счет сеголеток, а также наличием

большого количества семян и луковиц мятлика луковичного.

После весеннего размножения в летний период численность песчанок на обоих участках растет за счет сеголеток первого помета (табл. 6). Можно было ожидать более высокий рост численности песчанок после размножения, но этого не происходит из-за высыхания растительности и соответственно низкой доступности кормовых ресурсов. В то же время на участке песчаного бархана наблюдался более существенный рост численности песчанок (рис. 3, табл. 6) благодаря обширным кустарниковым зарослям. Высокая влажность под кустарниковыми зарослями благоприятно сказывается на кормовой базе и, в частности, на продуктивности мятлика луковичного, который, как мы отметили выше, имеет большое значение в питании песчанок в летне-осенний период.

Наименьшие различия в показателях численности на двух участках отмечаются весной и зимой, что хорошо согласуется с отмеченным выше одинаковым характером обеспеченности кормами в этот период. Весной полуденные песчанки на обоих участках хорошо обеспечены кормовыми ресурсами за счет бурной вегетации эфемеров, а зимой дефицит кормов в равной степени испытывают песчанки с обоих участков.

Таким образом, в районе исследований на разных участках численность полуденных песчанок значительно различалась, кроме того, по годам наблюдались существенные синхронные колебания численности и наличия кормовых ресурсов. Можно предположить, что большое значение для поддержания стабильной популяции полуденной песчанки в аридной зоне Северо-Западного Прикаспия имеет чередование в их рационе различных типов кормов в различные сезоны года.

БЛАГОДАРНОСТИ

Глубокую благодарность мы выражаем ведущему научному сотруднику ПИБР ДФИЦ РАН С. М. Гасановой за проведение биохимических анализов состава и энергетической ценности кормов, а также ведущему лабораторией почвенных и растительных ресурсов ПИБР ДФИЦ РАН Р. А. Муртазалиеву за консультации при определении видов растений, вызывающих сомнения. Мы очень благодарны научному сотруднику М. М. Чункову за помощь в процессе выполнения полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счет средств бюджета в рамках государственного задания Прикаспийского института биологических ресурсов – обособленного подразделения Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук,

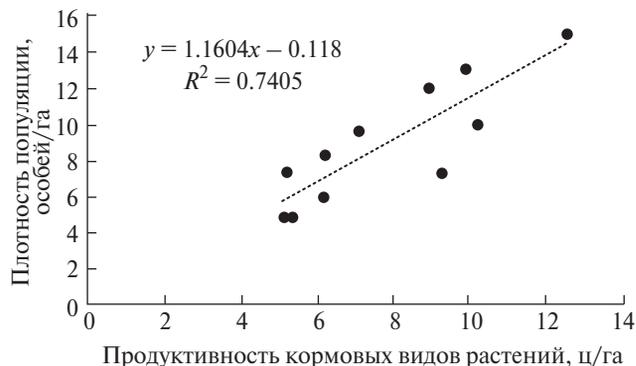


Рис. 4. Зависимость весенней плотности населения песчанок от продуктивности растений на обоих участках. По оси ординат – плотность популяции, особей/га; по оси абсцисс – продуктивность кормовых видов растений, ц/га. Точки – отдельные значения весенних учетов, проведенных в начале апреля (2015–2018 гг.), конце апреля (2015–2017 гг.) и середине мая (2015–2018 гг.).

регистрационный номер 122032200288-0. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты с животными проводились в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Протоколы с использованием животных были одобрены комиссией по биоэтике ЮНЦ РАН (Протокол заседания Комиссии по биоэтике ЮНЦ РАН № 1 от 04.03.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д., Кузнецов Г.В., Магомедов М.-Р.Д., Петелин Д.А., Фекаду Кассайе, 1996. Оценка кормовой обеспеченности диких копытных в сухой сезон на луговых пастбищах Эфиопии // Зоологический журнал. Т. 75. Вып. 3. С. 439–450.
- Абатуров Б.Д., 1984. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука. 286 с.
- Абатуров Б.Д., 2005. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 84. № 10. С. 1251–1271.
- Абатуров Б.Д., Холодова М.В., 1989. Изменчивость и оптимизация уровня потребления питательных

- веществ и энергии у растительноядных млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 68. Вып. 1. С. 111–123.
- Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д., 1982. Зависимость смертности малых сусликов от плотности популяции и обеспеченности кормом // Зоологический журнал. Т. 61. Вып. 6. С. 890–900.
- Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д., 1988. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 67. Вып. 2. С. 223–234.
- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Колесников М.П., Никонова О.А., 2005. Состояние и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) кормом на пастбищах с растительностью разных типов // Зоологический журнал. Т. 84. № 3. С. 377–390.
- Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Колесников М.П., 2008. Качество кормов и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) пищей в условиях восстановительной смены растительности на Черных землях Калмыкии // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1524–1530.
- Абатуров Б.Д., Казьмин В.Д., Джапова Р.Р., Аюшева Е., Джапова В.В., Нохаева Д.В., Колесников М.П., Миноранский В.А., Кузнецов Ю.Е., 2018. Кормовые ресурсы, питание и обеспеченность пищей свободно пасущихся верблюдов (*Camelus bactrianus*) на пастбищах степной природной зоны // Зоологический журнал. Т. 97. № 3. С. 348–361.
- Абатуров Б.Д., 2021. Питание и кормовые ресурсы диких растительноядных млекопитающих в степных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК. 208 с.
- Ахтаев М.-Х.Р., 1995. Трофическая обусловленность эколого-физиологических механизмов регуляции численности у гребенщиковой песчанки. Дис. ... канд. биол. наук. М. 197 с.
- Бакеев Н.Н., 1956. Скорость восстановления численности песчанок после ее снижения деятельностью человека или неблагоприятными природными условиями // Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь. Вып. 1. С. 414–423.
- Бурделов Л.А., 1989. Некоторые аспекты антропогенного влияния на характер размещения грызунов в окрестностях Гурьева // Песчанки – важнейшие грызуны аридной зоны СССР. Ташкент. С. 33–34.
- Быков Б.А., 1952. Из практики геоботанических работ в Прикаспии // Бюллетень МОИП, отделение биологии. Т. 57. Вып. 5. С. 47–50.
- Быков Б.А., 1970. Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука. 234 с.
- Быков Б.А., 1978. Геоботаника. Алма-Ата: Наука. 287 с.
- Быков Б.А., Головина А.Г., 1965. К методике определения продуктивности пустынных полукустарничковых пастбищ // Ботанический журнал. Т. 50. В. 1. С. 85–89.
- Варшавский С.Н., Попов Н.В., Варшавский Б.С., Шиллов М.Н., Тихомиров Э.Л., Бузаков А.А., 1991. Изменение видового состава грызунов в Северо-Западном Прикаспии под влиянием антропогенных факторов // Зоологический журнал. Т. 70. № 5. С. 92–100.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. 521 с.
- Ермаков А.И., Арасимович В.В., Смирнова-Иконникова М.А., Луковникова Г.А., Мурри И.К., 1972. Методы биохимического исследования растений. М.: Колос. 456 с.
- Залибеков З.Г., 2010. Почвы Дагестана. М.: Наука ДНЦ РАН. 241 с.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю., 1996. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука. 227 с.
- Кузнецов В.А., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2011. Динамика пастбищных экосистем юга Калмыкии: влияние изменения климата и антропогенной нагрузки // Успехи современной биологии. Т. 131. № 5. С. 560–565.
- Лидикер В., 1999. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда // Сибирский экологический журнал. Т. 6. № 1. С. 5–13.
- Магомедов М.-Р.Д., 1989. Зависимость питания и состояния популяций тушканчиков от динамики кормовых ресурсов // Журнал общей биологии. Т. 50. Вып. 6. С. 824–834.
- Магомедов М.-Р.Д., 1995. Роль кормовых ресурсов и особенностей питания в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. 46 с.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р., 1993. Зависимость питания и состояния популяции гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) от динамики кормовых ресурсов // Зоологический журнал. Т. 72. Вып. 2. С. 101–111.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З., 1995. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 3. С. 123–133.
- Магомедов М.-Р.Д., Гасанова С.М., Хашаева М.Г., 1996. Зависимость качественного состава содержимого желудков и фекалий растительноядных млекопитающих от качества их кормовых ресурсов // Экология. № 5. С. 355–360.
- Магомедов М.-Р.Д., Муртазалиев Р.А., 2001. Влияние выпаса на продуктивность и структуру растительности пастбищных экосистем Терско-Кумской низменности // Аридные экосистемы. Т. 7. № 14–15. С. 39–47.

- Магомедов М.М., 2012. Ценозообразующая роль древовидных кустарников (*Tamarix meyeri* Boiss., *T. ramosissima* Ledeb.) аридных территорий Северо-Западного Прикаспия. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала: ДГУ. 24 с.
- Мокроусов Н.Я., 1977. Особенности размножения полуденной песчанки в различных частях ее ареала // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. Материалы Всесоюз. совещания. Ашхабад. С. 150–151.
- Мокроусов Н.Я., 1978. Полуденная песчанка // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука. Т. 1. Вып. 3. С. 28–48.
- Муртазалиев Р.А., 2002. Влияние выпаса скота на продуктивность и структуру растительного покрова пастбищных экосистем Дагестана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала: ИПЭ РД. 28 с.
- Неронов В.В., Чабовский А.В., Александров Д.Ю., Касаткин М.В., 1997. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология. Вып. 5. С. 369–376.
- Неронов В.В., 2002. Полевая практика по геоботанике в средней полосе Европейской России. М.: Издательство центра охраны дикой природы. 139 с.
- Неронов В.В., Александров Д.Ю., 2004. Особенности использования местообитаний полупустыни полуденной (*Meriones meridianus* Pall., 1773) и тамарисковой (*M. tamariscinus* Pall., 1773) песчанками на юге Калмыкии // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 69–78.
- Нургельдыев О.Н., Колоденко А.И., 1977. Влияние деятельности человека на песчанок в южной пустыне // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М.: Всесоюзное териологическое общество. С. 112–114.
- Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2023. Интенсивность питания и потребности в кормах и энергии у полуденной песчанки (*Meriones meridianus*, Rodentia, Gerbillidae) в условиях неволи // Зоологический журнал. Т. 102. № 2. С. 215–224.
- Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2023а. Состояние кормовых ресурсов и избирательность питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в аридных условиях Северо-Западного Прикаспия // Аридные экосистемы. Т. 29. № 4 (97). С. 127–134.
- Омаров К.З., Омаров Р.Р., Магомедов М.Ш., 2015. Состояние популяции и особенности питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии // Вестник Дагестанского научного центра РАН. № 58. С. 15–18.
- Павлов А.Н., Макроусов Н.Я., Терещенко Б.В., 1977. Основные закономерности динамики численности полуденных и гребенщиковых песчанок и характер размещений их поселений в Гурьевской обл. // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР: Материалы Всесоюз. совещ. С. 162–163.
- Павлов А.Н., 1961. О некоторых особенностях динамики численности полуденных и гребенщиковых песчанок в Северо-Западном Прикаспии // Сборник научных работ Элистинской противочумной станции. Вып. 2. С. 267–274.
- Павлинов И.Я., 2002. Краткий определитель наземных зверей России. М.: Изд-во МГУ. 165 с.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., 1990. Песчанки мировой фауны. М.: Наука. 360 с.
- Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Щупанов Н.А., 1989. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности // Фауна и экология грызунов. М.: Наука. Вып. 17. С. 5–57.
- Ралль Ю.М., 1939. Введение в экологию полуденных песчанок // Вестник микробиол. и эпидем. паразитологии. Т. 18. Вып. 3–4. С. 41–56.
- Ралль Ю.М., 1941. Очерк экологии гребенщиковой песчанки *Meriones tamariscinus* Pall. // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Ин-т “Микроб”. Вып. 1. С. 179–207.
- Раменский Л.Г., 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука. 334 с.
- Садьков О.Ф., Бененсон И.Е., 1992. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука. 191 с.
- Семенов Н.М., Шейкина М.В., 1946. Опыт борьбы с песчанками Волжско-Уральских песков приманочным методом // Грызуны и борьба с ними. Вып. 2. Сборник научных трудов Института микробиологии. Саратов. С. 7–46.
- Семенов Н.М., Демяшев М.П., Надцен П.Е., Тропин Н.Н., 1968. Колебания численности полуденных и гребенщиковых песчанок в Волжско-Уральских песках в 1938–1957 гг. // Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, Саратовский университет. Вып. 2. С. 28–32.
- Слудский А.А., Борисенко В.А., Капитонов В.И., Грачев Ю.А., Исмагилов М.И., Шубин И.Г., 1978. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР. Т. 1. Вып. 3. 492 с.
- Стахеев В.В., 2012. Динамика и тренды численности малых песчанок в Северо-Западном Прикаспии, их связь с атмосферной циркуляцией // Доклады Академии Наук. Т. 443. № 4. С. 526–529.
- Суркова Е.Н., 2020. Нестационарная динамика сообщества грызунов на фоне антропогенной трансформации ландшафта пастбищных экосистем. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: ИПЭЭ РАН. 26 с.
- Суркова Е.Н., Кулик А.А., Кузнецова Е.В., Базыкина С.Г., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2022. Черные земли Калмыкии: пустыня возвращается? // Природа. № 8. С. 13–20.

- Тропин Н.Н., 1963. О влиянии неблагоприятных условий существования на полуденных и гребенщико-вых песчанок юго-запада Волжско-Уральских песков // Зоологический журнал. Т. 42. Вып. 8. С. 1252–1256.
- Чабовский А.В., Суркова Е.Н., Савинецкая Л.Е., Кулик А.А., 2023. Расширение ареала и особенности популяции на волне расселения: пример полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pallas 1773, Muridae, Rodentia) в Калмыкии // Зоологический журнал. Т. 102. № 4. С. 443–452.
- Шилова С.А., 2008. Межвидовые взаимоотношения полуденной (*Meriones meridianus* Pall., 1773) и тамарисковой (*Meriones tamariscinus* Pall., 1773) песчанок в пастбищных экосистемах Калмыкии // Экология. № 2. С. 141–146.
- Шилова С.А., Чабовский А.В., Исаев С.И., Неронов В.В., 2000. Динамика сообщества и популяций грызунов полупустынь Калмыкии в условиях снижения нагрузки на пастбища и увлажнения климата // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 332–344.
- Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., Неронов В.В., 2009. Динамика численности и биомассы малого суслика в пастбищных экосистемах Калмыкии за 28 летний период // Аридные экосистемы. Т. 15. № 38. С. 28–38.
- Шмидт-Ниельсен К., 1982. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир. 414 с.
- Яковлев С.А., Удовиков А.И., Санджиев В.Б.-Х., Осипов В.П., 2009. Оценка влияния климатических и антропогенных факторов на изменение западной границы ареала *Meriones tamariscinus* и *Meriones meridianus* (Rodentia, Cricetidae) на территории Республики Калмыкия // Известия Высших учебных заведений, Северо-Кавказский регион, естественные науки. № 2. С. 109–115.
- Batzli G.O., Cole F.R., 1979. Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage // J. Mammal. V. 60. P. 740–750.
- Batzli G.O., Jung H.-J.G., Guntenspergen G., 1981. Nutritional ecology of microtine rodents: Linear foraging-rate curves for brown lemmings // Oikos. V. 37. № 1. P. 112–116.
- Kelt D.A., Rogovin K., Shenbrot G., Brown J.H., 1999. Patterns in the structure of Asian and North American desert small mammal communities // Journal of Biogeography. V. 26. Issue 4. P. 825–841.
- Lindroth R.L., Batzli G.O., 1984. Food habits of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in bluegrass and prairie habitats // Journal of Mammalogy. № 65. P. 600–606.
- Nikodemusz E., Percsich K., Tokok G., 1987. The seasonal diets of the deer (*Cervus elaphus* L.) in the forest area of Babat, as determined by rumen content analysis // Bulletin University of Agricultural Sciences “Godollo”. V. 1. P. 69–73.
- Scogland T., 1980. Comparative summer feeding strategies of arctic and alpine Rangifer // Journal of Animal Ecology. V. 49. P. 81–98.
- Sinclair A.R.E., Krebs C.J., Smith J.N., 1982. Diet quality and food limitation in herbivores: the case of snowshoe hare // Canadian Journal of Zoology. V. 60. P. 889–897.
- Staines B.W., Crisp J.M., 1978. Observations on food quality in scottish red deer (*Cervus elaphus*) as determined by chemical analysis of the rumen contents // Journal of Zoology. V. 185. P. 253–259.
- Tchabovsky A., Savinetskaya L., Surkova E., 2019. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) // Integrative Zoology. № 14. P. 366–375.
- Tchabovsky A.V., Kuznetsov V.A., Kolosova I.E., Moshkin M.P., 2004. Effect of habitat type and population density on the stress level of midday gerbils (*Meriones meridianus* Pall.) in free-living populations // Biology Bulletin. V. 31. P. 628–632.
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., Ovchinnikova N.L., Kshnyasev I.A., 2016. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // Oecologia. V. 182. № 4. P. 1075–1082.
- Trudell J., White R.G., 1981. The effect of forage structure and availability on food intake, biting rate, bite size and daily eating time of reindeer // Journal of Applied Ecology. V. 18. P. 63–81.

DEPENDENCE OF THE POPULATION STATE OF THE MIDDAY GERBIL (*MERIONES MERIDIANUS*, RODENTIA, GERBILLIDAE) ON THE PROVISION OF FORAGE RESOURCES IN DIFFERENT SEASONS OF THE YEAR IN THE NORTH-WESTERN CASPIAN

R. R. Omarov^{1,*}, K. Z. Omarov¹

¹*Precaspian Institute of Biological Resources, — a separate subdivision of the Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, 367032 Russia*

*e-mail: rizvan12345@rambler.ru

In the conditions of the North-Western Caspian Sea, the state of the midday sand lance population is determined by the dynamics of food resources. An important component of the environment that determines the condition of the midday gerbil is bush thickets, which serve as a good shelter for animals. It has been established that on a sand dune, where a higher density of shrubs is noted, compared to open areas of the deserted steppe, the productivity of vegetation increases and the species composition of plants changes. The relationship between gerbil population density and vegetation productivity was shown ($R = 0.74$, $P < 0.05$). In addition, the relationship between the number of gerbils and the productivity of bluegrass bulbs (*Poa bulbosa*) is shown, which fluctuated during the years of research in the sand dune area from 3.7 to 5.5 c/ha of dry weight, and in the desert steppe area from 2.3 to 3.8 c/ha. In accordance with the nature of the provision of food resources, changes in the number of midday gerbils were noted in different seasons of the year from 4 to 24 individuals/ha on sand dunes and from 2 to 14 individuals/ha in the desert steppe.

Keywords: rodent, demography, abundance, food resources, sand dune, desert steppe, Dagestan

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАЛАКОФАУНИСТИЧЕСКОГО МЕТОДА ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ КОНЦА ПОЗДНЕГО НЕОПЛЕЙСТОЦЕНА – ГОЛОЦЕНА ПО МАТЕРИАЛАМ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ “ПЕЩЕРА ТЕТЮХИНСКАЯ” (ЮГ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА, РОССИЯ)

© 2024 г. Е. М. Осипова^{а, *}, Г. А. Данукалова^{а, **}, М. П. Тиунов^{б, ***}

^аИнститут геологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, 450077 Россия

^бФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН,
Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: myrte@mail.ru

**e-mail: danukalova@ufaras.ru

***e-mail: tiunov@biosoil.ru

Поступила в редакцию 01.09.2023 г.

После доработки 08.11.2023 г.

Принята к публикации 21.11.2023 г.

Приведены результаты изучения раковин наземных моллюсков из рыхлых отложений пещеры Тетюхинская (г. Дальнегорск, Приморский край, Россия). Краткие описания моллюсков и их изображения дополняют редкие сведения по ископаемой четвертичной фауне моллюсков региона. При помощи малакологического анализа были выделены характерные зоны и малакокомплексы, которые использованы как индикаторы биотопов, существовавших у пещеры и на прилегающей территории. Данные по палеоэкологическим условиям отдельных видов моллюсков показывают, что в конце позднего неоплейстоцена и голоцене на территории вблизи пещеры были развиты широколиственные и смешанные леса, а также открытые поляны с луговой растительностью.

Ключевые слова: наземные моллюски, малакозоны, четвертичный период, Приморский край, палеореконструкции

DOI: 10.31857/S0044513424020092, EDN: VWCANY

Малакофаунистические исследования, наряду с другими методами, широко применяются при изучении рыхлых отложений различных карстовых полостей (Татарников, 2012; Гасилин и др., 2013; Тиунов, Gusev, 2021). Раковины моллюсков довольно часто встречаются в пещерных отложениях, а их изучение помогает восстанавливать палеоэкологические условия и особенности биотопов разных временных отрезков при осадконакоплении. Моллюски являются малоподвижными животными, и в то же время чувствительны к разнообразным условиям обитания, особенно к изменениям температуры, влажности и освещенности. Соответственно, изучение четвертичных моллюсков позволяет восстанавливать условия среды их обитания в непосредственной близости от карстовых полостей и реконструировать палеообстановки в целом по региону.

Четвертичные моллюски из рыхлых отложений карстовых полостей широко изучаются для

реконструкций природной среды (например, Ložek, 2000; Alexandrowicz, 2000; Stefaniak et al., 2009; Danukalova et al., 2020; Hajna et al., 2021; Osipova et al., 2021).

Как отмечали Skoczylas-Śniaz и Alexandrowicz (2022), карбонатные породы, в частности известняк, являются благоприятным субстратом для обитания наземных моллюсков, раковины которых отличаются тонкостенностью, поэтому любое химическое или физическое воздействие на них легко приводит к их разрушению. Таким образом, найденные раковины моллюсков удовлетворительной сохранности в пещерных отложениях можно рассматривать как захороненные *in situ*, т.е. комплексы моллюсков будут отражать палеоэкологические условия, в которых накапливались осадки (Skoczylas-Śniaz, Alexandrowicz, 2022).

В работе впервые приведены данные по составу малакофауны окрестностей пещеры Тетюхинская



Рис. 1. Расположение пещеры Тетюхинская юго-восточнее хребта Сихотэ-Алинь (А) на Google-карте. Треугольником показано местонахождение пещеры (Б). Фото М. П. Тиунова.

в позднем неоплейстоцене и голоцене: обсуждено систематическое положение выявленных видов моллюсков, даны их краткие морфологические описания, проведена реконструкция природной среды на обсуждаемом временном отрезке. В литературных источниках отсутствуют данные о комплексах наземных моллюсков позднего неоплейстоцена на территории Приморья, что указывает на актуальность и новизну исследований. Известные авторам публикации посвящены редкому наземному моллюску *Strotilops coreana* Pilsbry 1927 (Прозорова и др., 2006) из верхнеоплейстоценовых отложений карстовой полости Медвежий клык на хребте Лозовый (Сихотэ-Алинь) и позднеголоценовым пресноводным, морским и единичным наземным моллюскам из археологических памятников (Раков, 2002; Вострецов, Раков, 2009; Саенко и др., 2015, 2019; Никитин и др., 2016; Лутаенко, Артемьева, 2017; Лутаенко и др., 2021, 2022).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пещера Тетюхинская находится на правом берегу р. Инза (левый приток р. Тетюхэ) к юго-востоку от хребта Сихотэ-Алинь и севернее г. Дальнегорска (44°35' N, 135°36' E) (рис. 1). Пещера образовалась в карбонатных отложениях верхнего триаса. Вход в пещеру Тетюхинская расположен на высоте 410 м над ур. м., протяженность описанной части

пещеры 350 м (Гасилин и др., 2013). Пещера открыта в 1980 г., позже исследована В. А. Татарниковым (2008, 2011 гг.) и краеведческим клубом «Тетюхе» под руководством Г. Смирнова (в 2009–2010 гг.). При раскопках ходов в поисках продолжений пещеры спелеологи обнаружили костные остатки животных. Кости принадлежали позднеплейстоценовым и голоценовым млекопитающим, птицам и амфибиям (Гасилин и др., 2013). В 2012–2015 гг. М. П. Тиуновым было заложено в пещере 6 шурфов, 4 из них пройдены до скального дна. В процессе раскопок описаны восемь литологических слоев (сверху вниз): 1 – серовато-бурый суглинок, 2 – бурый суглинок с крупными фрагментами карбонатных пород, 3 – буроватый тяжелый суглинок с мелкими фрагментами пород, 4 – бурый суглинок с мелкими обломками пород, 5 – желтовато-бурый светлый суглинок с мелкими фрагментами карбонатных пород, 6 – буроватый легкий суглинок с щебнем, 7 – глина желтоватая с щебнем, 8 – темно-желтая влажная глина с многочисленным щебнем известняка. При раскопках шурфов рыхлый грунт снимали по десятисантиметровым уровням. Все отобранные пробы промывали в воде на ситах с диаметром ячеек 1 мм и высушивали в полевых условиях, далее в лаборатории изучали ископаемые остатки млекопитающих и моллюсков (рис. 2) (Osipova et al., 2024). Данная публикация описывает результаты малакологических исследований.

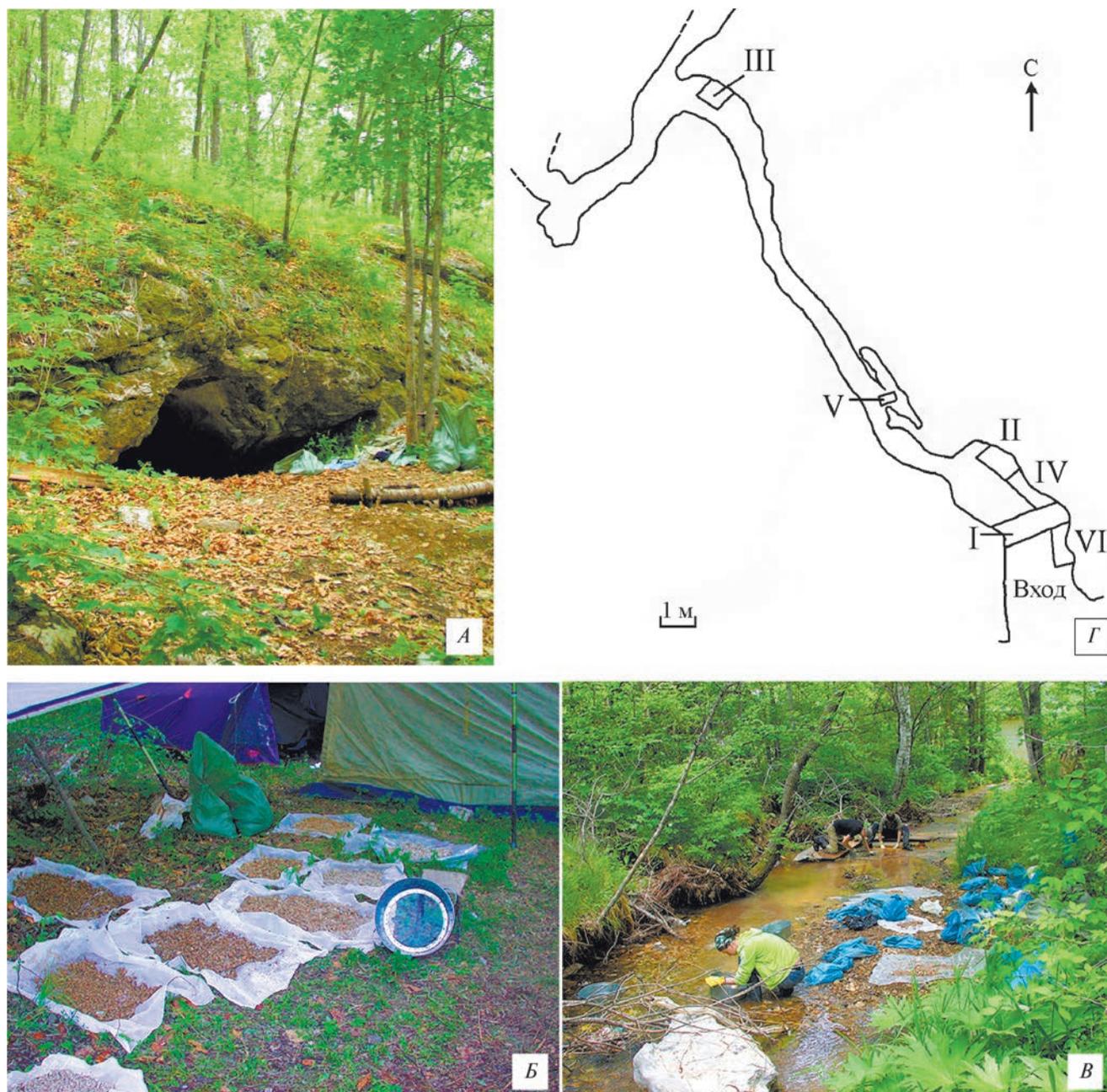


Рис. 2. Вход в пещеру (А); просеивание осадка, промывка и сушка отобранных проб на фаунистические остатки (Б, В); план пещеры (Г). Фото М. П. Тиунова. План пещеры составлен Д. А. Космач, Б. Е. Панасенко и Г. А. Исаевой (30.08.2011). Римскими цифрами обозначены номера шурфов.

В результате исследований были найдены 14 369 раковин наземных моллюсков, а также неопределимый детрит. Пробы содержали разное количество раковин (табл. 1). Количество раковин подсчитывали по методике Ложека (Ložek, 1964), согласно которой отдельные фрагменты раковины – макушка и нижний оборот с устьем – соответствовали одной раковине. Количество подсчитанных таким образом фрагментов прибавляли к целым экземплярам.

Процентные соотношения таксонов в пробах не подсчитывали, потому что, следуя методикам для правильного отражения данных, в одной пробе из аллювиальных отложений должно быть не менее 200 раковин (White et al., 2008), а в одной пробе из пещерных отложений – не менее 50 экз. (Szymanek et al., 2016). В большинстве же случаев в пещерных отложениях содержание раковин в пробах составляет менее 50 экз., что видно и на нашем материале.

Данные по средним показателям видов в конкретных слоях использованы для предварительных реконструкций палеоэкологических обстановок. Определения моллюсков сделаны по работам Лихарева и Раммельмейер (1952), Прозоровой с соавторами (2018), Сысоева и Шилейко (Sysoev, Shileyko, 2009) и даны в систематическом порядке согласно World Register of Marine Species (WoRMS).

Для описания малакозон (MZ) приняты следующие термины: абсолютный доминант (многочисленный) (более 50 %), доминант (часто встречающийся) (50–30 %), субдоминант (немногочисленный) (30–15 %), второстепенный (редкий) (15–5 %), малозначимый (единичный) вид (менее 5 %) (Баканов, 1987).

Для палеоэкологического анализа использованы данные о температуре воздуха, влажности и растительном покрове на основании изучения современных моллюсков, в т.ч. из Приморья (Россия), проанализирована литература по четвертичной малакофауне с упоминанием различных палеоэкологических факторов (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Ložek, 1964; Riedel, 1967; Puisségur, 1976; Шилейко, 1978, 1984; Willis et al., 2000; Alexandrowicz, 2002; Прозорова и др., 2007, 2018; Sysoev, Shileyko, 2009) и с учетом других опубликованных данных (Germain, 1930; Adam, 1960; Kerney et al., 1983; Kerney, Cameron, 1999; www.animalbase.uni-goettingen.de).

Фотографии раковин моллюсков сделаны на стереомикроскопе Motic SMZ-171 с камерой Motiscam-10+. Коллекция раковин моллюсков (№ 389) хранится в Институте геологии УФИЦ РАН (г. Уфа, Россия).

Для уточнения возраста рыхлых пещерных отложений было проведено радиоуглеродное AMS-датирование: 39874±133 лет NSK-850, UGAMS-21786 (зуб *Ursus thibetanus* Cuvier 1823; шурф II, гл. 0.4–0.5 м, слой 3) (Kosintsev et al., 2016, 2020), 37673±950 лет NSKA-851 (зуб *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839), шурф I, гл. 0.5–0.6 м, слой 3) (Osipova et al., 2023 в печати) и радиоуглеродное ¹⁴C датирование: 20 215±10 000 лет SPb-1057 (кости млекопитающих, шурф II, гл. 0.4–0.5 м, слой 3) (Kosintsev et al., 2020), 8590±40 лет RUSA14 (зуб *Panthera tigris* (Linnaeus 1758), шурф VI, гл. 0–0.2 м, слой 1?–2) (Sun et al., 2022 в печати), 8585±45 лет RUSA06 (зуб *Panthera tigris* (Linnaeus 1758), шурф II, гл. 0.1–0.2 м, слой 2) (Sun et al., 2022 в печати), 8570±60 лет RUSA04 (зуб *Panthera tigris* (Linnaeus 1758), шурф IV, гл. 0.2–0.3 м, слой 2) (Sun et al., 2022 в печати), 8650±70 лет RUSA12 (кость *Panthera tigris* (Linnaeus 1758), шурф IV, гл. 0–0.4 м, отвал) (Sun et al., 2022 в печати). Полученные даты позволили сопоставить рыхлые отложения с морскими изотопными стадиями МИС 3–1 и с хроностратиграфическими подразделениями начиная с позднего неоплейстоцена к голоцену.

Моллюски были условно разделены на три группы в соответствии с их предпочтением разных типов растительности (согласно P. Sümegei в Willis et al., 2000): лесные местообитания, открытые участки и промежуточные (табл. 2). В третью группу относят виды моллюсков, которые могут жить в различных типах растительности и в лесах, и на открытых пространствах, а также на увлажненных участках со скудной растительностью (влажные луга, леса, кустарники, болота и берега ручьев).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение раковин по глубинам в рыхлых отложениях шурфов. Раковины моллюсков распределены в осадочных породах неравномерно (рис. 3). Наибольшее количество раковин сосредоточено в шурфе VI на глубине 0.9–1.3 м (слои 4, низ – 6, середина); в шурфе I на глубине 0.8–1.2 м (слои 4, середина – 5); шурфе II на глубине 0.2–0.4 м (слой 3, верх), 0.6–0.8 м (слои 4, 7, верх) и 1–1.2 м (слой 7, низ). Меньшее количество раковин наблюдается в шурфе VI на глубине 0–0.2 м (верхняя часть слоя 1) и глубине 1.3–1.4 м (нижняя часть слоя 6); в шурфе I на глубине 0–0.1 м (верх слоя 1), глубине 0.2–0.3 м (верх слоя 2), 0.6–0.7 м (верх слоя 4), 1.2–1.3 м (слой 6); шурфе IV на глубинах 0.1–0.2 м (слой 2, верх), 0.5–0.6 м (слой 3, середина) и 0.7–1.1 м (слои 4–5); в шурфе II на глубине 0.9–1.0 м (слой 7, середина) и 1.2–1.5 (слой 8). В шурфе V количество раковин увеличивается вниз по глубине и максимальное их количество приурочено к глубине 0.6–0.7 м (низ слоя 1), а в шурфе III, наоборот, наибольшее количество раковин моллюсков было обнаружено на глубине 0–0.1 м (слой 1 верхняя часть), затем вниз по разрезу количество раковин значительно уменьшается.

Систематика. Найденные в отложениях пещеры раковины принадлежат только наземным моллюскам. Было определено 14 видов из 11 родов (*Carychium*, *Cochlicopa*, *Vallonia*, *Columella*, *Vertigo*, *Punctum*, *Discus*, *Euconulus*, *Hawaiiia*, *Perpolita*, *Karaftohelix*) 10 семейств (Carychiidae, Cochlicopidae, Valloniidae, Pupillidae, Punctidae, Discidae, Zonitidae, Euconulidae, Agriolimacidae, Bradybaenidae) (табл. 1, рис. 4–8).

Раковины *Carychium*, *Cochlicopa*, *Vallonia*, *Columella*, *Vertigo*, *Punctum*, *Discus*, *Hawaiiia* хорошей сохранности, встречаются целые экземпляры, белого цвета или с рыжеватым оттенком. На поверхности многих раковин наблюдается карбонатная корочка; раковины Bradybaenidae редко встречаются в целом виде, большинство находок представлено в виде отдельных фрагментов.

Ниже приведена краткая характеристика основных видов по семействам.

Ellobiidae. Род *Carychium*. Вид *Carychium pessimum* Pilsbry 1902. Раковина спиральнозавитая,

Таблица 1. Основные виды моллюсков и количество раковин в четвертичных отложениях пещеры Тетюхинская (Дальний Восток, Россия), 2012–2015 гг.

Малакозоны (MZ)	Репрезентативный номер образца	Шурф	Слой	Глубина, см	<i>Carychium pessimum</i> Pilsbry 1902	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774) / <i>Cochlicopa</i> sp.	<i>Vallonia patens</i> Rehnardt 1883	<i>Vallonia puchellia</i> (Heude 1882)	<i>Vallonia</i> sp.	<i>Columella edentata</i> (Draparnaud 1805)	<i>Vertigo</i> cf. <i>japonica</i> Pilsbry and Hirase 1904	<i>Punctum ussuriense</i> Likhatchev and Rammelmeyer 1952	<i>Discus depressus</i> (Adams 1868)	<i>Eucornutus fulvus</i> (Müller 1774)	<i>Hawaitia minuscula</i> (Binney 1841)	<i>Perrinitia petronella</i> (Feiffer 1853)	<i>Perrinitia</i> sp.	Agritollimacidae	<i>Karafiohelix maacki</i> (Gerstfeldt 1859)	<i>Karafiohelix</i> cf. <i>midlandorffii</i> (Gerstfeldt 1859)	<i>Karafiohelix dieckmanni</i> (Mousson 1887)	<i>Karafiohelix</i> sp. / Bradybaenidae	Фрагменты раковин	Общее количество раковин	
10	389/6676	VI	1	0–10		1	35						52	4	5	6									108
10	389/6677	VI	1	10–20		1	34						70	7	1	16			5				2	+	137
9	389/6678	VI	1	20–30		3	50						174	4	12	36			6				6	+	285
8	389/6679	VI	2	30–40		9	27						150	4	3	47							8	+	248
7	389/6680	VI	2	40–50		13	61	1					202	19	7	55			11				6	+	375
7	389/6681	VI	3	50–60		10	38	1					205	4		21		1	20				13	+	313
6	389/6682	VI	4	60–70		20	24						185	7		32		1	8				20	+	296
6	389/6683	VI	4	70–80		17	41						172	3	2	32						2	18	+	288
6	389/6684	VI	4	80–90		7	50						234	4	5	43					1	2	18	+	364
5	389/6685	VI	4	90–100		27	147	1					462	12		86						1	22	+	759
5	389/6686	VI	5	100–110		24	74	30					305	6	3	77							25	+	544
5	389/6687	VI	5	110–120		24	246	246					437	13	2	136							12	+	870
5	389/6688	VI	6	120–130		15		95					309	6		128							8	+	561
4	389/6689	VI	6	130–140				19					50	2		17		1					1	+	90
		VI		Всего раковин:	1	171	581	393					3007	95	40	732	3	50	1	5	159	5238			
10	389/6600, 389/6605, 389/6617	I	1	0–10		3	8						73	3		13	1						16	+	117
9	389/6601, 389/6606, 389/6618	I	1	10–20		7	41		3				153	36		19	1						22		282
8	389/6602, 389/6607, 389/6619	I	2	20–30		2	4						49	1		5							11	+	72
7	389/6603, 389/6608	I	2	30–40		14	24						104	23		35							30		230
7	389/6609, 389/6620	I	3	40–50		6	1						93	4		14							23		141
7	389/6610, 389/6621	I	3	50–60		17	42	2					155	25	2	22							4	+	288

Таблица 1. Окончание

Малакозоны (MZ)	Регистрационный номер образца	Шурф	Слой	Глубина, см	<i>Carychium pessimum</i> Pilsbry 1902	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774) / <i>Cochlicopa</i> sp.	<i>Vallonia patens</i> Rehnardt 1883	<i>Vallonia puehella</i> (Heude 1882)	<i>Vallonia</i> sp.	<i>Colymbella edentata</i> (Draparnaud 1805)	<i>Vertigo</i> cf. <i>japonica</i> Pilsbry and Hirase 1904	<i>Punctum ussuriense</i> Likharev and Rammelmeyer 1952	<i>Discus depressus</i> (Adams 1868)	<i>Euconulus fulvus</i> (Müller 1774)	<i>Hawaita minuscula</i> (Bimey 1841)	<i>Perronia petronella</i> (Fieffer 1853)	<i>Perronia</i> sp.	Agrotiimacidae	<i>Karafonelix maacki</i> (Gerstfeldt 1859)	<i>Karafonelix</i> cf. <i>midendorffi</i> (Gerstfeldt 1859)	<i>Karafonelix dieckmani</i> (Mousson 1887)	<i>Karafonelix</i> sp. / <i>Bradybaenidae</i>	Фрагменты раковин	Общее количество раковин
1	389/6643	II	6	120–130		2	1						55	1		6								69
1	389/6644	II	6	130–140		6							48	2		7						5		68
1	389/6645	II	7	140–150									12			1						2		15
		II		Всего раковин:		162	417	7	2	1	1	1	2338	303	20	294		4	80	3	97		3729	
10	389/6668	V	1	0–10		1	6						11	2	1	1								22
10	389/6669	V	1	10–20		1	3						16	1							2			23
10	389/6670	V	1	20–30		1	12						36	3		4			1					57
10	389/6671	V	1	30–40			10						17			4								32
9	389/6672	V	1	40–50		1	14						37	2	1	4					2			61
9	389/6673	V	1	50–60			7						37	1		5								53
9	389/6674	V	1	60–70		2	26						57	9	1	2								98
		V		Всего раковин:		6	78						211	18	3	20			6			4	346	
9–10	389/6646	III	1	0–10		4	3						57	8		4								81
7–8	389/6647	III	3	20–30									9											13
7–8	389/6648	III	3	30–40		1							15											18
7–8	389/6649	III	3	40–50		1							15	1		1								22
7–8	389/6650	III	3	50–60		1							10	1										12
7–8	389/6651	III	3	60–70									10											12
7–8	389/6652	III	4	70–80									9	2								7		18
5	389/6653	III	5	100–110			3						4			1								9
5	389/6654	III	5	110–120		1	2	1					6											10
5	389/6655	III	5	120–130				1					6	1		1						2		11
		III		Всего раковин:		8	8	2					141	13		7			9			18	206	
				Общее количество раковин		487	1401	539	3	2	1	1	9018	600	84	1478	2	7	214	13	5	513	14369	

+ не подсчитанные фрагменты. Пустые клетки — нет данных. 389/6655 — номер коллекции/регистрационный номер образца.

Таблица 2. Экологические характеристики видов моллюсков, обнаруженных в верхнелейстоценовых-голоценовых отложениях пещеры Тетюхинская (Приморье, Россия)

№	Вид	Современное географическое распространение	Температура	Влажность	Экология (местообитание)	Литературные источники
1	<i>Sargchium pessimum</i> Pilsbry 1902	Палеарктика. Южное Приморье, Япония, Корея	Мезофильный	Гигрофильный	Промежуточные местообитания. Влажная среда (леса, луга в долинах рек, на болотах); под опавшими листьями, гнилой древесинной, на болотных кочках. Не переносит засухи. Выдерживает длительные паводки и затопления. Обитает на равнинах и в горах (до 1800 м)	Pilsbry, 1902; Лихарев, Раммельмейер, 1952; Sysoev, Shileyko, 2009; Прозорова и др., 2018; MolluscaBase
2	<i>Sochlicopa lubrica</i> (O. F. Müller 1774)	Палеарктика. От Западной Европы до Центральной Сибири (Иркутск), в Центральной Азии, Курильские острова	Мезофильный	Мезофильный / субгигрофильный	Промежуточные местообитания. Широкая экологическая амплитуда, обычно обитает в умеренно влажных местообитаниях, долинных лугах и лесах, под камнями и валунником. Переносит некарбонатные почвы. Обитает на равнинах и в горах (до 2600 м)	Getmain, 1930; Лихарев, Раммельмейер, 1952; Ložek, 1964; Puisségur, 1976; Шилейко, 1984; Alexandrowicz, 2002; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase
3	<i>Vallonia patens</i> Reinhardt 1883	Палеарктика. Южное Приморье, Китай	Мезофильный	Мезофильный	Предпочитает лесные массивы (долинные широколиственные леса). Обитает во влажной лиственной подстилке	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1984; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase
4	<i>Vallonia pulchellula</i> (Heude 1882)	Палеарктика. Южное Приморье, Владивосток, Япония, Корея, Китай	Мезофильный	Субгигрофильный	Предпочитает лесные массивы (долинные широколиственные леса). Обитает во влажной лиственной подстилке, дернине, во влажных расщелинах скал вдоль побережья	Прозорова и др., 2018; Gerber, 1996
5	<i>Columella edentula</i> (Draparnaud 1805)	Голарктика. Европа, кроме южных районов, Кавказ, Закавказье, Сахалин, Курильские острова, Камчатка, полуостров Корея, Япония, частично Китай, Средняя Азия, Северная Америка	Мезофильный (эвритермный)	Субгигрофильный	Промежуточные местообитания. Населяет пойменные луга с высокой травой, обитает около водоемов, в лесах, в зарослях кустарников, на опушках лиственных лесов; часто поднимается по стеблям травы. Встречается на хорошо увлажненных склонах в осыпях и в трещинах скал. Не переносит засухи. Питается при дневной температуре 10°C. Обитает на равнинах и в горах (до 2300 м)	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Ložek, 1964; Шилейко, 1984; Прозорова и др., 2007; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase

Таблица 2. Окончание

№	Вид	Современное географическое распространение	Температура	Влажность	Экология (местообитание)	Литературные источники
6	<i>Vertigo cf. japonica</i> Pilsbry et Hirase 1904	Палеарктика. Южное Приморье, Южные Курилы, Япония, Корея	Мезофиль- ный	Субгигро- фильный	Промежуточные местообитания. Населяет преимущественно опушки лиственных лесов и редколесья; живет в лиственной подстилке	Лихарев, Раммель- мейер, 1952; Ши- лейко, 1984; Sysoev, Shileyko, 2009
7	<i>Ripidium ussuriense</i> Likharev et Rammelmeyer 1952	Палеарктика. Южное Приморье, Сахалин	Мезофиль- ный	Мезо- фильный	Предпочитает лесные массивы или влажные открытые пространства. Обитает под опавшими листьями, валежником и камнями	Лихарев, Раммель- мейер, 1952; Sysoev, Shileyko, 2009
8	<i>Discus depressus</i> (A. Adams 1868)	Палеарктика. Северная Евразия от Европы до Вос- точной Сибири. В том числе: Даль- ний Восток, Саха- лин, Камчатка, Ку- рильские и Коман- дорские острова, север Хабаровского края, окрестности озера Байкал	Мезофиль- ный	Мезо- фильный	Предпочитает лесные массивы. Живет под опавшими листьями, под корой старых деревьев, на замшелых стволах, под сырым валежником и камнями Обитает на равнинах и в горах (до 2800 м)	Лихарев, Раммель- мейер, 1952; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase
9	<i>Eisopinus fubus</i> (O. F. Müller 1774)	Голарктика	Мезофиль- ный	Мезо- фильный	Предпочитает лесные массивы. Редко встречается на сухих лугах и в травяни- стых горных местообитаниях. Живёт в лиственной подстилке, под корой мертвых деревьев, во влажных лишайниках. Обитает на равнинах и в горах (до 2900 м)	Germain, 1930; Ли- харев, Раммель- мейер, 1952; Ložek, 1964; Puisségur, 1976; Alexandrowicz, 2002; Sysoev, Shileyko, 2009; Прозорова и др., 2018; AnimalBase
10	<i>Hawaiiia minuscula</i> (Binney 1841)	Палеарктика. Южное Приморье, Северная Америка, Аляска, Япония, Корея, Тайвань	Мезофиль- ный	Мезо- фильный	Промежуточные местообитания. Лиственные и смешанные леса, кустарники, среди камней на травянистых склонах, по обочинам дорог и на открытых местах. Оби- тает в лиственной подстилке или на голой земле	Лихарев, Раммель- мейер, 1952; Riedel, 1967; Kaszuba, Stworzewicz, 2008; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase

№	Вид	Современное географическое распространение	Температура	Влажность	Экология (местообитание)	Литературные источники
11	<i>Perpolita petronella</i> (L. Pfeiffer 1853)	Палеарктика. Европа, Кавказ, Сибирь, Забайкалье	Мезофильный	Мезофильный	Промежуточные местообитания. Леса, сырые луга, болота. Широкая экологическая амплитуда. Обитает на равнинах и в горах (до 2700 м)	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Ložek, 1964; Alexandrowicz, 2002; Sysoev, Shileyko, 2009; AnimalBase
12	Agriolimacidae	Голарктика. В том числе: Алтай, Восточная Сибирь, Приморский край, бассейн среднего и южного Амура, Южный Сахалин	Мезофильный	Мезофильный	Предпочитает лесные массивы (смешанные и лиственные леса). Обитает во влажной лиственной подстилке, часто встречается по берегам рек и в пойменных лесах	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Sysoev, Shileyko, 2009
13	<i>Karafiiohelix maacki</i> (Gerstfeldt 1859)	Палеарктика. Приморский край, бассейн нижнего и среднего Амура, Северный Китай (бассейн Янцзы), северная часть Корейского полуострова, территория Маньчжурии	Мезофильный	Мезофильный	Предпочитает лесные массивы (смешанные и лиственные леса). Наибольшей плотности достигает в лиственной подстилке влажных лесов. При высокой влажности перебирается на деревья. Населяет равнины (поймы) и поднимается на вершины холмов	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978; Sysoev, Shileyko, 2009; Прозорова и др., 2018
14	<i>Karafiiohelix middendorffi</i> (Gerstfeldt 1859)	Палеарктика. Приморский край, бассейн нижнего и среднего Амура	Мезофильный	Мезофильный	Предпочитает лесные массивы (смешанные и долинные широколиственные леса). Обитает во влажных местах, в пойме (трава, кустарники), влажной лиственной подстилке, у воды; часто встречается в сырых оврагах	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978; Sysoev, Shileyko, 2009; Прозорова и др., 2018
15	<i>Karafiiohelix dieckmanni</i> (Mousson 1887)	Палеарктика. Южное Приморье и близлежащие острова, бассейн нижнего и среднего Амура	Мезофильный	Субгигрофильный	Предпочитает лесные массивы. Встречаются чаще всего на заболоченных участках, среди зарослей травы	Лихарев, Раммельмейер, 1952; Шилейко, 1978; Sysoev, Shileyko, 2009

веретеновидная (высота раковины 1.9 мм, диаметр 0.5 мм); оборотов 5.5, округлые, ступенчатые, покрытые тонкой штриховкой, разделенные глубоким швом. Макушка округлая, высокая. Устье овальное, слегка вдавленное с палатального края, края устья утолщены и отвернуты. В устье 2 зуба: колумеллярный и палатальный. Пупок узкий, прикрыт отворотом колумеллярного края (рис. 4А–4С).

Cochlicopidae. Род *Cochlicopa*. Вид *Cochlicopa lubrica* (Müller 1774) раковина спиральнозавитая, веретеновидно-коническая, гладкая (высота раковины 5–6 мм, диаметр 2–2.1 мм); состоит из 5.5–6 слабовыпуклых оборотов, на поверхности которых наблюдается сглаженная исчерченность. Обороты разделены неглубоким швом. Макушка округлая, сужающаяся кверху. Устье овальное, наверху заостренное, края устья не отвернуты, с утолщением. Пупок полностью закрыт отворотом колумеллярного края (рис. 5А–5С).

Valloniidae представлено родом *Vallonia* и двумя видами *Vallonia patens* Reinhardt 1883 и *Vallonia pulchellula* (Heude 1882).

Vallonia patens Reinhardt 1883 раковина спиральнозавитая в виде низкого конуса (высота раковины 0.8–1 мм, диаметр 2–2.1 мм); состоит из 3.5 округлых оборотов, покрытых тонкой штриховкой. Последний оборот к устью опущен и немного расширяется, сверху уплощен, по периферии угловатый. Макушка округлая, не выступающая. Устье овальное, места его прикрепления сближены; края устья отвернуты, с очень слабой губой. Пупок широкий, перспективный, просматриваются все обороты (рис. 6Е–6Н).

Vallonia pulchellula (Heude 1882) раковина спиральнозавитая, низко конической формы (высота раковины 1–1.1 мм, диаметр 2–2.1 мм); состоит из 3.5 округлых оборотов, покрытых неравномерной штриховкой. Последний оборот к устью расширяется и немного опускается. Макушка округлая, невысокая. Устье округлое, места его прикрепления сближены; края устья тонкие, не отвернуты. Пупок очень широкий (рис. 6I–6L).

Vertiginidae. Род *Vertigo*. Вид *Vertigo* cf. *japonica* Pilsbry et Hirase 1904. Раковина спиральнозавитая, овально-коническая, тонкостенная (высота раковины 1.9 мм, диаметр 0.8 мм); состоит из 5.5 выпуклых оборотов, покрытых тонкой штриховкой и разделенных глубоким швом. Последний оборот сужается книзу. Макушка округлая, высокая. Устье округлое, сверху скошенное, с вдавлением на палатальном крае. Края устья тонкие, слабо отвернуты. В устье 4 зуба: париетальный, колумеллярный и 2 палатальных. Пупок узкий, частично прикрыт отворотом колумеллярного края (рис. 4G–4I).

Truncatellinidae. Род *Columella*. Вид *Columella edentula* (Draparnaud 1805). Раковина спиральнозавитая, цилиндрическая, тонкостенная, с тонкой

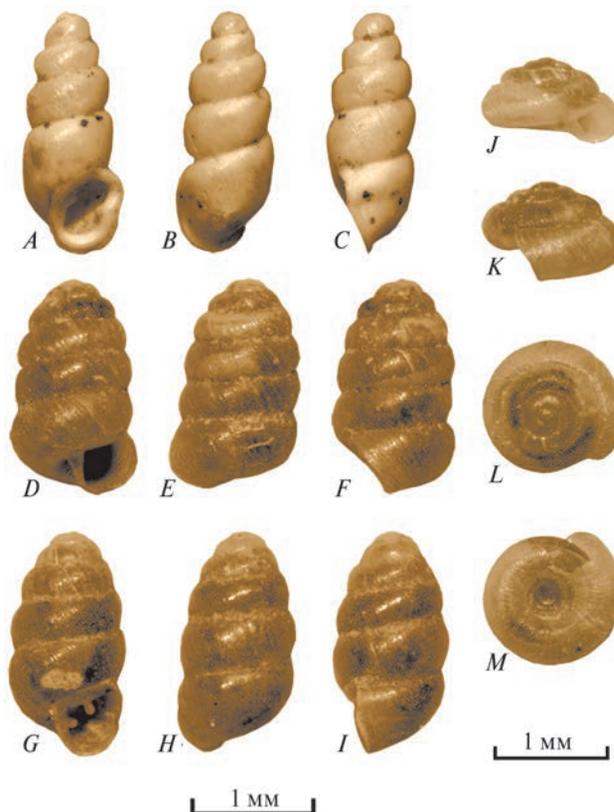


Рис. 4. Виды моллюсков родов *Carychium*, *Columella*, *Vertigo* и *Punctum* из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия).

А–С–*Carychium pessimum*, ИГ № 389/6685/1, шурф VI, глубина 0.9–1 м (А – вид со стороны устья, В – вид со стороны, обратной устью, С – вид сбоку); D–F–*Columella edentula*, ИГ № 389/6632/5, шурф II, глубина 0.1–0.2 м (D – вид со стороны устья, E – вид со стороны, обратной устью, F – вид сбоку); G–I–*Vertigo* cf. *japonica*, ИГ № 389/6633/7, шурф II, глубина 0.2–0.3 м (G – вид со стороны устья, H – вид с обратной стороны устья, I – вид сбоку); J–M–*Punctum ussuriensis*, ИГ № 389/6633/8, шурф II, глубина 0.2–0.3 м (J – вид со стороны устья, K – вид сбоку, L – вид со стороны макушки, M – вид со стороны пупка). ИГ № 389/6685/1 – регистрационный номер образца.

и неравномерной штриховкой (высота раковины 2 мм, диаметр 1 мм). Оборотов 6–6.5, округлые, выпуклые, разделены глубоким швом. Ширина оборотов постепенно увеличивается сверху вниз. Макушка округлая, высокая. Устье округлое, сверху скошенное, края устья тонкие. Пупок узкий (рис. 4D–4F).

Punctidae. Род *Punctum*. Вид *Punctum ussuriense* Likharev et Rammelmeyer 1952. Раковина спиральнозавитая, низко коническая с куполовидным очертанием завитка (высота раковины 0.7 мм,

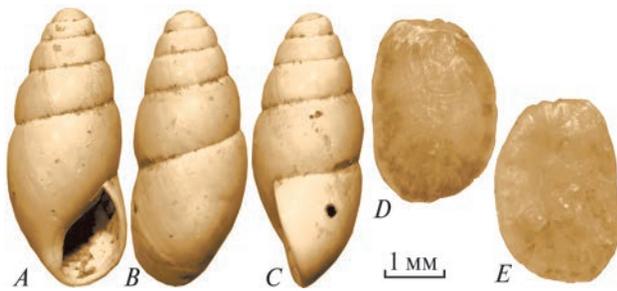


Рис. 5. Виды моллюсков рода *Cochlicopa* и семейства Agriolimacidae из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия).

A–C – *Cochlicopa lubrica*, ИГ № 389/6701/2, шурф IV, глубина 0.4–0.5 м (*A* – вид со стороны устья, *B* – вид со стороны, обратной устью, *C* – вид сбоку); *D–E* – Agriolimacidae, ИГ № 389/6689/13, шурф VI, глубина 1.3–1.4 м (*D* – раковина со стороны нуклеуса, *E* – раковина с обратной стороны от нуклеуса). ИГ № 389/6701/2 – регистрационный номер образца.

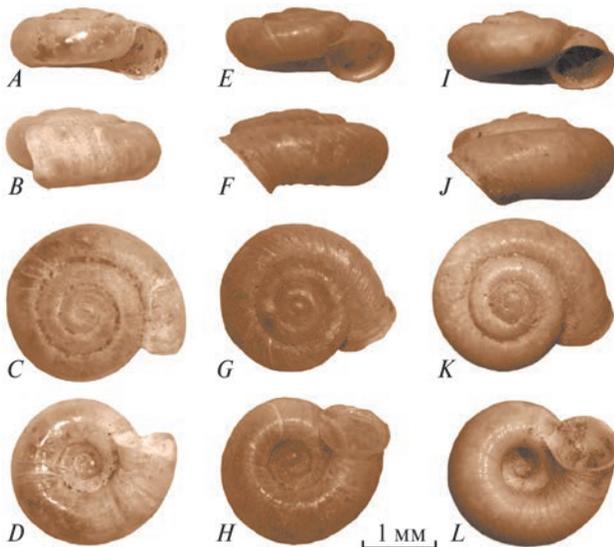


Рис. 6. Виды моллюсков родов *Hawaiiia* и *Vallonia* из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия).

A–D – *Hawaiiia minuscula*, ИГ № 389/6667/10, шурф IV, глубина 0–0.7 м (*A* – вид со стороны устья, *B* – вид сбоку, *C* – вид со стороны макушки, *D* – вид со стороны пупка); *E–H* – *Vallonia patens*, ИГ № 389/6669/3, шурф V, глубина 0.1–0.2 м (*E* – вид со стороны устья, *F* – вид сбоку, *G* – вид со стороны макушки, *H* – вид со стороны пупка); *I–L* – *Vallonia pulchellula*, ИГ № 389/6687/4, шурф VI, глубина 1.1–1.2 м (*I* – вид со стороны устья, *J* – вид сбоку, *K* – вид со стороны макушки, *L* – вид со стороны пупка). ИГ № 389/6667/10 – регистрационный номер образца.

диаметр 1 мм); 3.5 сильновыпуклых оборота, покрытых тонкой и густой штриховкой, разделены глубоким швом. Макушка округлая, высокая. Устье округлое, скошенное; края тонкие, не отвернуты. Внутри устья на колумеллярной стороне находится небольшое уплотнение. Пупок очень широкий (рис. 4J–4M).

Discidae. Род *Discus*. Вид *Discus depressus* (Adams 1868). Раковина спиральнозавитая, низко коническая (высота раковины 2–3 мм, диаметр 4.5–5.5 мм); обороты 4–4.5, выпуклые, тонко ребристые, последний оборот угловатый. Макушка округлая, высокая. Устье округлое, скошенное, края тонкие. Пупок широкий, перспективный (рис. 7I–7L).

Gastrodontidae. Род *Perpolita*. Вид *Perpolita petronella* (Pfeiffer 1853). Раковина спиральнозавитая, низко коническая (высота раковины 1.9–2.1 мм, диаметр 2.5–4 мм); обороты 3.5–4, округлые, тонко исчерченные, разделены неглубоким швом. Последний оборот широкий. Макушка невысокая, округлая. Устье овальное, усеченное, вытянутое, опущено вниз. Пупок широкий, перспективный (рис. 7E–7H).

Pristilomatidae. Род *Hawaiiia*. Вид *Hawaiiia minuscula* (Binney 1841). Раковина спиральнозавитая, низко коническая, тонкостенная (высота раковины 1–1.1 мм, диаметр 2–2.1 мм); обороты 4–4.5, округлые, тонко и густо исчерченные, разделены глубоким швом. Макушка невысокая, закругленная. Устье округлое, немного скошенное; края устья тонкие, не отвернуты. Пупок широкий (рис. 6A–6D).

Euconulidae. Род *Euconulus*. Вид *Euconulus fulvus* (Müller 1774). Раковина спиральнозавитая, широко коническая (высота раковины 2–3 мм, диаметр 2–2.5 мм); обороты 5–6, выпуклые, покрытые тонкой и густой исчерченностью, разделенные глубоким швом. Последний оборот по периферии немного угловатый. Макушка высокая, округлая. Устье округлое, сверху скошенное, неширокое. Пупок закрыт колумеллярным краем устья (рис. 7A–7D).

Agriolimacidae. Представлены редуцированными раковинами моллюсков; известковые, утолщенные овальные пластинки белого цвета. Нуклеус (эмбриональная часть раковины) небольшой, сдвинут к краю пластины; на спатуле (основная часть пластины) находятся линии нарастания, которые выражены нечетко (длина спатулы 3–4.1 мм, ширина 2 мм) (рис. 5D–5E).

В связи с отсутствием сравнительных коллекций и недостаточностью литературных данных как по ископаемым, так и по рецентным материалам, касающихся описаний раковин слизней, авторы не стали относить найденные образцы к какому-либо роду и виду, а указали только семейство, название которого согласовано с П. В. Кияшко.

Caenaidae. Под *Karaftohelix*. Виды *Karaftohelix maackii* (Gerstfeldt 1859), *Karaftohelix cf. middendorffi* (Gerstfeldt 1859) и *Karaftohelix dieckmanni* (Mousson 1887).

Раковина *Karaftohelix maackii* (Gerstfeldt 1859) спиральнозавитая, кубаревидная, (высота раковины 8.5–13 мм, диаметр 14–19 мм); обороты 6.5–7, округлые, покрыты тонкой ребристостью, разделены глубоким швом. Последний оборот немного больше предпоследнего. На оборотах сохраняются спиральные полосы коричневого цвета, которые расположены под швом, на периферии последнего оборота и на нижней стороне раковины. Макушка широкая, округлая. Устье округлое, скошенное, оттянуто вниз и в сторону. Края устья тонкие, отвернутые. Пупок открытый, немного прикрыт отворотом колумеллярно-края (рис. 8I–8L).

Раковина *Karaftohelix cf. middendorffi* (Gerstfeldt 1859) спиральнозавитая, низко коническая, тонкостенная (высота раковины 10–17 мм, диаметр 14–19 мм); обороты 6–6.5, округлые, ребристо-исчерченные с густыми и тонкими спиральными линиями. Последний оборот к устью не опущен; по периферии последнего оборота расположена темная полоса (может отсутствовать), плавно переходящая на предыдущие обороты, где тесно прилегает к основанию шва. Макушка округлая, широкая, невысокая. Устье округлое, усеченное, края устья отвернуты, с белой губой внутри. Пупок широкий (рис. 8E–8H).

Раковина *Karaftohelix dieckmanni* (Mousson 1887) спиральнозавитая, низко коническая, невысокая (высота раковины 5–7 мм, диаметр 12–13 мм); 5 округлых оборотов, ребристо-исчерченных тонкими спиральными линиями. Макушка округлая, невысокая. Устье округлое, оттянуто в сторону и немного опущено вниз; края устья широкие и отвернутые (рис. 8A–8D).

Палеоэкологические данные. Чувствительность моллюсков к условиям окружающей среды, особенно к таким факторам, как температура, влажность и растительность, проявляется достаточно четко. Поэтому все изученные виды были охарактеризованы по указанным выше критериям. Анализ данных показал, что по температурному предпочтению найденные моллюски являются мезофилами, т.е. они предпочитают обитать в условиях умеренного климата. По отношению к влажности были выделены три группы моллюсков: субгигрофильные, гигрофильные (обитающие в условиях повышенной влажности) и мезофильные, переносящие умеренную влажность. По предпочтениям к различным типам растительности моллюски были разделены на виды, обитающие в лесной местности, и виды промежуточных местообитаний (табл. 2).

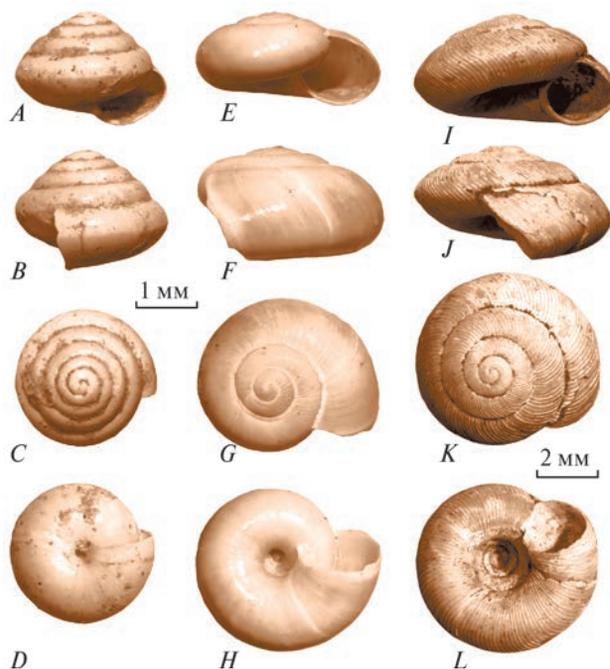


Рис. 7. Виды моллюсков родов *Discus*, *Euconulus* и *Perpolita* из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия).

A–D – *Euconulus fulvus*, ИГ № 389/6627/11, шурф I, глубина 1.1–1.2 м (A – вид со стороны устья, B – вид сбоку, C – вид со стороны макушки, D – вид со стороны пупка); E–H – *Perpolita petronella*, ИГ № 389/6628/12, шурф I, глубина 1.2–1.3 м (E – вид со стороны устья, F – вид сбоку, G – вид со стороны макушки, H – вид со стороны пупка); I–L – *Discus depressus*, ИГ № 389/6664/9, шурф IV, глубина 0.9–1 м (I – вид со стороны устья, J – вид сбоку, K – вид со стороны макушки, L – вид со стороны пупка). ИГ № 389/6627/11 – регистрационный номер образца.

ОБСУЖДЕНИЕ

При составлении характеристик экологических зон нами были взяты за основу наиболее показательные данные по шурфам VI и I, тогда как материалы по другим шурфам мы используем как дополнительные, потому что от входа в глубь пещеры четко наблюдаются изменения в количественном и видовом составе комплексов моллюсков (рис. 3).

Анализ фаунистического состава показал, что все найденные раковины моллюсков по количеству и процентному соотношению относятся к трем категориям. Абсолютно доминирующим видом в отложениях всех шурфов является вид *Discus depressus*, он составляет 63 % от всех определенных раковин (табл. 1, рис. 3). Второстепенные (или редкие) виды – *Vallonia patens* и *Perpolita petronella*, они составляют 10 % от общего количества определенных раковин. Наименее малочисленные (или единичные) виды, доля которых составляет от 0.01 до

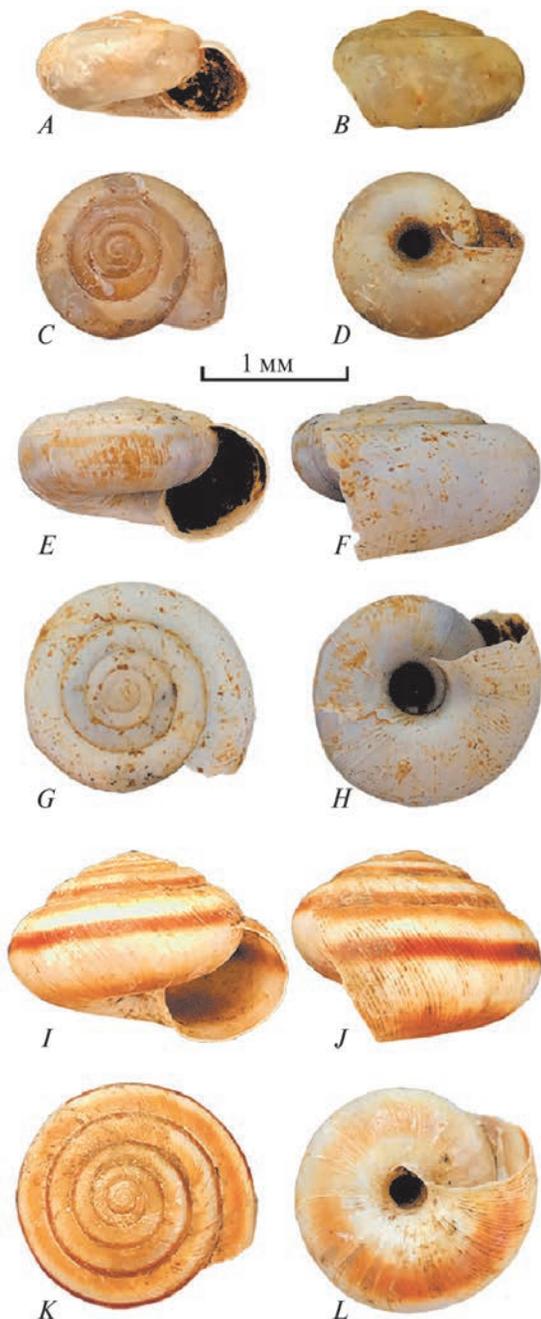


Рис. 8. Виды моллюсков рода *Karafiohelix* из рыхлых отложений позднего неоплейстоцена и голоцена пещеры Тетюхинская (Приморский край, Россия). *A–D* – *Karafiohelix dieckmanni*, ИГ № 389/6683/16, шурф VI, глубина 0.7–0.8 м (*A* – вид со стороны устья, *B* – вид сбоку, *C* – вид со стороны макушки, *D* – вид со стороны пупка); *E–H* – *Karafiohelix* cf. *middendorffi*, ИГ № 389/6626/15, шурф I, глубина 1–1.1 м (*E* – вид со стороны устья, *F* – вид сбоку, *G* – вид со стороны макушки, *H* – вид со стороны пупка); *I–L* – *Karafiohelix maacki*, ИГ № 389/6676/14, шурф VI, глубина 0–0.1 м (*I* – вид со стороны устья, *J* – вид сбоку, *K* – вид со стороны макушки, *L* – вид со стороны пупка). ИГ № 389/6683/16 – регистрационный номер образца.

4 % для разных видов, относятся к третьей категории. В результате анализа видового состава моллюсков и их экологических предпочтений выделены 10 малакозон (MZ); малакозоны сопоставлены со слоями в шурфах; на основе малакозон охарактеризованы палеобиотопы. Ниже приведена характеристика малакозон.

Малакозона 1 (MZ1) выделена в шурфе II (гл. 1.2–1.5 м, слой 8). Определено 152 раковины моллюсков, которые относятся к 7 видам. Большинство моллюсков являлись лесными видами (71 %, 5 видов) и предпочитали мезофильные условия по температуре и влажности. Некоторые виды характерны для промежуточных мест обитания (29 %, 2 вида). Во время накопления отложений ландшафт был представлен смешанными лесами на склонах и широколиственными лесами в долинах рек с влажной лиственной подстилкой, а также открытыми пространствами среди леса (опушки, поляны) и в долинах рек (влажные луга, кустарники). Вероятно, климат был умеренно-прохладным.

Малакозона 2 (MZ2) выделена в шурфе II (гл. 1–1.2 м, слой 7). Определено 509 раковин 7 видов. Так же как и в MZ1, преобладают лесные виды (71 %, 5 видов) и типичные виды промежуточных мест обитания (29 %, 2 вида), живущие в мезофильных условиях по температуре и влажности. Увеличение количества экземпляров *Vallonia pulchellula* и *Cochlicopa lubrica* снизу вверх по разрезу указывает на повышение влажности климата. Во время накопления отложений ландшафт оставался без изменений (как и во время формирования MZ1). Вероятно, климат был умеренным; но более влажным, по сравнению с MZ1, на что указывает трехкратное увеличение количества раковин.

Малакозона 3–4 (MZ3–4) выделена в шурфе II (гл. 0.9–1 м, слой 7). Определена 91 раковина моллюсков 6 видов. Преобладают лесные виды (4 вида, или 60 %), предпочитающие мезофильные условия обитания по температуре и влажности. Резкое уменьшение количества раковин моллюсков, по сравнению с MZ2, указывает на менее благоприятные условия обитания животных. По-прежнему на территории вокруг пещеры произрастали леса, но их площадь сократилась и увеличились площади, занятые промежуточными местообитаниями (2 вида, или 40 %). Вероятно, климат был умеренно-прохладным.

Малакозона 4 (MZ4) была выделена в шурфах VI и I (гл. 1.3–1.4 м, слой 6). Определено 96 раковин моллюсков, которые принадлежат 5 видам. Большинство видов предпочитали мезофильные условия обитания по температуре и влажности, также преобладают лесные виды. Зона характеризуется небольшим количеством раковин моллюсков, как и в MZ3–4, что также указывает на неблагоприятные условия обитания животных. На

территории вокруг пещеры продолжали произрастать леса (65 %, 4 вида) и существовали промежуточные пространства, занятые травянистой растительностью и кустарниками (35 %, 1 вид). Находки раковин слизней указывают на повышенную влажность в биотопах. Вероятно, климат все еще был умеренно-прохладным, но более влажным по сравнению с MZ3-4.

Малакозона 5 (MZ5) выделена в шурфе VI (гл. 0.9–1 м, слои 4–6) и шурфах I–IV. Зона охарактеризована 5703 раковинами моллюсков 11 видов. Большинство раковин принадлежит моллюскам лесных видов, которые предпочитали мезофильные условия обитания по температуре и влажности. Зона характеризуется большим количеством раковин и видов моллюсков по сравнению с другими зонами, что указывает на оптимально благоприятные условия их существования. Вокруг пещеры произрастали леса (61 %, 8 видов) с промежуточными пространствами, занятыми травянистой растительностью и кустарниками (39 %, 3 вида). Присутствие гигрофильных и субгигрофильных видов (*Sarychium pessimum*, *Cochlicopa lubrica*, *Karafthohelix dieckmanni*) указывает на повышенную влажность в биотопах. Вероятно, климат был умеренно-теплым, влажным.

Малакозона 6 (MZ6) выделена в шурфе VI (гл. 0.6–0.9 м, слой 4) и в шурфах I, IV, II. Было определено 1396 раковин моллюсков 11 видов. Преобладают лесные виды, которые жили в мезофильных условиях по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом уменьшением количества раковин моллюсков по сравнению с MZ5, что указывает на некоторое ухудшение условий их существования. Пространства, занятые лесами (72.5 %, 8 видов), увеличились по сравнению с промежуточными местообитаниями (27.5 %, 3 вида). Вероятно, климат был умеренным и влажным.

Малакозона 7 (MZ7) выделена в шурфе VI (гл. 0.4–0.6 м, слои 2–3) и шурфах I, IV, II. Зона охарактеризована 3505 раковинами моллюсков 12 видов. Виды преимущественно лесные, обитали в мезофильных условиях по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом увеличением количества раковин моллюсков, что указывает на некоторое улучшение условий их существования. Пространства, занятые лесами, немного уменьшились по площади (64.5 %, 7 видов) по сравнению с зоной MZ6, существовали и промежуточные местообитания (35.5 %, 5 видов). Вероятно, климат был умеренным и влажным.

Малакозона 8 (MZ8) была выделена в шурфе VI (гл. 0.3–0.4 м, слой 2) и шурфах I, IV, II. Определено 642 раковины моллюсков 7 видов. Большинство видов предпочитали мезофильные условия обитания по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом уменьшением количества раковин моллюсков по сравнению с зоной MZ7,

что указывает на некоторое ухудшение условий их существования. Немного увеличилась площадь, занятая лесами (75 %, 5 видов) по сравнению с зоной MZ7; промежуточные местообитания составляли (25%, 2 вида). Вероятно, климат был умеренным (возможно, прохладным).

Малакозона 9 (MZ9) выделена в шурфе VI (гл. 0.2–0.3 м, слой 1) и в шурфах I, IV и V. Было определено 1059 раковин моллюсков 6 видов. Анализ моллюсков, согласно их современным экологическим предпочтениям, показывает, что большинство видов обитали в мезофильных условиях по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом небольшим увеличением количества раковин моллюсков по сравнению с MZ8, что указывает на некоторое улучшение условий их существования. Пространства, покрытые лесами (50 %, 3 вида) и промежуточные местообитания (50 %, 3 вида), занимали примерно одинаковые площади. Вероятно, климат был умеренным.

Малакозона 10 (MZ10) выделена для шурфа VI (гл. 0–0.2 м, слой 1) и шурфов I и V. Было определено 362 раковины моллюсков 7 видов. Большинство видов предпочитали мезофильные условия обитания по температуре и влажности. Зона характеризуется в целом уменьшением количества раковин моллюсков по сравнению с MZ9, что указывает на некоторое ухудшение условий их существования. Пространства, занятые лесами (58.5 %, 4 вида) и промежуточные местообитания (41.5 %, 3 вида), были примерно одинаковыми по площади. Вероятно, климат был умеренным.

Сравнить полученные данные по ископаемой малакофауне с ныне живущими видами в окрестностях пещеры Тетюхинская на данном этапе затруднительно, т.к. сборы современных моллюсков в районе пещеры не проводились. Из публикаций по изучению фауны моллюсков в целом по региону и сопредельным территориям (Прозорова и др., 2007, 2018, 2020; Розорова, 2012, 2020, 2020a; Розорова, Фоменко, 2015), а также основываясь на литературных источниках, приведенных в табл. 2, известно, что практически все виды моллюсков, обитавшие в позднем плейстоцене и раннем голоцене по данным из пещеры Тетюхинская, обитают и сейчас на территории Приморья. Для видов *Cochlicopa lubrica* (Müller 1774) и *Perpolita petronella* (L. Pfeiffer 1853), по литературным данным, отсутствует указание на их распространение на территории Приморья: *Cochlicopa lubrica* обитает от Западной Европы до Центральной Сибири (Иркутск), в Центральной Азии и на Курильских о-вах (Pearce et al., 2002; Sysoev, Shileyko, 2009); *Perpolita petronella* обитает в лесах Восточно-Европейской равнины и Сибири (Sysoev, Shileyko, 2009), а также в Забайкалье (Лихарев, Раммельмейер, 1952). Изучение современных моллюсков на территории Приморья поможет уточнить ареалы этих видов.

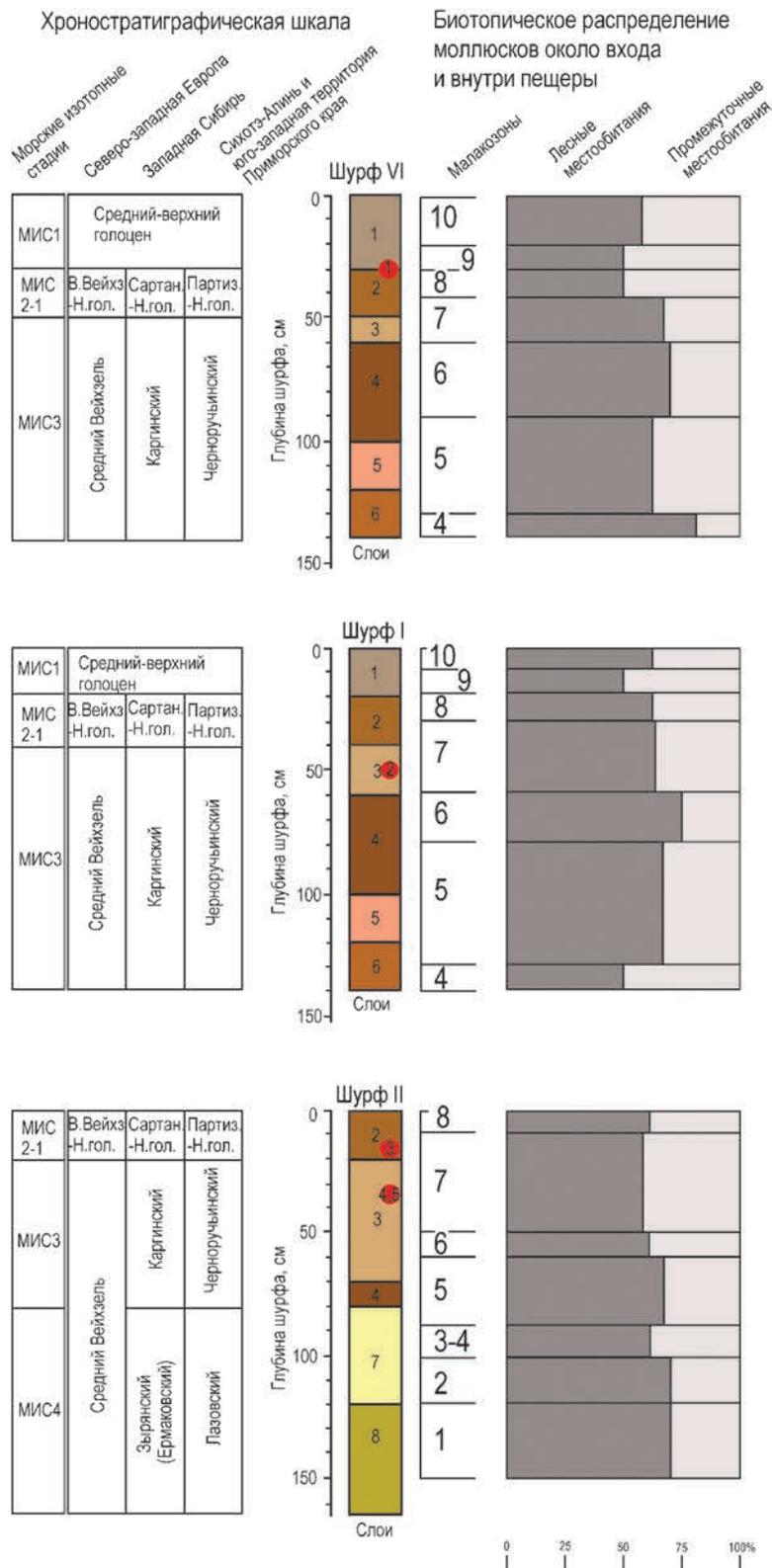


Рис. 9. Реконструкция палеоэкологических условий позднего неоплейстоцена и голоцена в районе пещеры Тетюхинская по данным, полученным в результате изучения видового и количественного разнообразия наземных моллюсков. Красными точками с цифрами указаны места отбора радиоуглеродных дат: 1—8590 ± 40 лет RUSA14; 2—37673±950 лет NSKA-851; 3—39874±133 лет NSK-850, UGAMS-21786; 4—20215±10000 лет SPb-1057; 5—8585±45 лет RUSA06. Хроностратиграфические данные приведены по: Cohen, Gibbard, 2019; Решения..., 1983, 1987.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения рыхлых отложений пещеры Тетюхинская были определены и изучены раковины наземных моллюсков 14 видов из 11 родов (*Carychium*, *Cochlicopa*, *Vallonia*, *Columella*, *Vertigo*, *Punctum*, *Discus*, *Euconulus*, *Hawaiiia*, *Perpolita*, *Karaftohelix*) и 10 семейств (*Carychiidae*, *Cochlicopidae*, *Valloniidae*, *Pupillidae*, *Punctidae*, *Discidae*, *Zonitidae*, *Euconulidae*, *Agriolimacidae*, *Bradybaenidae*). Для уточнения и дополнения материалов по четвертичным моллюскам Приморья были сделаны видовые описания и фотографии изученных раковин. Данные, полученные в результате изучения видового и количественного разнообразия наземных моллюсков, позволили в целом проследить изменения в структуре биотопов и восстановить палеоэкологические условия в районе пещеры Тетюхинской от позднего неоплейстоцена к голоцену (рис. 9).

В позднем неоплейстоцене (МИС 4-3), около 75–43 тыс. лет назад (Короткий и др., 1980; Стратиграфия СССР..., 1984) на изучаемой территории преобладала лесная растительность (широколиственные и смешанные леса), которая была развита как у входа в пещеру, так и вокруг нее. В окрестностях пещеры были широко распространены открытые и промежуточные местообитания – поляны и опушки с луговой растительностью, а по долинам рек – влажные луга и кустарники (шурф II, слой 8–7, MZ1–3; шурф VI, слой 6, MZ 4; слой 5–4 (нижняя часть), MZ5; слой 4, 3, 2 (нижняя часть), MZ6–7).

В позднем неоплейстоцене – раннем голоцене (МИС 2-1), около 30–8.5 тыс. лет назад (Короткий и др., 1980; Стратиграфия СССР..., 1984), вокруг пещеры в равной степени существовали промежуточные (открытые) местообитания и лесные биотопы (шурф VI, слои 2, 1 (нижняя часть), MZ8-9). Малакологическое исследование показало, что время накопления отложений верхней части слоя 2 (MZ8) было самым холодным и отложения нижней части слоя 1 (MZ9) также накапливались в холодных условиях. В целом климат был холодным и сухим.

Результаты изучения малакокомплекса среднего – позднего голоцена (МИС 1) указывают на умеренно теплый климат и преобладание лесных биотопов, в основном у входа в пещеру, и промежуточных биотопов в окрестностях пещеры (шурф VI, слой 1, MZ10).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Д. А. Бородиной за помощь в оформлении коллекций моллюсков. Благодарим Д. М. Палатова, П. В. Кияшко и анонимного рецензента за замечания и советы, улучшившие статью.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института геологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук в рамках Государственной программы (тема № FMRS-2022-0010) (изучение моллюсков) и Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук в рамках Государственного задания Минобрнауки России (тема № 121031000153–7) (полевые исследования). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных авторами.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баканов А.И.*, 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-В87. 63 с.
- Вострецов Ю.Е., Раков В.А.*, 2009. Исследование раковинных куч памятников раннего железного века южного Приморья // Известия Алтайского государственного университета. Вып. 4–1. С. 46–54.
- Гасилин В.В., Панасенко В.Е., Васильева Л.Е., Татарников В.А.*, 2013. Палеофауна из пещеры Тетюхинская (Средний Сихотэ-Алинь) // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы III Всероссийской научной конференции. Казань: Изд-во "Отечество". С. 127–130.
- Короткий А.М., Караулова Л.П., Троицкая Т.С.*, 1980. Четвертичные отложения Приморья: стратиграфия и палеогеография. Новосибирск: Наука. 234 с.
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С.*, 1952. Наземные моллюски фауны СССР. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 511 с. (Определители по фауне СССР. Т. 43).
- Лутаенко К.А., Артемьева Н.Г.*, 2017. Моллюски из раковинной кучи памятника Теляковского 2 в южном Приморье (янковская археологическая культура), их палеоэкология и роль в палеоэкономике // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 21. № 1/2. С. 148–163.
- Лутаенко К.А., Саенко Е.М., Никитин Ю.Г.*, 2021. Моллюски из археологического памятника Но-

- вогордеевское-2 (Приморье) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 25. № 1/2. С. 71–97.
<https://doi.org/10.24866/1560-8425/2021-25/00-00>
- Лутаенко К.А., Никитин Ю.Г., Саенко Е.М., 2022. Моллюски из археологического памятника Николаевское II, с дополнительными сведениями о малакофауне Николаевское I (Приморье) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 26. № 1/2. С. 153–190.
<https://doi.org/10.24866/1560-8425/2022-26/153-190>
- Никитин Ю.Г., Саенко Е.М., Лутаенко К.А., 2016. Моллюски из археологического памятника Чернятино-2 в Приморье // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 20. № 2. С. 55–80.
- Прозорова Л.А., 2012. Первая находка редких островных наземных моллюсков на материковом побережье южного Приморья // Вестник ДВО РАН. № 6. С. 104–107.
- Прозорова Л.А., 2020. Редкие виды наземных моллюсков и червей, охраняемые в заповедниках Дальнего Востока России // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение: материалы XIII Дальневосточной конференции по заповедному делу, Хабаровск. Ч. 1. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы (WWF). С. 91–95.
- Прозорова Л.А., 2020а. К распространению и экологии редкой наземной улитки *Eostobilops coreana* (Pilsbry, 1927) (Gastropoda: Pulmonata: Strobilopsidae) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 24. № 1/2. С. 102–110.
<https://doi.org/10.24866/1560-8425/2020-24/102-110>
- Прозорова Л.А., Кавун К.В., Тиунов М.П., Панасенко В.Е., 2006. О распространении редчайшего вида наземных моллюсков юга Дальнего Востока // Вестник ДВО РАН. № 6. С. 83–85.
- Прозорова Л.А., Засыпкина М.О., Кавун К.В., 2007. Виды рода *Columella* Westerlund, 1878 (Gastropoda: Pulmonata: Truncatellinidae) в Сибири и на Дальнем Востоке России // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 11. С. 75–81.
- Прозорова Л.А., Фоменко К.В., 2015. Чужеродные виды наземных слизней на Дальнем Востоке России // Вестник ДВО РАН. № 1. С. 72–78.
- Прозорова Л.А., Фоменко К.В., Терновенко В.А., 2018. Редкие и новые виды организмов Дальневосточного морского заповедника. 4. Наземные моллюски (Mollusca: Gastropoda) // Биота и среда заповедных территорий. № 4. С. 82–91.
- Прозорова Л.А., Фоменко К.В., Сергеев М.Е., Баллан И.В., Макаренко В.П., Кудрашина А.В., 2020. Новые находки редких и охраняемых наземных моллюсков в заповедниках юга Дальнего Востока России // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение: материалы XIII Дальневосточной конференции по заповедному делу, Хабаровск. Ч. 1. Владивосток: Всемирный фонд дикой природы (WWF). С. 96–98.
- Раков В.А., 2002. Моллюски из средневековых археологических памятников Приморья // Археология и культурная антропология Дальнего Востока и центральной Азии. Владивосток: ДВО РАН. С. 200–213.
- Решения Всесоюзного стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и четвертичной системе Средней Сибири (Новосибирск, 1979). Ч. 3. Четвертичная система. Объяснительные записки к региональным стратиграфическим схемам четвертичных отложений Средней Сибири, 1983. Ленинград. 84 с.
- Решения Межведомственного стратиграфического совещания по четвертичной системе Востока СССР (Магадан, 1982). Объяснительные записки к региональным стратиграфическим схемам четвертичных отложений Востока СССР, 1987. Магадан: СВКНИИ ДВО АН СССР. 241 с.
- Саенко Е.М., Проконец С.Д., Лутаенко К.А., 2015. Моллюски из средневекового городища Николаевское I (Приморье): палеоэкологическое и археозоологическое значение // *Ruthenica*. Т. 25. № 2. С. 51–67.
- Саенко Е.М., Лутаенко К.А., Шарый-оол Ю.Г., Никитин Ю.Г., Пискарева Я.Е., 2019. Дополнительные сведения о моллюсках из археологического памятника Чернятино-2 (Приморье) // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 23. № 1/2. С. 148–163.
- Стратиграфия СССР. Четвертичная система (полутом 2), 1984. М.: Недра. 556 с.
- Татарников В.А., 2012. Новые открытия краеведов // Записки краеведческого клуба «Тетюхе»: сборник материалов. Дальнегорск. Вып. 1. С. 66–67.
- Шилейко А.А., 1978. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Л.: Наука. 384 с. (Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 6).
- Шилейко А.А., 1984. Наземные моллюски подотряда Pupillina (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Л.: Наука. 399 с. (Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 3).
- Adam W., 1960. Faune de Belgique: Mollusques, 1. Mollusque Terrestres et Dulcicoles. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Bruxelles. 402 p.
- Alexandrowicz W., 2000. Molluscan assemblages from cave and slope sediments of the Szestochowa Upland (Poland) // *Folia Quat.* V. 71. P. 113–137.
- Alexandrowicz W., 2002. Mollusc assemblages of an ancient lake in Różyń near Skowarcz (Żuławy Wiślane, N Poland) // *Folia Malacol.* V. 10 (4). P. 215–224.
<https://doi.org/10.12657/folmal.010.013>
- AnimalBase. Режим доступа: n.d. www.animalbase.uni-goettingen.de (дата обращения: 15.03.2022)

- Cohen K.M., Gibbard P.L., 2019. Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years // *Quat. Int.* V. 500. Fig. 1. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.03.009>
- Danukalova G., Yakovlev A., Osipova E., Kurmanov R., Kosintsev P. et al., 2020. Quaternary deposits and biostratigraphy in caves and grottoes located in the Southern Urals (Russia) // *Quat. Int.* V. 546. P. 84–124. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.02.007>
- Gerber J., 1996. Revision der Gattung *Vallonia* Risso, 1826 (Mollusca, Gastropoda: Valloniidae). *Schriften zur Malacologie aus dem Haus der Natur – Cismar*, 8. Germany: Ostholstein. 227 p.
- Germain L., 1930. Faune de France. Mollusques terrestres et fluviatiles. T. 21 et 22. Paris: Lechevalier. 893 p.
- Hajna N.Z., Mihevc A., Bosák P., Pruner P., Hercman H. et al., 2021. Pliocene to Holocene chronostratigraphy and palaeoenvironmental records from cave sediments: Račiška pečina section (SW Slovenia) // *Quat. Int.* V. 605–606. P. 5–24. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2021.02.035>
- Kaszuba M., Stworzewicz E., 2008. *Hawaiia minuscula* (A. Binney, 1841) – another alien species in Poland (Mollusca: Gastropoda: Zonitidae) // *Folia Malacol.* V. 16 (1). P. 27–30. <https://doi.org/10.12657/folmal.016.004>
- Kerney M.P., Cameron R.A.D., 1999. Guide des Escargots et limaces d'Europe. Delachaux et Niestle S.A. Paris: Lausanne (Suisse). 370 p.
- Kerney M.P., Cameron R.A., Jungbluth J.H., 1983. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Ein Bestimmungsbuch für Biologen und Naturfreunde. Berlin: Paul Parey Publisher Hamburg. 384 p.
- Kosintsev P.A., Tiunov M.P., Gimranov D.O., Panov V.S., 2016. The first finding of Asian black bear (Carnivora, Ursidae, *Ursus* *thibetanus* G. Cuvier, 1823) in the Late Pleistocene of Northern Eurasia // *Dokl. Biol. Sci.* V. 471 (1). P. 266–268. <https://doi.org/10.1134/S0012496616060041>
- Kosintsev P.A., Zykov S.V., Tiunov M.P., Shpansky A.V., Gasilin V.V. et al., 2020. The First Find of Merck's Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae, *Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger, 1839) remains in the Russian Far East // *Dokl. Biol. Sci.* V. 491 (1). P. 47–49. <https://doi.org/10.1134/S0012496620010032>
- Ložek V., 1964. Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Rozprawy Ustredniho ustuvu geologického* 31. 374 p.
- Ložek V., 2000. Holocene of the Bohemian Karst // *GeoLine.* V. 11. P. 101–103.
- MolluscaBase eds. MolluscaBase. *Carychium pessimum* Pilsbry, 1901. Режим доступа: <https://www.molluscabase.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1324829> (дата обращения: 15.03.2022)
- Osipova E., Danukalova G., Brancaloni G., Krajcarz M.T., Abdykanova A., Shnaider S., 2021. Palaeoenvironmental conditions of the Palaeolithic–Neolithic transition in Fergana Valley (Central Asia) – new data inferred from fossil molluscs in Obishir-V rockshelter (Kyrgyzstan) // *Quat. Int.* V. 605–606. P. 287–299. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.11.009>
- Osipova E., Danukalova G., Tiunov M., 2023. Late Pleistocene and Holocene malacological and theriological faunas from the Tetyukhinskaya Cave (South Far East, Russia) and their palaeoecological implications // *Palaeoworld.* V. 33 (1). P. 241–256. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2022.12.007>
- Pearce T.A., Prozorova L.A., Kuwahara Y., 2002. Terrestrial mollusca on the Kuril Islands: previous records and problems for study // *Bulletin of the Far East Malacological Society.* V. 6. P. 89–101.
- Pilsbry H.A., 1902. New land mollusks of the Japanese Empire // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia.* V. 53. P. 562–567.
- Puisségur J.-J., 1976. Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques. Rapports avec d'autres faunes boreales de France // *Memoires geologiques de l'Universite de Dijon.* V. 3. 241 p.
- Riedel A., 1967. Zonitidae (Gastropoda) aus Korea // *Ann. Zool.* V. 24. P. 361–366.
- Skoczylas-Śniaz S., Alexandrowicz W.P., 2022. Application of malacological analysis to reconstruction of regional and local environmental changes: the Cisowa Skała locality (the Carpathians, southern Poland) // *Geol. Quart.* V. 66 (5). P. 1–14. <http://dx.doi.org/10.7306/gq.1637>
- Stefaniak K., Tyc A., Socha P. (Eds), 2009. Karst of the Czesochowa Upland and of the Eastern Sudetes: palaeoenvironments and protection. *Studies of the Faculty of Earth Sciences, University of Silesia.* № 56. Sosnowiec–Wrocław. 535 p.
- Sun X., Liu Y.-Ch., Tiunov M.P., Gimranov D.O., Zhuang Y., Han Y. et al., 2022. Ancient DNA Reveals China as a Historical Genetic Melting Pot in Tiger // *bioRxiv preprint.* <https://doi.org/10.1101/2022.09.14.507899> (submitted)
- Sysoev A., Shileyko A., 2009. Land snails and slugs of Russia and adjacent countries. Sofia–Moscow: Pensoft publishers. 312 p.
- Szymanek M., Krajcarz M., Krajcarz M.T., Alexandrowicz W.P., 2016. Holocene palaeoecological changes recorded in mollusc-bearing cave sediments, the Cave above the Słupska Gate (southern Poland) // *Geol. Acta.* V. 14 (3). P. 283–298. <https://doi.org/10.1344/GeologicaActa2016.14.3.5>
- Tiunov M.P., Gusev A.E., 2021. A new extinct ochotonid genus from the Late Pleistocene of the Russian Far East. *Palaeoword* 30 (3). P. 562–572. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2020.08.003>

- White D., Preece R. Shchetnikov A., Parfitt S., Dlussky K., 2008. A Holocene molluscan succession from floodplain sediments of the upper Lena River (Lake Baikal region), Siberia // *Quat. Sci. Rev.* V. 27 (9). P. 962–987.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.01.010>
- Willis K., Rudher E., Sümege P., 2000. The Full-Glacial Forests of Central and Southeastern Europe // *Quat. Res.* V. 53 (2). P. 203–213.
<https://doi.org/10.1006/qres.1999.2119>
- World Register of Marine Species (WoRMS). Режим доступа: <https://www.marinespecies.org> (дата обращения: 15.03.2022)

THE USE OF THE MALACOFAUNISTIC METHOD FOR RECONSTRUCTING THE PALAEOECOLOGICAL CONDITIONS OF THE LATE LATE PLEISTOCENE TO HOLOCENE BASED ON MATERIAL FROM THE TETYUKHINSKAYA CAVE SITE, SOUTHERN FAR EAST, RUSSIA

E. M. Osipova^{1, *}, G. A. Danukalova^{1, **}, M. P. Tiunov^{2, ***}

¹*Institute of Geology Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, 450077 Russia*

²*Federal Scientific Centre of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

*e-mail: myrte@mail.ru

**e-mail: danukalova@ufaras.ru

***e-mail: tiunov@biosoil.ru

Results of the study of terrestrial mollusc shells from the unconsolidated deposits of the Tetyukhinskaya Cave, Dalnegorsk, Primorsky Krai, Russia are presented. Brief species descriptions of the molluscs and their images complete the scarce information on the fossil Quaternary mollusc fauna of the region. With the help of malacological analysis, characteristic zones and malacological complexes were identified, which were used as indicators of the habitats near the cave entrance and in the adjacent territory. The data concerning the palaeoecological conditions of individual mollusc species confirm the development of broad-leaved and mixed forests, alongside open meadows with herbage vegetation in the region near the cave, towards the end of the Late Pleistocene and in the Holocene.

Keywords: terrestrial molluscs, malacozones, Quaternary, Primorsky Krai, palaeoreconstructions

A NUMERICAL ANALYSIS OF THE VARIATION AND CORRELATION OF CROWN ELEMENTS IN THE UPPER CHEEK TEETH OF THE EUROPEAN BEAVER, *CASTOR FIBER* (RODENTIA, CASTORIDAE), BASED ON GEOMETRIC MORPHOMETRICS

© 2024 Igor Ya. Pavlinov*

Research Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, ul. Bolshaya Nikitskaya 2, Moscow, 125009 Russia

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

Received October 25, 2023

Revised November 21, 2023

Accepted November 24, 2023

Individual and age variations and correlation of the upper cheek teeth were studied in the European beaver, *Castor fiber*, based on an “elementaristic” description of dental crown elements by means of geometric morphometrics and applying correlation, cluster, and dispersion analyses. The basic algorithm for both within- and between-teeth comparisons was described. The least individual variability is characteristic of the teeth taking middle positions in the cheek tooth row. No clear-cut relation of the levels of individual variation of crown elements is revealed with respect to either their position in the tooth crown or their complexity. The age differences in the shape of crown elements may occasionally be very significant, with the juveniles being the most specific in this respect. The least individually variable dental units (either total teeth or particular elements) appear to generally be the most variable with age, although this result may be purely “statistical” in nature. The correlation between dental crown elements is generally not very high, with within-teeth correlations being slightly stronger than between-teeth ones. The correlations are generally stronger in the adults than in the other age groups. The dental correlations vary with age, with general trends of age differences in correlations being the opposite for within- and between-teeth comparisons. The general levels of correlations and the magnitudes of their age differences are inversely related in the case of between-teeth comparisons. The overall correlation pattern of dental crown elements is more evident in the combined age group of subadults + adults. Further explorations of both the variation and integration patterns of mammalian dentition should be based on an “elementaristic” description of the dental crown.

Keywords: dentition, European beaver, *Castor fiber*, individual variation, age variation, correlation, geometric morphometrics

DOI: 10.31857/S0044513424020105, **EDN:** VWAAVA

Variation and integration patterns of the complex anatomical structures, including their dynamics during the later stages of postnatal ontogenesis, became recently one of the focal points in the evolutionary morphology considered from an evo-devo perspective (Cheverud, 1996; Bolker, 2000; Callebaut, Rasskin-Gutman, 2005). However, specific studies of this type are still very scarce, such as those on the primate skull (Ackermann, 2002; Gkantidis, Halazonetis, 2011; Jung et al., 2021).

Mammalian dentition holds a great potential for its use in this regard (Ruf et al., 2020). Despite the centuries-long studies of its morphology, including age variation of dental crown elements, its detailed variation and integration (correlation) patterns in mammalian dentition still remain largely unknown, and this is true even for the most recent works (e.g., Laffont et al., 2009; Gómez-Robles, Polly, 2012; Labonne et al., 2014;

Wolsan et al., 2019; Boivin et al., 2022). The main reason is that in the previous studies of these patterns, the entire teeth were most usually considered the elementary units of the tooth row, so their deeper exploration, involving analysis of both variation of and correlations between particular crown elements, remained beyond their attention. However, the use of an “elementaristic” approach in such studies, which focused on the analysis of particular dental crown elements, has revealed a very interesting dental correlation patterns in two unrelated mammal species, a horse and a rodent (Pavlinov, Spasskaya, 2021; Pavlinov, 2022). With this, the just cited and other similar studies focused primarily on the dental crowns that were fully developed and minimally modified by wear, so any questions of possible age-related effects in the variation and especially integration patterns could not even be raised, and there seemed to be the only published attempt to reveal these effects (Scarano, Vera, 2017).

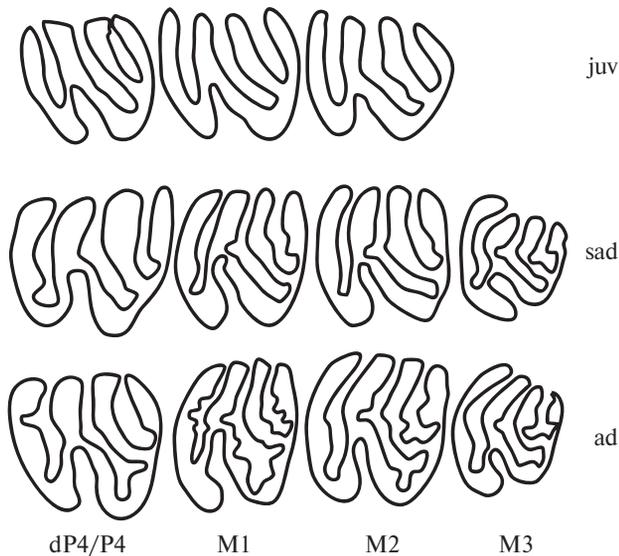


Figure 1. Typical configurations of the upper cheek teeth crown surface in different age groups of *Castor fiber* (schematically). Standard designations: juv, sad, ad – juveniles, subadults, and adults; dP4/P4 and M1–3 – teeth in the tooth row.

Since the 1950s, numerical studies of the variation and correlation of the anatomical structures became very popular. Those dealing with the individual variation used to employ standard coefficient of variation and some other dispersion-based estimates (Van Valen, 1965; Yablokov, 1974; Hayes, Jenkins, 1997), whereas the analyses of the age variation were based on some simple indices (Mina, Klevezal, 1976). In the studies of the morphological integration, the traditional correlation analysis became the most popular due to both its simple procedure and easily interpretable results (Olson, Miller, 1958; Terentiev, 1959; Gould, Garwood, 1969; Rostova, 2002; Pavlinov et al., 2008). In all these works, linear measurements were used to characterize particular anatomical structures. However, the recently developed methods of geometric morphometrics (GM) enable a direct comparison of these structures by their shapes and thus provide the new opportunities in the study of their morphological variation and integration (Zelditch et al., 2004; Vasil'ev et al., 2018; Machado et al., 2019). Of prime importance is that GM provides certain numerical estimates for the shape variation and covariation, with the reservation that many of them are approximate rather than precise because of certain specific calculation techniques (Rohlf, 1996). In the case of mammalian dentition, GM methods made it possible to analyze both the entire tooth crowns (Hallgrímsson et al., 2009; Klingenberg, 2009, 2014; Goswami, Polly, 2010; Lawing, Polly, 2010; Cardini, Loy, 2013; Klingenberg, Marugán-Lobón, 2013) and their particular elements (Pavlinov, Spasskaya, 2021; Pavlinov, 2022).

This article considers variation and correlation of the upper cheek teeth crown elements, described and evaluated by GM and some other numerical techniques, in the rodent species *Castor fiber*. The choice of this object is justified by that (a) the variation and correlation patterns of its dentition, which is classified as lophodont (Fig. 1), were not studied numerically “elementaristically” so far (unlike those of the cranium, see: Puzachenko, Korablev, 2016), (b) the basic crown elements are easily susceptible to an “elementaristic” analysis by means of GM, and (c) this rodent has a rather long lifespan (up to 20 years), with its dental crowns noticeably changing during postnatal ontogenesis.

The basic issues addressed in this report were more methodological rather than proper biological. The author's main task was to consider the principal possibilities of the approach, having been developed in his previous works (cited above), to study various aspects of variation and correlation of the dental crown elements in mammals. As far as the numerical analysis of shape variation of the latter, considered “elementaristically”, is in its infancy, only few and still rather simple specific hypotheses could be presently formulated about dentition in *Castor fiber*. Some of them concerned a possible dependence of the variation of dental crown elements on both their position in the tooth row and complexity. Others were about the general pattern of correlation between these elements: was it expressly hierarchical, which particular elements were most correlated, and which correlations were subject especially to certain age-related effects.

MATERIALS AND METHODS

The studied sample included 37 specimens of the European beaver (*Castor fiber*) collected in the 1970s and kept in the Research Zoological Museum at the Lomonosov Moscow State University. The sample was divided into several groups according to the age (Lavrov, 1953): (1) juveniles ($n = 8$) with milk dP4 and not fully erupted M3, (2) subadults ($n = 14$) with completely developed permanent dentition and with minimally worn flexi on dental crowns, (3) adults ($n = 15$) with noticeably worn dental crowns, but with flexi on them not yet divided into isolated facets. Besides, subadults and adults were united in (4) a combined group; juveniles were not included in it because of their P4 and M3 not fully developed. Senile specimens were not studied, as they faced certain problems with the definite GM-description of their fragmented crown elements.

Our sample was strongly limited in its size by the availability of specimens, which were not so numerous in the collections as, say, the voles and mice most usually studied with regard to the dental variation and correlation. So one might reasonably suspect that such a scanty material made it hardly possible to apply standard statistical methods, based on the frequency distribution analyses. However, it is to be taken into account

that GM methods do not presume such kind of analyses and normally consider the resultant numerical estimates without their traditional statistical evaluations (Rohlf, 1996). So, even with such limited data in hand, it was proved possible to attain certain interesting results (Scarano, Vera, 2017; Wolsan et al., 2019; Pavlinov, Spasskaya, 2021). With this, given the relatively small sample size used in this study, we opted for the more simple numerical methods to ensure their results more reliable and clearer for biological interpretations. Accordingly, the quantitative estimates were analyzed directly without considering their statistical significance; Shrader-Frechette (2008) and Wasserstein et al. (2019) have provided a general substantiation of the validity of such a “non-orthodoxal” approach.

The dental crown elements in *Castor fiber* were identified taking into consideration (a) the accuracy of both their standard individuation in the specimens of different ages and (b) certain requirements of GM methodology. The nomenclature of these elements was adopted after Korth (2002). The re-entrant flexi were treated as the elementary units to be compared (fig. 2), namely hypoflexus (*Hyf*), metaflexus (*Mef*), paraflexus (*Paf*), and posteroflexus (*Pof*). They were delimited at the tips of the salient angles (lophs) by either the latter’s maximal curvature or the points of enamel layer interruption on them.

The left-side upper cheek tooth row of each specimen was digitized by the camera Olympus SP-570 UZ, with tooth orientation being standardized with respect to a plane surface. For GM tools to be applied, the enamel layers of dental crowns were first manually outlined on their images in CorelDRAW program using its Shape tool, with the lines of minimum thickness being drawn along the midlines of the enamel layers. These vector contour lines were converted into high-resolution raster images to be processed by GM tools. Each crown element was initially described by an array of semilandmarks set automatically equidistantly along its contour line between two points fixed at its boundaries (Mitteroecker, Gunz, 2013), with semilandmark number, in our case, varying from 20 to 40 per a contour line depending on its length (see fig. 2). After that, some semilandmarks were appropriately “slided” by hand along the contour lines (in the sense of Bardua et al., 2019) to make them fitting more precisely to the shapes of respective flexi. The semilandmarks were set and their x, y coordinates were acquired with tpsDig2 program (Rohlf, 2017), and they were converted into the standard landmark data with tpsUtil program (Rohlf, 2019). Each crown element was run twice through tpsDig2, and its consensus configuration was calculated with tpsRelw program (Rohlf, 2019a) to become an actual studied shape. The initial x, y coordinates were transformed into Procrustes coordinates using generalized least-square Procrustes superimposition, and pairwise Procrustes distances were calculated between specimens in each group using PAST program (Hammer et al., 2001). In the subsequent specific analyses,

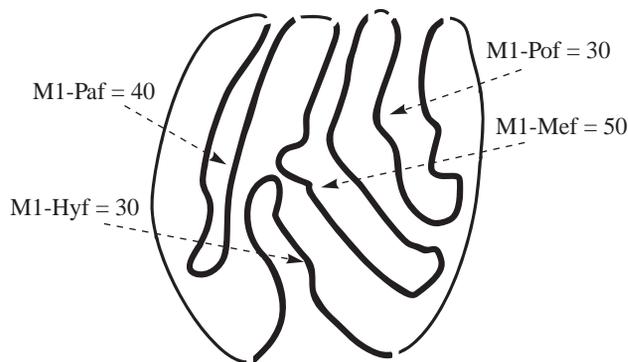


Figure 2. Recognition and nomenclature of the upper dental crown elements in *Castor*. The analyzed crown elements (flexi) are marked with bold contour lines, with the gaps marking their boundaries. Element designations: *Hyf* – hypoflexus, *Mef* – metaflexus, *Paf* – paraflexus, *Pof* – posteroflexus. In each designation, the first part refers to a particular tooth (here M1), figure indicates the number of semilandmarks for respective contour lines.

either landmark x, y coordinates or pairwise Procrustes distances were used (see below for detail).

Two kinds of comparisons of crown elements were undertaken, either within or between teeth, with variation and correlation of these elements being considered in two following combinations. In *within-teeth comparisons*, each tooth was taken for a basic unit of comparison, so all of its crown elements were mutually compared. In *between-teeth comparisons*, each crown element was taken for such a unit, so all elements were mutually compared across all teeth in the tooth row.

Individual variation of the shapes of crown elements was estimated by the averaged Procrustes distances calculated as an arithmetic mean for each element in each age group (Pavlinov, 2011). These distances were then averaged for within- and between-teeth comparisons to estimate general levels of individual variation of the shapes of dental crown elements.

To characterize the age differences in the shapes of these elements, principal component analyses of the latter’s x, y coordinates were run for the pairwise combinations of age groups using the above-mentioned tps-Relw program. The PC (relative warp) scores thus obtained were analyzed by ANOVA using STATISTICA program (StatSoft, 2012). The magnitude of age difference between groups was estimated (Pavlinov, 2011) as a ratio of the sum of squares of the explained variance (EV) to the total variance of the first ten PCs that explain cumulatively (in our case) about 95–99 percent of the total variance. This measure seemed to be similar methodologically to the index CR defined as a ratio of between- to within-covariances (Adams, 2015). For the final comparisons, the average EV estimates were calculated, as in the case of means of Procrustes distances, for both within- and between-teeth comparisons.

Table 1. Individual variation and age differences of the upper cheek teeth crown elements in *Castor fiber*

Age groups	Within teeth (over all crown elements)					Between teeth (crown elements across all teeth)				
	dP4/P4	M1	M2	M3	Average	Paf	Mef	Pof	Hyf	Average
Individual variation										
Juv	0.16	0.14	0.18	—	0.16	0.14	0.16	0.14	0.20	0.16
Sad	0.18	0.13	0.12	0.20	0.16	0.13	0.13	0.16	0.19	0.15
Ad	0.19	0.17	0.19	0.22	0.19	0.16	0.18	0.21	0.21	0.19
Average	0.18	0.14	0.16	0.21		0.14	0.16	0.17	0.20	
Age differences										
Juv–Sad	0.23	0.40	0.52	—	0.38	0.41	0.45	0.37	0.23	0.39
Juv–Ad	0.27	0.33	0.46	—	0.35	0.39	0.44	0.39	0.20	0.35
Sad–Ad	0.20	0.16	0.18	0.20	0.18	0.32	0.29	0.31	0.18	0.27
Average	0.25	0.31	0.41	0.20		0.37	0.38	0.36	0.19	

Notes. See fig. 2 for the designations of crown elements; see text for the explanation of indices.

To reveal correlation patterns in each of the age groups, the Procrustes distance matrices were vectorized, and the pairwise Pearson correlations and Euclidean distances were calculated between these vectors for all crown elements using STATISTICA program. The average correlation values were next calculated, based on the pairwise ones, for within- and between-teeth comparisons. Following N. Rostova (2002), these average correlations were treated as a measure of the overall integration of respective anatomical units, either teeth or crown elements in our case. Being rather simple in its calculation and straight forward in its interpretation, this integral estimate was shown to be fully comparable with a more sophisticated index based on the covariance matrices analysis (Pavlicev et al. 2009; Machado et al., 2019). The age differences between groups in these correlations, both for within- and between-teeth comparisons, were numerically estimated by pairwise rank (Spearman) correlation R_M of correlation matrices for particular crown elements. The index $AD = (1 - R_M)$ was actually used for illustrating just the differences instead of similarities.

The hierarchical cluster analysis of the Euclidean distance matrices was applied to reveal the overall correlation patterns of dental crown elements in each of the age groups. The phenograms illustrating these patterns were produced by the Ward algorithm with bootstrap estimations of cluster support (1000 replicates). This support was considered a rough quantitative estimate of the “constancy” of association of respective elements. An average bootstrap support of the cluster hierarchy was calculated for each of the phenograms as a measure of the structuredness of the overall correlation pattern in respective age group. Such measure seemed to be more appropriate for our purposes as compared to the analysis of cluster structure borrowed from standard phenetic techniques (e.g., Young, 2008).

RESULTS

Individual variation of the shapes of dental crown elements was shown to be somewhat higher on average in the adults (Table 1). Among particular teeth, M1 appeared the least and M3 the most variable in general (0.14 and 0.21, respectively), and among the elements, *Paf* appeared the least and *Hyf* the most variable (0.14 and 0.20, respectively). The age differences may be assessed in general as average to rather high, with the ratio of EV varying from 0.16 to 0.52 (the same Table). The differences between subadults and adults appeared the least and those between juveniles and two other groups the most expressed (0.18 and 0.35–0.38, respectively). In average, M3 and P4 were the most stable and M2 was the most variable with age (0.20–0.25 and 0.40, respectively). Of particular crown elements, *Hyf* appeared the least variable in average as compared to others (0.19 and 0.36–0.38, respectively).

Correlations between crown elements, both for within- and between-teeth comparisons, were not especially high on average, with their most frequent values being located between 0.15–0.35, and their upper limits rarely reaching 0.85. Three principal kinds of frequency distributions of correlations were revealed in different pairwise comparisons, namely symmetrical unimodal, asymmetrical unimodal, and slightly bimodal (fig. 3), of which the former appeared the most common.

The average correlation between crown elements within particular teeth was equal to 0.08–0.38 (table 2). The most integrated were P4 and M2 (0.26–0.28 on average) and the least so M1 and M3 (0.16–0.17 on average). Regarding particular homologous elements on different teeth, the lowest estimates were obtained for *Paf* and the highest for the rest (0.13 and 0.19–0.22 on average, respectively). On average, within-teeth correlations were slightly higher than between-teeth ones (0.16–0.28 and 0.13–0.22, respectively), and both particular teeth

and homologues were the most integrated in the adults as compared to the juveniles and subadults (0.28 and 0.20 against 0.16–0.17 and 0.12–0.16, respectively). It is to be noted that the combined age group (subadults + adults) demonstrated the highest or nearly so level of dental integration (0.26) in both within- and between-teeth comparisons.

The AD values indicating the age differences in dental correlations (table 2) varied from 0.01 to 0.95 for particular pairwise comparison: the former meant no difference and the latter corresponded to no similarity between age groups. For within-teeth comparisons, the least different with age were the correlations between crown elements of M2 and the most different were those of dP4/P4 and M1 (0.38 and 0.89–0.90, respectively). For between-teeth comparisons, the least different with age were the mutual correlations of *Mef* and the most different were those for *Hyf* and *Paf* (0.22 and 0.59–0.62, respectively). Regarding particular age groups, within-teeth correlations appeared the most different between juveniles and subadults (0.82) and the least different between subadults and adults (0.56); between-teeth correlations revealed an opposite relation, with the former pair being the least and that latter pair the most different (0.29 and 0.69, respectively).

The averaged bootstrap supports of the overall correlation patterns of dental crown elements vary from 37–42 percent in adults and juveniles to 70 percent in subadults and in the combined group. A visual analysis of the structure of phenograms illustrating between-elements correlations in particular age groups (fig. 4) indicated the following. In the juveniles, the most stable were associations between *Mef* and *Hyf* in dP4 and less so between *Pof* in dP4 and *Paf* in M1 (bootstrap support is 90 and 78 percent respectively), whereas all other associations were much weaker. In subadults, most of the branching points had rather strong bootstrap supports exceeding 50 percent. Most strongly supported (90 and higher percent) were the associations between some homologues in different teeth (*Hif* in P4 and M3, *Paf* in M1 and M3) and also strongly to moderately supported (about 70–80 percent or higher) between some elements in the same teeth (*Hyf* and *Pof* in M3, *Mef* and *Pof* in each of P4 and M2). In the adults, there were several noteworthy rather strongly supported associations of homologues in different teeth (*Hif* in P4 and M3, *Paf* in M2 and M3). Regarding the combined group, all branching points had strong bootstrap supports exceeding 50 percent. Among quite strongly supported associations, of interest were those of the elements in the same teeth (*Hyf* and *Pof* in M1, *Mef* and *Pof* in M2), though one seemingly “odd” association (*Paf* in M3 with *Mef* in M1) was also highly supported.

DISCUSSION

To begin with, it is to be noted once more that the numerical analysis of the shape variation in mammal

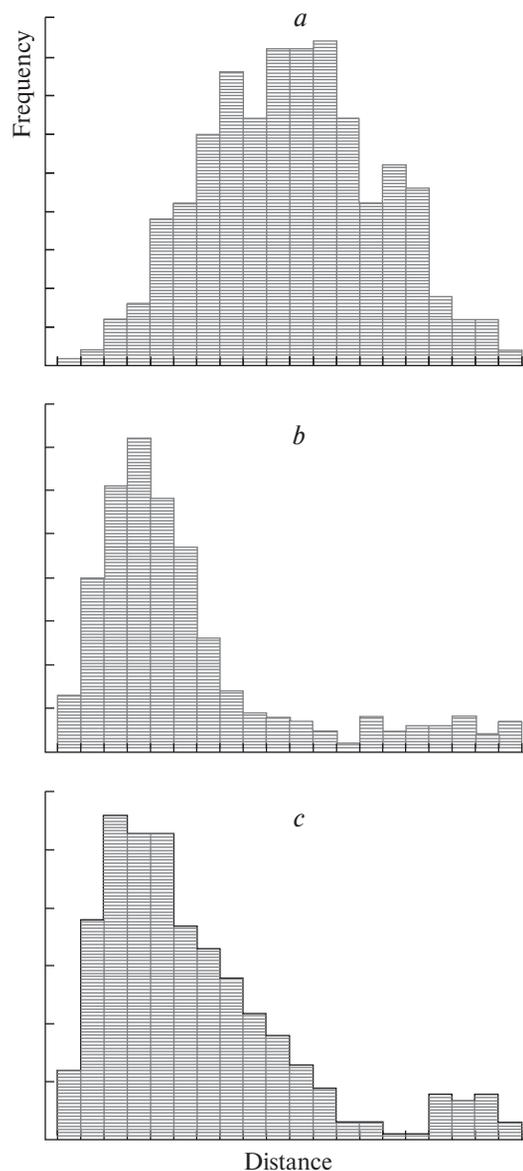


Fig. 3. Three principal kinds of frequency distributions of the correlations between dental crown elements in the combined age group: *a* – symmetrical unimodal (M3-*Pof*), *b* – asymmetrical unimodal (M2-*Paf*), *c* – bimodal (M3-*Hyf*).

dentition, considered “elementaristically”, is in its earliest infancy. So any findings in this new field of odontology may bear new light on the general trends of dental variation and correlation patterns. In particular, it seems very important to have numerical estimates of these patterns, which make them commensurable in some respects. Thus, the following principal results of our study of the European beaver (*Castor fiber*) deserve a closer consideration.

First, it is to be pointed out that a certain correspondence seems to exist between individual variation of particular teeth and their position in the tooth row.

in the adults in both within- and between-teeth comparisons, so one may speculate that a slight wear of the dental crown surface entails a certain strengthening of its “elementary” integration, probably by an elimination (wiping away) of some “random” variations in the elements. It is to be noted also that the correlations in question are the highest or nearly so in the combined group, which indicates that a mixture of subadults and adults better reveals correlation patterns in the lophodont dentition.

The correlations between crown elements vary with age, though at a different magnitude for different dental units. It is of interest that the trends of the differences between age groups appear opposite for within- and between-teeth comparisons. Indeed, juveniles and subadults are the most different with regard to within-teeth correlations and the least different with regard to between-teeth ones. The most intriguing moment in this difference is that the elementary units of comparisons are the same in both cases, which are particular crown elements, so it remains unclear what might be a cause of such an “opposite” effect.

With regard to within-teeth correlations, the most stable with age are those within M2 and the least stable are those within dP4/P4 and M1, whereas of particular crown elements, the most stable is *Mef* and the least so are *Hyf* and *Paf*. With regard to the relation between general levels of correlations and the magnitudes of their age differences, it is nearly absent for within-teeth comparisons and is evidently negative for between-teeth comparisons; the latter means that the less intercorrelated crown homologues generally are, the less stable their intercorrelations tend to be with age.

Our analyses of relations between different aspects of variation and correlation of dental crown elements in *Castor fiber* do not reveal any clear-cut trends in them deserving a more detailed consideration. With this, however, certain findings are to be highlighted that may indicate some possible biologically interesting trends worthy of further exploration. For instance, for both within- and between-teeth comparisons, the least individually variable dental unit (M1 and *Paf*, respectively) appears also the least correlated with others, although other units display no relation of such kind. In this regard, an absence of a clear relation between the magnitudes of age differences in crown elements proper and their correlations may deserve a more close attention, as it concerns an important issue of the ontogenetic regulation of dental crown pattern in general.

The frequency distributions of correlations seems to be quite indicative for a preliminary consideration of the basic properties of the general correlation pattern of cheek teeth (see fig. 4). The nearly symmetrical unimodal distribution indicates an absence of any clear-cut hierarchy in it, and this was the most common correlation pattern in the studied sample. The asymmetrical strongly left-skewed distribution indicates certain elements of the hierarchy in the correlation pattern,

though without a clear-cut discreteness. The bimodal distribution clearly indicates the occurrence of two-level basic nearly discrete levels in the pattern in question, with the major peak of the distribution corresponding to the prevailing lower-level correlations and its minor peak corresponding to the higher-level one. Such discrete correlation pattern was revealed in the studied dentition for but a few pairwise comparisons.

Both overall correlation patterns and their age-related differences are clearly illustrated by the distributions of particular dental crown elements over cluster phenograms (see fig. 4). In general, judging by their bootstrap supports, the overall patterns in both the juveniles and adults are evidently more “loose” as compared to the subadults; or in other terms, the hierarchical arrangement of these patterns in the two former is expressed much weaker than in the latter. With interpreting the most supported groupings of crown elements as the so-called “correlation pleiades” (in the sense of Rostova, 2002), it becomes evident that the overall “pleiade” structure of cheek teeth dentition in *Castor fiber* is not well-defined in general and fairly unstable with age in particular. Indeed, (a) not many crown elements are assembled in such “pleiades”, and (c) there are but two “pleiades” that coincide in subadults and adults. Only few of these “pleiades” seem to be biologically sound, some uniting within-teeth correlations (those of dP4/P4 in the juveniles and subadults, of M2 in the subadults), while others corresponding to the correlations between homologous elements in different teeth (*Paf* of M1 and M3, *Mef* in M1 and M2 in subadults, *Hif* of P4 and M3 in subadults and adults).

It is to be noted also that the overall correlation pattern of dental crown elements is generally more evident in the combined (subadults + adults) age group. This finding seems to be of a certain relevance to the methodology of the analyses of dental correlations in mammals. It indicates that the correlation patterns in question could be uncovered more definitely and profoundly if the dentitions at several wear stages are jointly studied in this respect – of course, as long as the particular crown elements remain clearly identifiable.

It would be more than premature to consider here in detail any possible causes, either biological or “statistical”, of variation and correlation patterns of the “elementaristically” interpreted dental crowns in *Castor fiber*. However, our findings presented in this article, together with the earlier ones (referred to above), allow us to conclude positively that such an “elementaristic” approach provides apparently a more thorough and informative picture of these patterns. Therefore, I would suggest that the further explorations of both the variation and integration patterns of mammalian dentition, including age-related effects in them, should adopt this approach applied to different dental crown types (bunodont, solenodont, lophodont, prismatic, etc.). This would provide a more comprehensive knowledge of both specific and common features in the regularities of the variation and correlation patterns in dentition in various groups of mammals.

CONCLUSIONS

The principal results of this study can be summarized as follows.

1. The least individual variability is characteristic of the teeth taking middle position in the cheek tooth row. No clear-cut relation of the levels of individual variation of crown elements is revealed with respect to either their position in the tooth crown or their complexity.

2. The age differences in the shape of crown elements may occasionally be very significant, with the juveniles being the most specific in this respect. The least individually variable dental units (either total teeth or particular elements) appear in general the most variable with age, though this result may be of a pure “statistical” nature.

3. The correlation between dental crown elements is generally not very high, with within-teeth correlations being slightly stronger than between-teeth ones. The correlations are generally stronger in the adults than in other age groups.

4. The dental correlations vary with age, with crown elements differing significantly in this regard. The general trends of age differences in correlations are shown to be opposite for within- and between-teeth comparisons. The general levels of correlations and the magnitudes of their age differences are inversely related in the case of between-teeth comparisons.

5. The overall correlation pattern of dental crown elements is more evident in the combined (subadults + adults) age group.

6. The further explorations of both the variation and integration patterns of mammalian dentition should be based on an “elementaristic” description of dental crown.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to Dr. Andrey Puzachenko (Institute of Geography, Russian Academy of Sciences) for his valuable comments on some numerical methods applied in this study.

FUNDING

This work was supported by ongoing institutional funding (The Governmental Theme no. 121032300105–0). No additional 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 author of this work declares that he has no conflicts of interest.

REFERENCES

- Adams D.C.*, 2015. Evaluating modularity in morphometric data: challenges with the RV coefficient and a new test measure // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 5. № 5. P. 565–572.
- Ackermann R.R.*, 2002. Patterns of covariation in the hominoid craniofacial skeleton: implications for paleoanthropological models // *Journal of Human Evolution*. V. 42. № 1. P. 167–187.
- Bardua C., Felice R.N., Watanabe A., et al.*, 2019. Practical guide to sliding and surface semilandmarks in morphometric analyses // *Integrative Organismal Biology*. V. 1. № 1. obz016 [An electronic source]. Accessed through: <https://academic.oup.com/iob/article/1/1/obz016/5526881?login=false>. The last upgrade date: 05.07.2019
- Boivin M., Alvarez A., Ercoli M.D.*, 2022. Integration patterns of cheek teeth and ecomorphological evolution in grinding herbivores: the case of caviine rodents (Caviomorpha: Caviidae) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. V. 196. № 3. zlac005 [An electronic source]. Accessed through: <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlac005>. The last upgrade date: 12.03.2022.
- Bolker J.A.*, 2000. Modularity in development and why it matters to evo-devo // *American Zoologist*. V. 40. № 5. P. 770–776.
- Callebaut W., Rasskin-Gutman D.* (eds), 2005. Modularity: understanding the development and evolution of complex natural systems. Cambridge: MIT Press 472 p.
- Cardini A., Loy A.*, 2013. On growth and form in the “computer era”: from geometric to biological morphometrics // *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*. V. 24. № 1. P. 1–5.
- Cheverud J.M.*, 1996. Developmental integration and the evolution of pleiotropy // *American Zoologist*. V. 36. № 1. P. 44–50.
- Gingerich P.D.*, 1974. Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species // *Journal of Paleontology*. V. 48. № 5. P. 895–903.
- Gingerich P.D., Schoeninger M.J.*, 1979. Patterns of tooth size variability in the dentition of Primates // *American Journal of Physical Anthropology*. V. 51. № 3. P. 457–465.
- Gkantidis N., Halazonetis D.J.*, 2011. Morphological integration between the cranial base and the face in children and adults // *Journal of Anatomy*. V. 218. № 4. P. 426–438.
- Gómez-Robles A., Polly P.D.*, 2012. Morphological integration in the hominin dentition: evolutionary, developmental, and functional factors // *Evolution*. V. 66. № 4. P. 1024–1043.
- Goswami A., Polly P.D.*, 2010. Methods for studying morphological integration, modularity and covariance

- evolution // The Paleontological Society Papers. V. 16. № 2. P. 213–243.
- Gould S.J., Garwood R.A., 1969. Levels of integration in mammalian dentitions: an analysis of correlations in *Nesophontes micrus* (Insectivora) and *Oryzomys couesi* (Rodentia) // Evolution. V. 23. № 2. P. 276–300.
- Hallgrímsson B., Jamniczky H., Young N.M., et al., 2009. Deciphering the palimpsest: Studying the relationship between morphological integration and phenotypic correlation // Evolutionary Biology. V. 36. № 4. P. 355–376.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P.D., 2001. PAST. PAleontological STatistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hayes J., P., Jenkins S.H., 1997. Individual variation in mammals // Journal of Mammalogy. V. 78. № 2. P. 274–293.
- Jung H., Simons E., von Cramon-Taubadel N., 2021. Ontogenetic changes in magnitudes of integration in the macaque skull // American Journal of Physical Anthropology. V. 174. № 1. P. 76–88.
- Klingenberg C.P., 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: Tools for evaluating a priori hypotheses // Evolution & Development. V. 11. № 4. P. 405–421.
- Klingenberg C.P., 2014. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 369. № 1649. P. 20130249. doi: 10.1098/rstb.2013.0249
- Klingenberg C.P., Marugán-Lobón J., 2013. Evolutionary correlation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context // Systematic Biology. V. 62. № 4. P. 591–610.
- Korth W.W., 2002. Comments on the systematics and classification of the beavers (Rodentia, Castoridae) // Journal of Mammalian Evolution. V. 8. № 4. P. 279–296.
- Labonne G., Navarro N., Laffont R., et al., 2014. Developmental integration in a functional unit: deciphering processes from adult dental morphology // Evolution & Development. V. 16. № 4. P. 224–232.
- Lawing A.M., Polly P.D., 2010. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development // Journal of Zoology. V. 280. № 1. P. 1–7.
- Laffont R., Renvoisé E., Navarro N., et al., 2009. Morphological modularity and assessment of developmental processes within the vole dental row (*Microtus arvalis*, Arvicolinae, Rodentia) // Evolution & Development. V. 11. № 3. P. 302–311.
- Lavrov L.S., 1953. Age determination in the river beavers // Trudy Voronezhskogo Gosudarstvennogo Zapovednika (Proc. State Voronezh Reserve). V. 4. P. 77–84.
- Machado F.A., Hubbe A., Melo D., et al., 2019. Measuring the magnitude of morphological integration: The effect of differences in morphometric representations and the inclusion of size // Evolution. V. 73. № 12. P. 2518–2528.
- Mina M.V., Klevezal G.A., 1976. Rost zhivotnyh: analiz na urovne organizma (Growth of animals: an analysis at the organismal level). Moscow: Nauka Publ. 292 p.
- Mitteroecker P., Gunz P., 2013. Semilandmarks: A method for quantifying curves and surfaces // Hystrix, Italian Journal of Mammalogy. V. 24. № 1. P. 103–109.
- Olson E.C., Miller R.L., 1958. Morphological integration. Chicago: Univ. Chicago Press. 376 p.
- Pavlicev M., Cheverud J.M., Wagner G.P., 2009. Measuring morphological integration using eigenvalue variance // Evolutionary Biology. V. 36. № 1. P. 157–170.
- Pavlinov I.Ya., 2011. Morphological disparity: an attempt to widen and to formalize the concept // Pavlinov I. Ya. (ed.), Research in biodiversity: models and applications. Rijeka: InTech Open Access. P. 341–364.
- Pavlinov I.Ya., 2022. Variation and correlation of the molar crown elements in the genus *Ondatra* (Rodentia, Arvicolinae) // Russian Journal of Theriology. V. 21. № 2. P. 139–145.
- Pavlinov I.Ya., Nanova O.G., Lissovsky A.A., 2008. Correlation structure of the cheek teeth in the polar fox (*Allopex lagopus*, Canidae) // Zool. Zh. (Moscow). V. 87. № 7. P. 862–875.
- Pavlinov I.Ya., Spasskaya N.N., 2021. Correlation structure of the cheek teeth enamel crown patterns in the genus *Equus* (Mammalia: Equidae): an analysis by geometric morphometrics with outline points // Russian Journal of Theriology. V. 20. № 1. P. 70–81.
- Polly P.D., 1998. Variability in mammalian dentitions: size-related bias in the coefficient of variation // Biological Journal of the Linnean Society. V. 64. № 1. P. 83–99.
- Puzachenko A.Yu., Korablev N.P., 2016. Allometry of the skull in one autochthonous and two reintroduced populations of Eurasian beavers (*Castor fiber*, Castoridae, Rodentia) // Russian Journal of Theriology. V. 15. № 1. P. 28–33.
- Rohlf F.J., 1996. Morphometric spaces, shape components and the effect of linear transformations // Marcus L., Corti M., Loy A., Slice D. (eds). Advances in morphometrics. New York: Plenum Press. P. 131–152.
- Rohlf F.J., 2017. tpsDig2 ver. 2.31. New York: State University at Stony Brook (software).
- Rohlf F.J., 2019. tpsUtil ver. 1.78. New York: State University at Stony Brook (software).
- Rohlf F.J., 2019a. TPSrelw32: relative warps, version 1.7. New York: State University at Stony Brook (software).
- Rostova N.S., 2002. Korrelyatsyi: struktura i izmenchivost' [Correlations: structure and variability]. St. Petersburg: St. Petersburg University Publ. 307 p.
- Ruf I., Schubert A.M., Koenigswald W., 2020. Case studies on functional aspects and constraints in early and late

- tooth ontogeny // Martin T., Koenigswald W. (eds). Mammalian teeth – form and function. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. P. 102–124.
- Scarano A.C., Vera B., 2017. Geometric morphometric analysis as a proxy to evaluate age-related change in molar shape variation of low-crowned Notoungulata (Mammalia) // Journal of Morphology. V. 279. № 2. P. 216–227.
- Shrader-Frechette K., 2008. Statistical significance in biology: neither necessary nor sufficient for hypothesis acceptance // Biological Theory. V. 3. № 1. P. 12–16.
- StatSoft Inc., 2012. STATISTICA (Data Analysis Software System), Version 12. Hamburg: StatSoft Europe (software).
- Terentiev P.V., 1959. A method of correlation pleiades // Vestnik Leningradskogo Universiteta. № 9. P. 137–141.
- Van Valen L., 1965. Morphological variation and width of ecological niche // The American Naturalist. V. 99. № 2. P. 377–390.
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Shkurikhin A.O., 2018. Geometricheskaya morfometriya: ot teorii k praktike [Geometric morphometrics: from theory to practice]. Moscow: KMK Sci. Press. 471 p.
- Wasserstein R.L., Schirm A.L., Lazar N.A., 2019. Moving to a world beyond “ $p < 005$ ” // Journal of the American Statistical Association. V. 73. Supl. 1. P. 1–19.
- Wolsan M., Suzuki S., Asahara M., Motokawa M., 2019. Dental integration and modularity in pinnipeds // Scientific Reports. V. 9. № 4184. P. 1–13.
- Young N.M., 2008. A comparison of the ontogeny of shape variation in the anthropoid scapula: functional and phylogenetic signal // American Journal of Physical Anthropology. V. 136. № 3. P. 247–264.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W., 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier: Acad. Press. 437 p.
- Yablokov A.V., 1974. Variability of mammals. New Delhi: Amerind Publ. 350 p.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ И КОРРЕЛЯЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ КОРОНКИ ВЕРХНИХ ЩЁЧНЫХ ЗУБОВ ОБЫКНОВЕННОГО БОБРА (*CASTOR FIBER*, RODENTIA, CASTORIDAE) НА ОСНОВЕ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

И. Я. Павлинов*

Научно-исследовательский зоологический музей МГУ имени М. В. Ломоносова,
ул. Большая Никитская, д. 2, Москва, 125009 Россия

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

Индивидуальная и возрастная изменчивость элементов коронки верхних щёчных зубов и их корреляции изучены у грызунов рода *Castor* на основе “элементаристского” описания зубной коронки с помощью геометрической морфометрии и с использованием корреляционного, кластерного и дисперсионного анализов. Описан базовый алгоритм сравнения элементов коронки внутри каждого зуба и между зубами по указанным характеристикам. Наименьшая индивидуальная изменчивость характерна для зубов, занимающих среднее положение в щечном зубном ряду. Не выявлено четкой зависимости уровней индивидуальной вариабельности элементов коронки ни от их положения в зубной коронке, ни от их сложности. Возрастные различия в форме этих элементов иногда могут быть очень значительными, причем молодые особи наиболее специфичны в этом отношении. Наименее индивидуально изменяющиеся зубные единицы (либо зубы целиком, либо отдельные элементы), как правило, оказываются наиболее изменчивыми с возрастом, хотя этот результат может носить чисто “статистический” характер. Корреляции между элементами зубной коронки в целом не очень высокие, причем корреляции внутри зубов в среднем несколько сильнее, чем между зубами. Корреляции, как правило, сильнее у взрослых, чем в других возрастных группах. Корреляции между элементами зубной коронки меняются с возрастом и в этом отношении существенно различаются. Показано, что общие тенденции возрастных различий в корреляциях противоположны для внутри- и межзубных сравнений. Общие уровни корреляций и диапазоны их возрастных различий находятся в обратной зависимости. Общая закономерность корреляции элементов зубной коронки более очевидна в комбинированной возрастной группе (полузрелые + взрослые). Дальнейшие исследования как изменчивости, так и корреляционной структуры зубных рядов млекопитающих следует проводить на основе “элементаристского” описания зубной коронки.

Ключевые слова: зубная система, обыкновенный бобр, *Castor fiber*, индивидуальная изменчивость, возрастная изменчивость, корреляция, геометрическая морфометрия