

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 8

Август 2023



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 102, номер 8, 2023

Фенотипическое разнообразие и гостальная изменчивость <i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder 1800) (Cestoda, Proteocephalidae) – паразита лососеобразных Сибири <i>Л. В. Аникиева, Д. И. Лебедева</i>	843
<i>Makaroviella exigua</i> (Acari, Oribatida, Licnobelbidae), a new genus and species from Cuba <i>S. G. Ermilov</i>	852
Биологическая характеристика и состав пищи креветки <i>Sabinea septemcarinata</i> (Sabine 1824) (Crustacea, Crangonidae) с шельфа Карского моря и моря Лаптевых <i>К. А. Кобяков</i>	860
О первой находке в Черном море <i>Stenothoe</i> cf. <i>tergestina</i> (Nebeski 1881) (Crustacea, Amphipoda, Stenothoidae) <i>В. А. Гринцов</i>	871
Анализ фауны и населения птиц острова Итуруп (Большая Курильская гряда) <i>А. А. Романов, Е. А. Коблик, П. А. Смирнов, А. А. Виноградов, Я. А. Редькин, Д. Р. Жигир</i>	876
От наблюдений за популяциями к оценке их состояния: опыт комплексного изучения демографических параметров западносибирской популяции мухоловки-пеструшки (<i>Ficedula hypoleuca</i> , Muscicapidae, Passeriformes) <i>В. Г. Гриньков, Х. Штернберг</i>	890
Вокализация черноголовой иволги (<i>Oriolus xanthornus</i> , Oriolidae, Passeriformes): пение самок и дуэты <i>Ю. А. Колесникова, Нгуен Ван Линь</i>	914
Новые данные по распространению и изотопная характеристика остатков мамонта <i>Mammuthus primigenius</i> (Proboscidea, Elephantidae) в позднем плейстоцене Минусинской котловины (Южная Сибирь) <i>Д. Г. Маликов, С. В. Святко, А. Н. Пыряев, К. А. Колобова, И. Ю. Овчинников, Е. Л. Маликова</i>	924
Оценка встречаемости и береговая смертность китообразных на Арктическом побережье Чукотки в акватории мыса Ванкарем в 2017–2021 гг. <i>С. В. Загребельный</i>	939
Сравнительный анализ разнообразия аллелей гена DRB1 главного комплекса гистосовместимости у двух видов хомячков рода <i>Allocricetulus</i> Argyropulo 1932 <i>И. Г. Мещерский, Н. Ю. Феокистова, А. В. Гуреева, А. В. Суров</i>	950

Contents

Volume 102, No 8, 2023

Phenotypic Diversity and Hostal Variability of <i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder 1800) (Cestoda, Proteocephalidae), a Parasite of Salmoniformes Fishes of Siberia <i>L. V. Anikieva, D. I. Lebedeva</i>	843
<i>Makaroviella exigua</i> (Acari, Oribatida, Licnobelbidae), a New Genus and Species from Cuba <i>S. G. Ermilov</i>	852
Biological Characteristics and Food Composition of the Shrimp, <i>Sabinea septemcarinata</i> (Sabine 1824) (Crustacea, Crangonidae) from the Shelf of the Kara and Laptev Seas <i>K. A. Kobiakov</i>	860
The First Record of <i>Stenothoe</i> cf. <i>tergestina</i> (Nebeski 1881) (Crustacea, Amphipoda, Stenothoidae) in the Black Sea <i>V. A. Grintsov</i>	871
Analyses of the Avifauna and Bird Populations of the Island of Iturup, Great Kuril Islands <i>A. A. Romanov, E. A. Koblik, P. A. Smirnov, A. A. Vinogradov, Ya. A. Red'kin, D. R. Zhigir</i>	876
From Populational Observations to an Assessment of Their State: Experience from of a Comprehensive Study on the Demographic Parameters of the Western Siberian Population of the European Pied Flycatcher, <i>Ficedula hypoleuca</i> (Muscicapidae, Passeriformes) <i>V. G. Grinkov, H. Sternberg</i>	890
Vocalization of Black-Hooded Oriole (<i>Oriolus xanthornus</i> , Oriolidae, Passeriformes, Aves): Female Singing and Duetting <i>Y. A. Kolesnikova, Nguyen Van Linh</i>	914
New Data on the Distribution and Isotopic Characteristics of Woolly Mammoth Remains, <i>Mammuthus primigenius</i> (Proboscidea, Elephantidae), in the Late Pleistocene of the Minusinsk Depression (South Siberia) <i>D. G. Malikov, S. V. Svyatko, A. N. Pyrayev, K. A. Kolobova, I. Yu. Ovchinnikov, E. L. Malikova</i>	924
Occurrence and Coastal Mortality of Cetaceans on the Arctic Coast of Chukotka Peninsula in the Waters of Cape Vankarem in 2017–2021 <i>S. V. Zargebelniy</i>	939
Allele Diversity of the Major Histocompatibility Complex Gene DRB1 in Two Species of Hamster of the Genus <i>Allocricetulus</i> Argyropulo 1932 <i>I. G. Meschersky, N. Y. Feoktistova, A. V. Gureeva, A. V. Surov</i>	950

УДК 597.552.5:591.69(282.247.212)

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ГОСТАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER 1800) (CESTODA, PROTEOCEPHALIDAE) – ПАРАЗИТА ЛОСОСЕОБРАЗНЫХ СИБИРИ

© 2023 г. Л. В. Аникиева^а, Д. И. Лебедева^{а, *}

^аКарельский научный Центр РАН, Петрозаводск, 186910 Россия

*e-mail: daryal78@gmail.com

Поступила в редакцию 09.12.2022 г.

После доработки 23.03.2023 г.

Принята к публикации 19.05.2023 г.

Изучена внутривидовая изменчивость цестоды *Proteocephalus longicollis* из трех видов хозяев – нельмы (*Stenodus nelma*), ленка (*Brachymistax lenok*) и мальмы (*Salvelinus malma*) отряда лососеобразных. Установлено, что гостальные формы гельминта сходны по показателям внутривидовой изменчивости и доле редких форм, оцененным по полиморфным признакам формы сколекса и половозрелых члеников. Выявлены гостальные различия по морфофизиологическим признакам – прикрепления, трофики и репродукции. Показано, что фенотипически наиболее разнообразна гостальная форма паразита из нельмы, у которой обнаружены максимальная разнородность количественных признаков и разнообразие частот их встречаемости. Сделан вывод о том, что на изменение условий обитания в хозяине гельминт реагирует преимущественно за счет пластичных признаков, которые обладают широкой нормой реакции.

Ключевые слова: внутривидовая изменчивость, паразит *Proteocephalus longicollis*, лососеобразные, паразито-хозяинные отношения

DOI: 10.31857/S0044513423070036, EDN: HTFADX

Фенотипическая изменчивость гельминтов – важный и актуальный аспект экологической и эволюционной паразитологии. Изучение фенотипического разнообразия гельминтов, обладающих широкой специфичностью к окончательным хозяевам, позволяет оценить роль изменчивости в процессе внутривидовой дифференциации и освоении видом различной среды обитания. В настоящее время исследования охватывают разные систематические группы гельминтов: моногеней, трематод, цестод, скребней (Шульман–Альбова, 1952; Фрезе, 1977; Фортунатто, 1987; Пугачев, 1988; Евланов, 1992; Гиченок, 1995; и др.). Однако работы подобного плана немногочисленны, а вопросы внутривидовой дифференциации паразитов изучены недостаточно. Множественность факторов, воздействующих на паразитов, слабая изученность паразитов как зоологических объектов, отрывочность и скудность сведений о биологии и распространении многих видов препятствуют развитию этого направления в паразитологии и затрудняют интерпретацию данных.

Цестода *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (син. *P. exiguus*) – широко распространенный в водоемах голярктический вид паразитов рыб.

Цикл развития *P. longicollis* включает одного промежуточного хозяина – копепоид отрядов Cyclopoida и Calanoida (Альбетова, 1975; Аникиева и др., 1983). Окончательные хозяева – сиговые, хариусовые, лососевые и корюшковые рыбы. Как неспецифичный паразит, *P. longicollis* зарегистрирован у широкого круга рыб разных отрядов: миногиобразных, окунеобразных, сельдеобразных, трескообразных (Фрезе, 1965; Митенев, Шульман, 1999; Пугачев, 1983, 1984, 2002; Margolis, Arthur, 1979; Scholz, Hanzelova, 1998; Scholz et al., 2007). Молекулярными методами (изучение последовательностей 18S rDNA и RAPD-PCR анализ) установлена индивидуальная и внутривидовая генетическая изменчивость гельминта из разных видов хозяев (Hanzelova et al., 1995; Králóvá, 1996; Králóvá, Spakulová, 1996). Для вида *P. longicollis* характерны высокая изменчивость пластических признаков (Иешко, Аникиева, 1980; Hanzelova et al., 1995, 1996) и морфологический полиморфизм по признакам прикрепления (форма сколекса и апикальной присоски), трофики (форма половозрелых члеников) и репродукции (форма лопастей яичника) (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Барская, 2008; Hanzelova et al., 1995). Из-

вестны экологические формы *P. longicollis* из европейской ряпушки (*Coregonus albula* (Linnaeus 1758)), обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus* (Linnaeus 1758)) и радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1792)), которые различаются частотами вариаций полиморфных признаков и морфометрическими показателями (Аникиева и др., 1983; Аникиева, Иешко, 2022; Hanzelova et al., 1995).

В настоящей работе предпринята попытка изучить фенотипическое разнообразие и гостальную изменчивость *P. longicollis* из трех видов лососеобразных рыб водоемов Сибири — нельмы (*Stenodus nelma* (Pallas 1773)), ленка (*Brachymistax lenok* (Pallas 1773)) и мальмы (*Salvelinus malma* (Walbaum 1792)).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужила коллекция тотальных постоянных препаратов цестод, хранящаяся в Музее Гельминтологии Центра паразитологии РАН (Москва). Цестоды были окрашены квасцовым кармином (Быховская-Павловская, 1985). Изучены три выборки *P. longicollis*.

Первая выборка собрана из 9 экз. нельмы из рек Пелядка (бассейн р. Енисей, п-в Таймыр) и Колыма (водная система Восточно-Сибирского моря). Число обнаруженных гельминтов в одной рыбе варьировало от 15 до 117 экз. Препараты были изготовлены и определены В.Я. Трофименко. Нами исследовано 18 половозрелых экземпляров *P. longicollis* — 7 экз. из р. Пелядки и 11 экз. из р. Колымы.

Вторая выборка собрана из 9 экз. ленка р. Тора-Хем (верхнее течение р. Енисей) и устья р. Лены. Число гельминтов в одной рыбе варьировало от 2 до 9 экз. Препараты изготовлены и определены В.А. Ройтманом. Нами исследованы половозрелые экземпляры *P. longicollis*: 5 — из истока р. Енисей, 4 — из р. Лены, 3 (собранных О.Н. Пугачевым) — из Анадырского лимана (Анадырский залив Берингового моря).

Третья выборка собрана из 10 экз. мальмы рек Сокоч и Плотникова (п-в Камчатка). Число обнаруженных гельминтов в одной рыбе варьировало от 1 до 15 экз. Препараты изготовлены и определены В.А. Ройтманом. Нами исследовано 15 половозрелых экземпляров *P. longicollis*. На препаратах цестод всех трех выборок встречались плероцеркоиды и большое число фрагментов *P. longicollis*.

Микроскопирование и измерение червей выполнены с использованием Olympus CX41 (Olympus Corp., Япония) по ранее опубликованным методикам (Аникиева, 1991, 1992). Анализировали качественные (форма сколекса и форма половозрелых члеников) и количественные — пластические признаки (ширина сколекса, диаметр бо-

ковых и апикальной присосок, длина и ширина половозрелых члеников, длина бursy цирруса), а также счетный признак (число семенников). Учитывали строго дорсо-вентрально расположенные на препаратах сколексы и членики со сформированными репродуктивными органами, но без яиц в матке. Показатели внутривидового разнообразия *P. longicollis* определяли по методу Животовского (1982). Вычисляли среднее число вариаций полиморфных признаков (μ), долю редких вариаций (h) и их статистические ошибки (s): $\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2$; $h = 1 - \mu/m$; $s_\mu \sim \sqrt{\mu} (m - \mu)/N$ и $s_h \sim \sqrt{h} (1 - h)/N$; где m — число вариаций в выборке, p — частоты фенотипов в выборке, N — объем выборки. Показатель μ дает оценку внутривидового разнообразия по числу вариаций. Доля редких вариаций в выборке (h) дает информацию о характере и структуре внутривидового разнообразия. Достоверность различий определяли по критерию Стьюдента (Лакин, 1990), где t^1, t^2, t^3 — показатели признака гельминта из нельмы (1), ленка (2) и мальмы (3) соответственно. Оценка разнородности количественных признаков проводилась по взвешенному индексу суммы признаков (Майр, 1971; Аникиева, 1995). Сравнивали число градаций и частотное распределение значений признаков. Всего выделено 60 градаций: по ширине сколекса — 4, по диаметру боковых присосок — 6, по диаметру апикальной присоски — 6, длине члеников — 6, ширине члеников — 14, числу семенников — 4, длине бursy цирруса — 7, длине стробилы — 13.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ изменчивости двух качественных признаков *P. longicollis* показал, что в изучаемых выборках встречались ланцетовидная, ядровидная и булавовидная формы сколекса. Все три выделенные формы обнаружены только в выборке из мальмы, тогда как из ленка и нельмы — отмечено только по две формы. В составе выборки всех трех хозяев доминировала булавовидная форма сколекса, а ланцетовидная была малочисленна (рис. 1А).

По форме половозрелых члеников выделено три вариации: короткая широкая, квадратная и узкая длинная. Выборки различались числом выделенных вариаций и частотами их встречаемости. Все три вариации встречались в выборках из нельмы и мальмы, а в выборке гельминтов из ленка особи с длинной узкой формой члеников не отмечены (рис. 1Б).

Оценка внутривидового разнообразия *P. longicollis* по признаку прикрепления (форма сколекса) не выявила достоверных различий между выборками. По форме половозрелых чле-

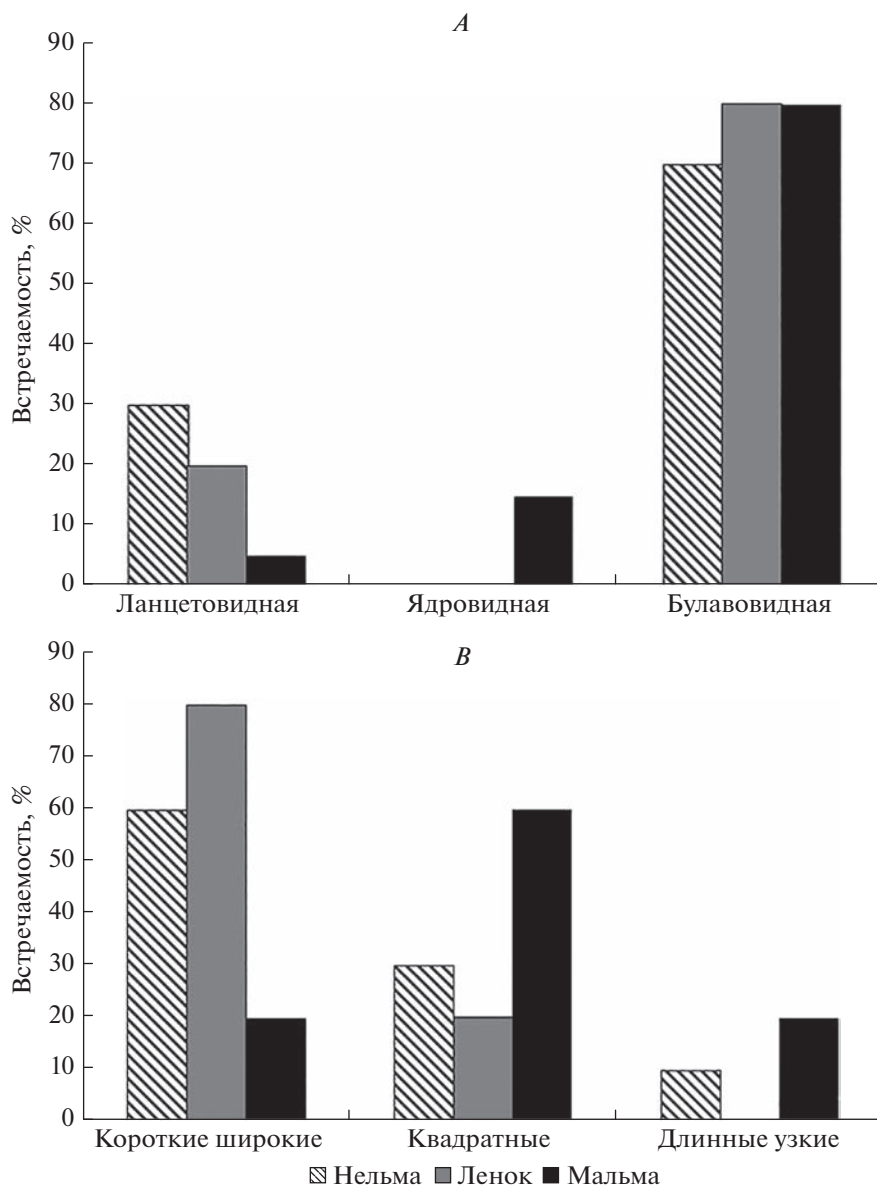


Рис. 1. Встречаемость (%) вариаций формы сколекса и формы половозрелых члеников *P. longicollis* в трех видах хозяев: *А* – вариации формы сколекса, *В* – вариации формы половозрелых члеников.

ников выборка из ленка отличалась от двух других выборок более низким показателем внутрипопуляционного разнообразия. По доле редких вариаций формы сколекса и формы половозрелых члеников все три выборки были сходны (табл. 1 и 2).

Морфометрические показатели цестод *P. longicollis*, исследованных в настоящей работе, значительно варьировали. Наиболее широкие границы колебания параметров всех признаков, за исключением ширины сколекса, наблюдались в выборке из нельмы. Наиболее изменчивы были два признака – длина стробилы и ширина половозрелых члеников. В выборке из ленка ширина ско-

лекса имела более широкие пределы варьирования, чем в выборке из нельмы. Значения остальных пластических признаков цестод из ленка полностью входили в размах изменчивости соответствующих признаков в выборке из нельмы. Морфометрические показатели *P. longicollis* в выборке из мальмы имели меньшие минимальные и максимальные значения и входили в диапазон показателей в выборках из нельмы и ленка. От выборок из нельмы и ленка выборка из мальмы отличалась более высокими значениями длины половозрелых члеников. По размаху изменчивости счетного признака (числа семенников) все

Таблица 1. Популяционная изменчивость формы сколекса *P. longicollis* в трех видах хозяев

Показатели популяционной изменчивости	Обозначения	Хозяин		
		Нельма (1)	Ленок (2)	Мальма (3)
Внутрипопуляционное разнообразие	μ	1.93	1.75	2.25
	S	0.08	0.16	0.33
Доля редких вариаций	h	0.035	0.12	0.25
	S	0.043	0.33	0.1
	h			

Примечание. μ — среднее число вариаций полиморфных признаков ($\mu: t^1 - t^2 = 1.36, p < 0.05; t^1 - t^3 = 0.9, p < 0.05; t^2 - t^3 = 1.7, p < 0.05$); h — доля редких вариаций; s — статистические ошибки показателей; t^1, t^2, t^3 — показатели признака гельминта из нельмы (1), ленка (2) и мальмы (3) соответственно.

Таблица 2. Популяционная изменчивость формы половозрелых члеников *P. longicollis* в трех видах хозяев

Показатель популяционной изменчивости	Обозначения	Хозяин		
		Нельма (1)	Ленок (2)	Мальма (3)
Внутрипопуляционное разнообразие	μ	2.74	1.75	2.80
	s μ	0.19	0.16	0.19
Доля редких вариаций	h	0.09	0.12	0.07
	sh	0.07	0.08	0.07

Примечания. μ — среднее число вариаций полиморфных признаков ($\mu: t^1 - t^2 = 3.8, p = 0.05; t^1 - t^3 = 0.24, p < 0.05; t^2 - t^3 = 4.08, p = 0.05$); h — доля редких вариаций; s — статистические ошибки показателей; t^1, t^2, t^3 — показатели признака гельминта из нельмы (1), ленка (2) и мальмы (3) соответственно.

три выборки оказались относительно сходны (табл. 3).

Анализ изменчивости количественных признаков *P. longicollis* по взвешенному индексу суммы признаков показал, что выборки различались числом градаций. Наибольшее число градаций (46) обнаружено в выборке из нельмы. Эта выборка включала все градации апикальной присоски (6 из 6), максимальное число градаций ширины половозрелых члеников (11 из 14) и длины бурсы цирруса (6 из 7 градаций). Минимальное число

градаций было у выборки из мальмы — 29. Она отличалась от других выборок минимальным числом градаций по ширине сколекса (2 из 6), диаметру боковых присосок (3 из 6), ширине половозрелых члеников (4 из 14) и длине бурсы цирруса (2 из 7). Выборка из ленка по числу обнаруженных градаций занимала промежуточное положение между выборками из нельмы и мальмы — 32 градации. Только в выборке из ленка были представлены все 4 градации по ширине сколекса.

Таблица 3. Изменчивость морфологических признаков *P. longicollis* из разных видов хозяев

Признак	Нельма	Ленок	Мальма
Ширина сколекса, мм	0.20–0.31	0.21–0.36	0.20–0.28
Диаметр боковых присосок, мм	0.08–0.15	0.11–0.15	0.09–0.11
Диаметр апикальной присоски, мм	0.05–0.10	0.04–0.07	0.05–0.07
Длина половозрелых члеников, мм	0.28–0.72	0.24–0.66	0.39–0.88
Ширина половозрелых члеников, мм	0.36–1.87	0.77–1.05	0.44–0.73
Число семенников, n	24–61	29–64	31–66
Длина бурсы цирруса, мм	0.18–0.52	0.18–0.30	0.18–0.24
Длина стробилы, см	1.80–7.00	2.00–5.00	0.90–4.50
Ширина стробилы, см	0.10–0.20	0.08–0.20	0.03–0.13

Примечания. Для каждого признака указаны пределы значений минимум–максимум.

Анализ вариационных рядов признаков показал, что выборки различались характером распределения значений в частотных классах. В выборке из нельмы наиболее разнородны три признака: ширина половозрелых члеников, длина бурсы цирруса и длина стробилы, в распределении частотных классов которых наблюдалось три подъема. Так, 80% значений диаметра апикальной присоски и длины половозрелых члеников входили в три смежных класса. Ширина сколекса, диаметр боковых присосок и число семенников имели один доминирующий частотный класс (рис. 2).

Выборка из ленка наиболее разнообразна по длине стробилы, в распределении частотных классов значений которой наблюдалось два подъема. Значения диаметра апикальной присоски, длины и ширины половозрелых члеников распределялись относительно равномерно в три частотных класса. Число семенников представлено двумя основными частотными классами. Ширина сколекса, диаметр боковых присосок и длина бурсы цирруса имели один центральный класс (рис. 2).

Выборка из мальмы, также как и выборки из нельмы и ленка, наиболее разнообразна по длине стробилы. Значения длины половозрелых члеников распределялись преимущественно в три частотных класса, число семенников — в два. Значения остальных пяти признаков (ширина сколекса, диаметр боковых и апикальной присосок, ширина половозрелых члеников и длина бурсы цирруса) имели один доминирующий частотный класс (рис. 2).

Сопоставление распределения частотных классов значений признаков *P. longicollis* в вариационных рядах показало, что выборки гельминта из нельмы и ленка сходны по трем признакам — диаметру апикальной присоски, длине половозрелых члеников и длине стробилы. Они различались доминирующими частотными классами по ширине сколекса, диаметру боковых присосок, ширине половозрелых члеников, числу семенников и длине бурсы цирруса. Выборка из мальмы отличалась от выборок из нельмы и ленка доминирующими значениями ширины сколекса, длины и ширины половозрелых члеников, числа семенников и длины стробилы (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное нами исследование *P. longicollis* из водоемов Сибири позволило оценить фенотипическое разнообразие и гостальную изменчивость гельминта в условиях обитания в разных видах хозяев — нельме, ленке и мальме, принадлежащих к разным родам и семействам отряда лососеобразных. Было установлено, что по показателям внутривидового разнообразия двух полиморфных признаков (формы сколекса и

формы половозрелых члеников) и его структуре гостальные формы гельминта из изучаемых видов хозяев сходны. Из трех фенотипов сколекса (ланцетовидного, ядровидного и булавовидного) наиболее распространены два — ланцетовидный и булавовидный. Булавовидный фенотип составляет основу численности в гостальных группировках (70–80% численности), а ланцетовидный малочислен (5–30%). Третий фенотип — ядровидный — малочислен и встречается только у группировки из мальмы. Некоторые различия между гостальными экоформами *P. longicollis* наблюдаются по встречаемости вариаций формы половозрелых члеников. В экоформах гельминта из нельмы и ленка доминирует фенотип стробилы с короткой широкой формой члеников, фенотип с квадратной формой члеников малочислен. В мальмовой экоформе доминирует фенотип с квадратной формой члеников, а фенотипы с короткой широкой и узкой длинной формой члеников малочисленны.

Изучение фенотипического разнообразия *P. longicollis* в европейской ряпушке и обыкновенном сиге озер Карелии показало, что популяционные группировки *P. longicollis*, формируемые в ряпушке и сиге, сходны по соотношению фенотипов стробилы (доминирует фенотип с члениками квадратной формы) и различаются по соотношению фенотипов сколекса. В европейской ряпушке доминирует фенотип с ядровидной формой сколекса, в обыкновенном сиге — фенотип с булавовидной формой. Группировки с другими фенотипами редки и малочисленны (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Иешко, 2007, 2022).

Три различающиеся морфологические формы стробилы были найдены у гостальной формы *P. longicollis* из радужной форели водоемов Словакии: с удлиненной формой половозрелых члеников (тип А), с широкими половозрелыми члениками (тип В) и квадратной формой половозрелых члеников (тип С). К типу А отнесены 60% стробил, к типу С — 39%, к типу В — только 1% (Hanzelova et al., 1995).

Сопоставление полученных нами материалов с известными данными по морфологическому полиморфизму *P. longicollis* из сиговых рыб Карелии и радужной форели Словакии позволило выявить своеобразие гостальных форм гельминта из лососеобразных Сибири. По фенотипам сколекса они наиболее сходны с сиговой экоформой гельминта из озер Карелии, но отличаются от карельской ряпушковой. По фенотипам половозрелых члеников экоформа гельминта из мальмы сходна как с сиговой, так и ряпушковой экоформами (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Иешко, 2022). Экоформы из нельмы и ленка отличаются от таковой из радужной форели Словакии отсутствием фенотипа с удлиненной формой половозрелых члеников (Hanzelova et al., 1995), а от сиговой и

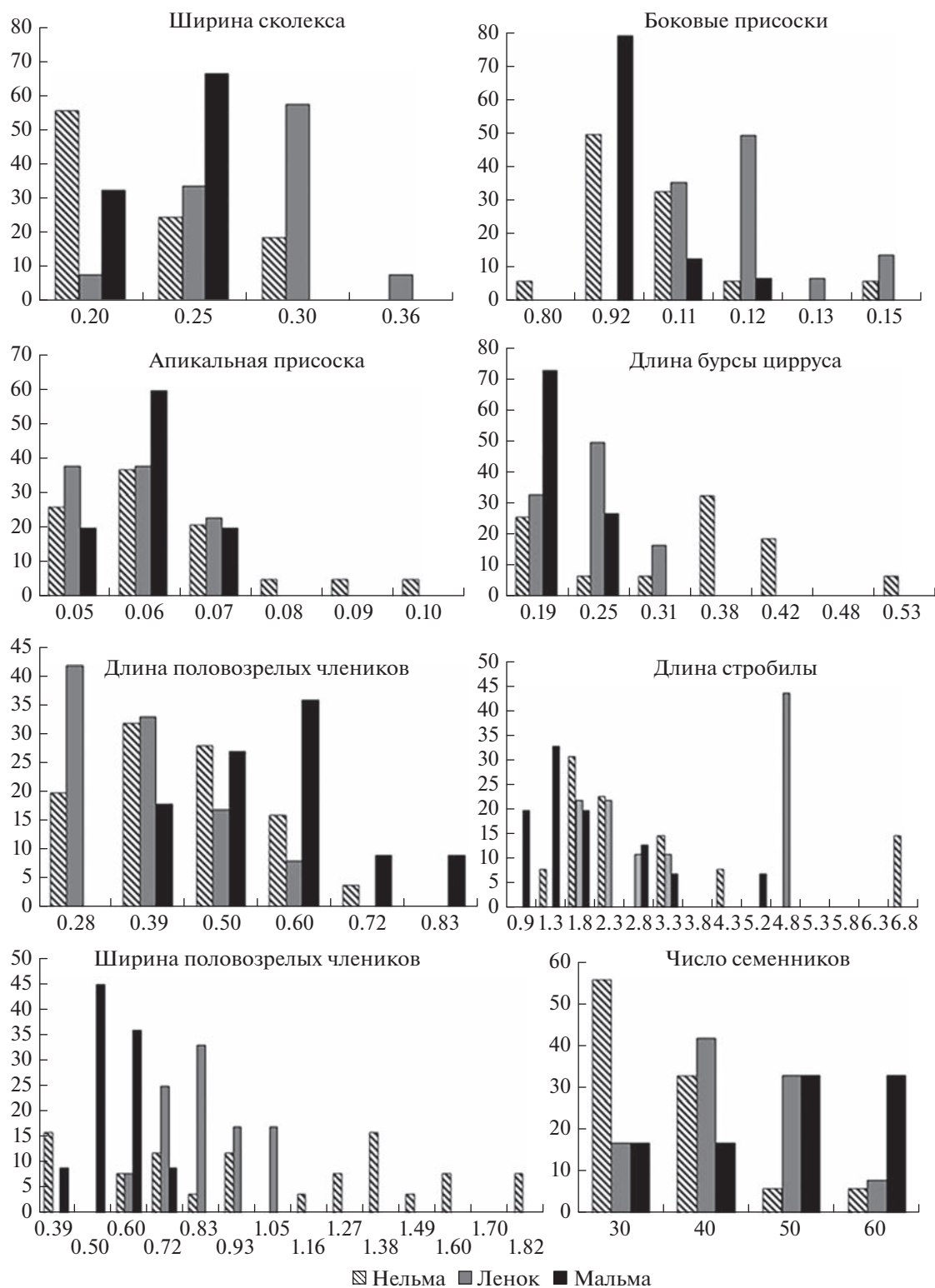


Рис. 2. Частотное распределение значений количественных признаков *P. longicollis* в трех видах хозяев. По осям ординат — встречаемость, %; по осям абсцисс — среднее значение для класса.

ряпушковой экоформ — доминированием фенотипа с короткими широкими половозрелыми члениками (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Иешко, 2022).

Известно, что количественные признаки *P. longicollis* обладают широкой нормой реакции на условия среды (Аникиева и др. 1983; Hanzelova, Spakulova, 1992; Hanzelova et al., 1995; и др.). Нами установлено высокое фенотипическое разнообразие *P. longicollis* в лососеобразных рыбах Сибири, оцененное по изменчивости количественных признаков. Выявлены сходные черты и различия между гостальными формами по уровню разнообразия и характеру изменчивости. Все три гостальные формы *P. longicollis* высоко изменчивы по ширине сколекса, ширине половозрелых члеников и длине стробилы. Фенотипически наиболее разнообразна гостальная группировка *P. longicollis* из нельмы. Она имеет сложную структуру, в которой по длине стробилы можно выделить три фенотипа. Первый фенотип включает особей длиной до 2.5 см (мелкие), второй фенотип — от 3 до 4.5 см (средние) и третий фенотип — до 7 см (крупные особи). Первый фенотип составляет основу численности (более 60%). Вторым и третьим фенотипы немногочисленны (15 и 20% соответственно), но играют важную роль в репродуктивном потенциале экоформы. Гостальная форма *P. longicollis* из ленка значительно уступает нельмовой по фенотипическому разнообразию и его структуре и отличается от нее распределением частотных классов размеров половозрелых члеников и длины бursy цирруса. Мальмовая экоформа *P. longicollis* отличается от нельмовой и леноквой меньшими размерами половозрелых члеников и стробилы.

Особенности фенотипического разнообразия и гостальной изменчивости *P. longicollis* были сопоставлены с условиями обитания гельминта в трех видах лососеобразных рыб Сибири, которые различаются образом жизни. Нельма — крупный полупроходной вид. Нагуливается в опресненных участках морей и низовьев рек. Единственный вид из семейства сиговых, для которого характерен хищный образ жизни. Молодь питается личинками насекомых, мизидами и молодью других рыб. Взрослая нельма потребляет главным образом молодь сиговых (ряпушку, омуля, тугуна, чира) и собственную молодь. В р. Колыма нельма переходит на питание рыбой уже на первом году жизни (Копосов, Смирнов, 2017). Среди сиговых Сибири нельма характеризуется наиболее высоким заражением цестодой *P. longicollis*. Так, в р. Лена гельминт встречался у 93% рыб с интенсивностью до 150 экз. (Пугачев, 1984; Платонов, Кузьмин, 2011). Хищничество и каннибализм нельмы обеспечивают высокую численность и фенотипическое разнообразие гельминтов, поступающих в нее из разных видов сиговых рыб и

собственно нельмы. Их приживаемость, рост и развитие связаны с паразито-хозяйинными отношениями и конкуренцией при высокой интенсивности заражения нельмы.

Ленок — один из представителей рода *Brachymystax* семейства лососевых, места обитания которого — предгорные участки рек. Для ленка характерна эврифагия. Он поедает любую доступную пищу. В первый год жизни личинки и мальки питаются зоопланктоном, личинками хирономид и мелкими поденками, с двухлетнего возраста в питании отмечается рыба (преимущественно карповые и окуневые), доля которой достигает 60–80% к 8–9 годам (Сверлова, 2009). Ленок обычно имеет размеры 25–40 см и массу 150–700 г. По инвазии *P. longicollis* ленок значительно уступает нельме. При сходной с нельмой частотой встречаемости гельминта (80%) интенсивность заражения ленка варьирует от 1 до 49 экз., индекс обилия 6.7 экз. При этом половозрелые черви встречаются единично (Губанов, Волобуев, 1975; Пугачев, 1984; Матвеева, Матвеев, 1990).

Мальма — один из многочисленных видов рода *Salvelinus* семейства лососевых. Мальма распространена на значительной территории арктического побережья Азии к западу от Берингова пролива. В бассейне р. Камчатки мальма распадается на две хорошо различимые морфологические группы, каждая из которых включает как проходные, так и жилые экологические формы гольцов (озерную, озерно-речную и речную бентосоядную, ручьевую). Представители одной морфологической группы жилых гольцов питаются в основном бентосом, тогда как взрослые гольцы занимают трофическую нишу неспециализированного хищника (Глубоковский, 1995). Озерно-речная жилая мальма из рек Сокоч и Плотникова отличается малой величиной; длина 17–34 см, средний вес 300 г, нагуливается в озерах, а для нереста мигрирует в ручьи и реки. Цестода *P. longicollis* встречается у разных форм мальмы, но зараженность рыб обычно невысока — 26%, интенсивность 1–4 экз., индекс обилия 0.6 экз. (Буторина и др., 2011).

В целом, проведенное нами исследование и полученные результаты об особенностях фенотипического разнообразия, встречаемости и численности *P. longicollis* в трех видах лососеобразных рыб Сибири позволяют высказать мнение о том, что к условиям обитания в хозяине паразит приспособляется преимущественно за счет пластичных признаков, которые обладают широкой нормой реакции. Наиболее благоприятные условия для обитания гельминт находит в нельме, что отражается в высоком фенотипическом разнообразии и изменчивости гостальной экоформы *P. longicollis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Музею гельминтологии Центра паразитологии РАН (Москва) за предоставленный материал и академику О.Н. Пугачеву (ЗИН РАН) за ценные советы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ госрегистрации 122032100130-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альбетова Л.М., 1975. Изучение жизненного цикла *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda, Proteocephalidae) в экспериментальных условиях // Научные труды Тюменского гос. ун-та. Т. 31. С. 117–124.
- Аникиева Л.В., 1991. Использование морфологических показателей *Proteocephalus pollanicola* (Cestoda: Proteocephalidae) для уточнения происхождения его хозяина — ирландского сига *Coregonus pollan* Thompson // Паразитология. Т. 25. Вып. 3. С. 228–233.
- Аникиева Л.В., 1992. Морфологическая изменчивость популяции *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidae) в оз. Риндозеро // Паразитология. Т. 26. Вып. 5. С. 389–395.
- Аникиева Л.В., 1995. Изменчивость паразита окуня цестоды *Proteocephalus percae* в ареале хозяина // Паразитология. Т. 29. Вып. 4. С. 279–288.
- Аникиева Л.В., Барская Ю.Ю., 2008. Морфологическое разнообразие паразита лососевидных рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из сига *Coregonus lavaretus* малых водоемов национального парка “Паанаярви” // Труды КарНЦ РАН. Вып. 13. С. 12–16.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., 2007. Морфологический полиморфизм цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) в онтогенезе // Паразитология. Т. 41. Вып. 2. С. 103–111.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., 2022. Фенотипическое разнообразие популяционных группировок *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) паразита сига *Coregonus lataretus* (L.) // Паразитология. Т. 56. Вып. 2. С. 91–107.
- Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П., 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 167 с.
- Аникиева Л.В., Харин В.Н., Спектор Е.Н., 2004. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. // Паразитология. Т. 38. Вып. 5. С. 438–447.
- Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Ермоленко А.В., 2011. Паразиты гольцов (Salmonidae: Salvelinus) Голарктики. Владивосток: Дальнаука. 281 с.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Гиченко Л.А., 1995. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) из двух видов беломорских рыб // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 8. С. 15–26.
- Глубоковский М.К., 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 343 с.
- Губанов Н.М., Волобуев В.В. 1975. О гельминтофауне озерного гольца рода *Salvelinus* из бассейна реки Охоты // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток. С. 188–189.
- Евланов И.А., 1992. Внутрипопуляционный полиморфизм плероцеркоидов *Digramma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) и его роль в функционировании паразитарной системы // Журнал общей биологии. Т. 53. Вып. 3. С. 368–372.
- Животовский Л.А., 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38–44.
- Иешко Е.П., Аникиева Л.В., 1980. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* — массового паразита сиговых рыб // Паразитология. Т. 14. Вып. 5. С. 422–426.
- Копосов А.Е., Смирнов А.А., 2017. Биология нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) среднего течения реки Колымы в границах Магаданской области // Вопросы рыболовства. Т. 18. Вып. 2. С. 163–175.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Матвеева Е.Н., Матвеев А.Н., 1990. Сравнительный анализ паразитофауны ленка // Паразиты и болезни рыб Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С. 69–74.
- Митенев В.К., Шульман Б.С., 1999. Паразиты рыб Мурманской области. Систематический каталог. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 72 с.
- Платонов Т.А., Кузьмин Н.В., 2011. Паразитарные заболевания рыб реки Лены и их рыбохозяйственное значение // Достижения науки и техники АПК. № 5. С. 68–69.
- Пугачев О.Н., 1983. Гельминты пресноводных рыб северо-востока Азии // Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Т. 121. С. 90–114.
- Пугачев О.Н., 1984. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Зоологический институт РАН. 156 с.
- Пугачев О.Н., 1988. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949 // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйственных отношений. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 103–109.
- Пугачев О.Н., 2002. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногеней, цестоды // Труды Зоологического института РАН. Т. 297. 248 с.
- Сверлова Т.В., 2009. Биология ленка *Brachymystax lenok* (Pallas) верхнего течения реки Лены // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. Т. 2. Вып. 2. С. 55–60.
- Фортунатто М.Э., 1987. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 161. С. 51–62.

- Фрезе В.И., 1965. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: Наука. 538 с.
- Фрезе В.И., 1977. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // Труды ГЕЛАН. Т. XXVII. С. 174–204.
- Шульман-Альбова Р.Е. 1952. К вопросу об изменчивости дигенетического сосальщика рыб *Podocotyle atom* (Rud.) Odhner // Учен. зап. Ленингр. гос. ун-в. Серия биолог. Т. 141. Вып. 28. С. 110–126.
- Hanzelova V., Špakulová M., 1992. Biometric variability of *Proteocephalus neglectus* (Cestoda, Proteocephalidae) in 2 different age-groups of the rainbow trout from the Dobsina water reservoir (East Slovakia) // Folia Parasitologica. V. 39 (4). P. 307–316.
<https://folia.paru.cas.cz/artkey/fol-199204-0002.php>
- Hanzelova V., Šnábel V., Špakulová M., Kralova I., Fagerholm H.-P., 1995. A comparative study of the fish parasites *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae): morphology, isoenzymes and karyotype // Canadian Journal of Zoology. V. 73. P. 1191–1198.
<https://doi.org/10.1139/z95-142>
- Hanzelová V., Šnábel V., Špakulová M., 1996. On the host specificity of fish tapeworm *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda) // Parasite. V. 3(3). P. 253–257.
<https://doi.org/10.1051/parasite/1996033253>
- Králóvá I., 1996. A total DNA characterization in *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae): random amplified polymorphic DNA and hybridization techniques // Parasitology Research. V. 82. P. 668–671.
- Králóvá I., Špakulová M., 1996. Intraspecific variability of *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda: Proteocephalidae) as studied by the random amplified polymorphic DNA method // Parasitology Research. V. 82. P. 542–545.
- Margolis L., Arthur J.R., 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. Ottawa: Thorn Press Limited. 270 p.
- Scholz T., Hanzelova V., 1998. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha: Academia. 118 p.
- Scholz T., Hanzelova V., Škeříková A., Shimazu T., 2007. An annotated list of species of the *Proteocephalus* Weinland 1858 aggregate sensu de Chambrier et al. (2004) (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in the Palearctic Region, their phylogenetic relationships and a key to their identification // Systematic Parasitology. V. 67 (2). P. 139–156.

PHENOTYPIC DIVERSITY AND HOSTAL VARIABILITY OF *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER 1800) (CESTODA, PROTEOCEPHALIDAE), A PARASITE OF SALMONIFORMES FISHES OF SIBERIA

L. V. Anikieva¹, D. I. Lebedeva^{1, *}

¹Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 186910 Russia

*e-mail: daryal78@gmail.com

Intraspecific variability of the cestode, *P. longicollis* was studied from three host species, the Nelma (*Stenodus nelma*), the Lenok (*Brachymistax lenok*), and the Malma (*Salvelinus malma*) of fish order Salmoniformes. Host forms of helminthes were found to be similar in intrapopulation diversity and in the proportion of rare forms evaluated by polymorphous features of the scolex shape and sexually mature segments. Hostal differences in morphophysiological traits, such as the attachment, trophics and reproduction, were revealed. The parasites from Nelma are shown to phenotypically be the most diverse. These forms show the maximum heterogeneity of diversity and distribution frequencies. The conclusion is drawn that the helminthes respond to changes in the habitat conditions in the host predominantly by plastic traits.

Keywords: intraspecific variability, cestode, salmonids, parasite-host relations

УДК 595.4

MAKAROVIELLA EXIGUA (ACARI, ORIBATIDA, LICNOBELBIDAE), A NEW GENUS AND SPECIES FROM CUBA

© 2023 г. S. G. Ermilov*

Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Received March 24, 2023

Revised March 29, 2023

Accepted March 30, 2023

A new oribatid mite genus collected from Cuba — *Makaroviella* gen. n. (Oribatida, Licnobelbidae), with *Makaroviella exigua* sp. n. as type species — is proposed and described. It can be distinguished from both known licnobelbid genera (*Flabellobelba* and *Licnobelba*) mostly by: the number and the localization of notogastral setae, the localization of rostral setae and adanal setae ad_1 , and the absence of lateral enantiophyses. An identification key to the known species of Licnobelbidae is provided.

Keywords: oribatid mites, Plateremaeoidea, taxonomy, morphology, identification key, Neotropical region

DOI: 10.31857/S0044513423080044, **EDN:** YZHCIF

Licnobelbidae is a small family of oribatid mites (Acari, Oribatida, Plateremaeoidea), which was proposed by Grandjean (1965). It comprises two genera with three species: *Flabellobelba* Pérez-Íñigo 1994 (one species) and *Licnobelba* Grandjean 1931 (two species). The family diagnosis has been summarized by Paschoal (1988), Pérez-Íñigo (1994), Norton and Behan-Pelletier (2009); the generic traits have been summarized by Grandjean (1931), Paschoal (1988), Pérez-Íñigo (1994), Subías and Shtanchaeva (2023). The taxonomic history of licnobelbid species has been provided by Pérez-Íñigo (1993, 1994). The representatives of the family are distributed mostly in the Palearctic region but *Licnobelba caesarea* (Berlese 1910) is also known from Mexico (Subías, 2022).

Among the oribatid mite materials collected from the forest leaf litter in Cuba, I found a new species of Licnobelbidae belonging to a new genus. The main goals of this paper are: to describe *Makaroviella* gen. n., with *Makaroviella exigua* sp. n. as type species, based on adults; and to provide an identification key for the known species of the family.

METHODS

Observation and documentation. Specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides for measurement and illustration. Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the gastronotum. Notogastral width refers to the maximum width of the notogaster in dorsal view. Lengths of body setae were measured in lateral aspect. All body measurements are

presented in micrometers. Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter-femur-genu-tibia-tarsus (famulus included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu-tibia-tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica transmission light microscope “Leica DM 2500”. Images were obtained with an AxioCam ICc3 camera using a Carl Zeiss transmission light microscope “Axio Lab.A1”.

Terminology. Morphological terminology used in this paper follows that of Grandjean (1931, 1934, 1965), Ermilov and Starý (2021), Ermilov and Salavatulin (2022); Norton (1977) for leg setal nomenclature; Norton and Behan-Pelletier (2009) for overview.

Abbreviations. *Prodorsum*: *car* = carina; *A* = enantiophysis; *Ap* = posterior tubercle of enantiophysis; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial seta, respectively. *Notogaster*: *h*, *p* = setae; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. *Scalps*: *LaS*, *PnS*, *DnS*, *TnS* = larval, proto-, deuto- and tritonymphal scalp, respectively; *dm*, *dp*, *lp*, *h*, *p* = setae. *Gnathosoma*: *rp* = process of rutellum; *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; *d*, *l*, *sup*, *inf*, *cm*, *ul*, *su*, *vt*, *lt* = palp setae; ω = palp solenidium; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a–1c*, *2a*, *3a–3c*, *4a–4c* = epimeral setae; *P* = propodolateral apophysis; *dis* = discidium. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal seta, respectively; ψ , τ , *k* = setae of ovipositor; *iad* = adanal lyrifissure; *po* =

= preanal organ. *Legs*: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, and tarsus, respectively; ω , ϕ , σ = solenidia; *d*, *l*, *v*, *bv*, *ev*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = setae; *sac* = sacculi.

TAXONOMY

Makaroviella Ermilov gen. n.

Type species: *Makaroviella exigua* sp. n.

Generic diagnosis (adult). *Size*. Length less than 300. *Integument*. Without heavy sculpturing or ornamentation. Cerotegument tuberculate. *Prodorsum*. Rostrum rounded. Enantiophysis present. Rostral and lamellar setae medium-sized, setiform, *ro* located anteriorly to *le*; interlamellar and exobothridial setae short, simple. Bothridial seta elongate leaf-shaped. *Notogaster*. Scalps tightly attached to the notogaster. Three pairs of short, setiform setae; setae of *h*-row located distinctly above setae of *p*-row. Lyrifissures *ia*, *im* and *ip* long. Opisthonotal gland opening located on the notogastral surface (not on the tubercle). *Gnathosoma*. Subcapitulum diarthric. Two pairs of adoral setae present. Palp setation: 0–2–1–3–9(+1 ω); solenidium bacilliform, strongly inclined, directed to the base of *acm*. Chelicera chelate-dentate. *Epimeral and lateral podosomal regions*. Epimeral setal formula: 3–1–3–3. Propodolateral apophysis well developed. Discidium present. *Anogenital region*. With seven pairs of genital, one pair of aggenital, two pairs of anal, and three pairs of adanal setae; all adanal setae located laterally to anal plate. Adanal lyrifissure long, located parallel and close to anal aperture. *Legs*. Heterotridactylous; claws comparatively small. Femora I–IV and trochanters III, IV with sacculi.

Differential diagnosis. The genus *Makaroviella* differs from both other known genera of Licnobelbidae – *Flabellobelba* and *Licnobelba* – in the following traits.

1. Number and localization of notogastral setae. *Makaroviella* has three pairs of notogastral setae (*h*₁, *p*₁, *p*₂), all in the posterior part of the notogaster, setae of *h*-row located distinctly above setae of *p*-row. *Flabellobelba* has two pairs of notogastral setae (*p*₂, *p*₃), all in the posterolateral parts of the notogaster, located in one transverse row. *Licnobelba* has four (*lp*, *h*₁, *p*₁, *p*₂) or five (*lp*, *h*₁, *p*₁, *p*₂, *p*₃) pairs of notogastral setae; of these, setae of *h*- and *p*-rows are in the posterior part of the notogaster, located in one transverse row, *lp* shifted in dorsolateral notogastral parts.

2. Localization of rostral setae. In *Makaroviella*, they are located anteriorly to lamellar setae. In *Flabellobelba* and *Licnobelba*, they are located laterally to lamellar setae.

3. Lateral enantiophysis. In *Makaroviella*, it is absent. In *Flabellobelba* and *Licnobelba*, it is present.

4. Localization of adanal seta *ad*₁. In *Makaroviella*, this seta is located laterally to anal aperture. In *Flabel-*

lobelba and *Licnobelba*, it is located posteriorly to anal aperture.

Additionally, *Makaroviella* differs from *Flabellobelba* in the morphology of bothridial seta (very short stalk and long head versus very long stalk and short head). *Makaroviella* differs from *Licnobelba* in the number of genital setae (seven pairs versus six pairs), and the absence (versus presence) of strong thorn-like structure extending from the bothridium.

Also, *Makaroviella* is similar to some representatives of the genus *Pedrocortesella* Hammer 1961 (Licnodamaeidae) in the presence of scalps and in a similar localization of notogastral setae (*h*₁ above *p*₁); however, their body has heavy sculpturing/ornamentation, usually a greater number of notogastral setae, and a weak scalp attachment to the notogaster.

Etymology. The generic name is dedicated to Dr. Olga L. Makarova, a well-known acarologist from the Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, for her extensive contributions to our knowledge of the taxonomy, biogeography and ecology of mites.

Makaroviella exigua Ermilov sp. n.

(Figs 1–4)

Type material. Holotype (♀) and nine paratypes (6♂, 3♀): Cuba, 22°6' N, 81°6' W, leaf litter in a riparian mixed forest (unknown date and collector; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

The holotype is deposited in the collection of the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany; nine 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: 240–270. Body covered by layer of dense tuberculate cerotegument. Dorsolateral part of prodorsum with longitudinal carina. Enantiophysis present, formed by the posterior part of carina and the opposite tubercle. Bothridial seta with short stalk and long, leaf-shaped head which is covered by dense microsculptures. Posterolateral part of bothridium slightly protruding. Notogastral, epimeral, anogenital, and scalpal setae short, setiform (except anal setae slightly phylliform). Subcapitular mentum with transverse ridge posteriorly to insertions of *h*. Tubercles of parastigmatic enantiophysis absent. Discidium present. Leg femora I–III and trochanter III with one sacculi; femur IV and trochanter IV with two sacculi.

Description. Measurements. Body length: 270 (holotype), 240–255 (male paratypes), 270 (female paratypes); notogaster width: 135 (holotype), 120 (male paratypes), 135 (female paratypes).

Integument. Body color light brown. Body, setae and legs covered by layer of dense tuberculate cerote-

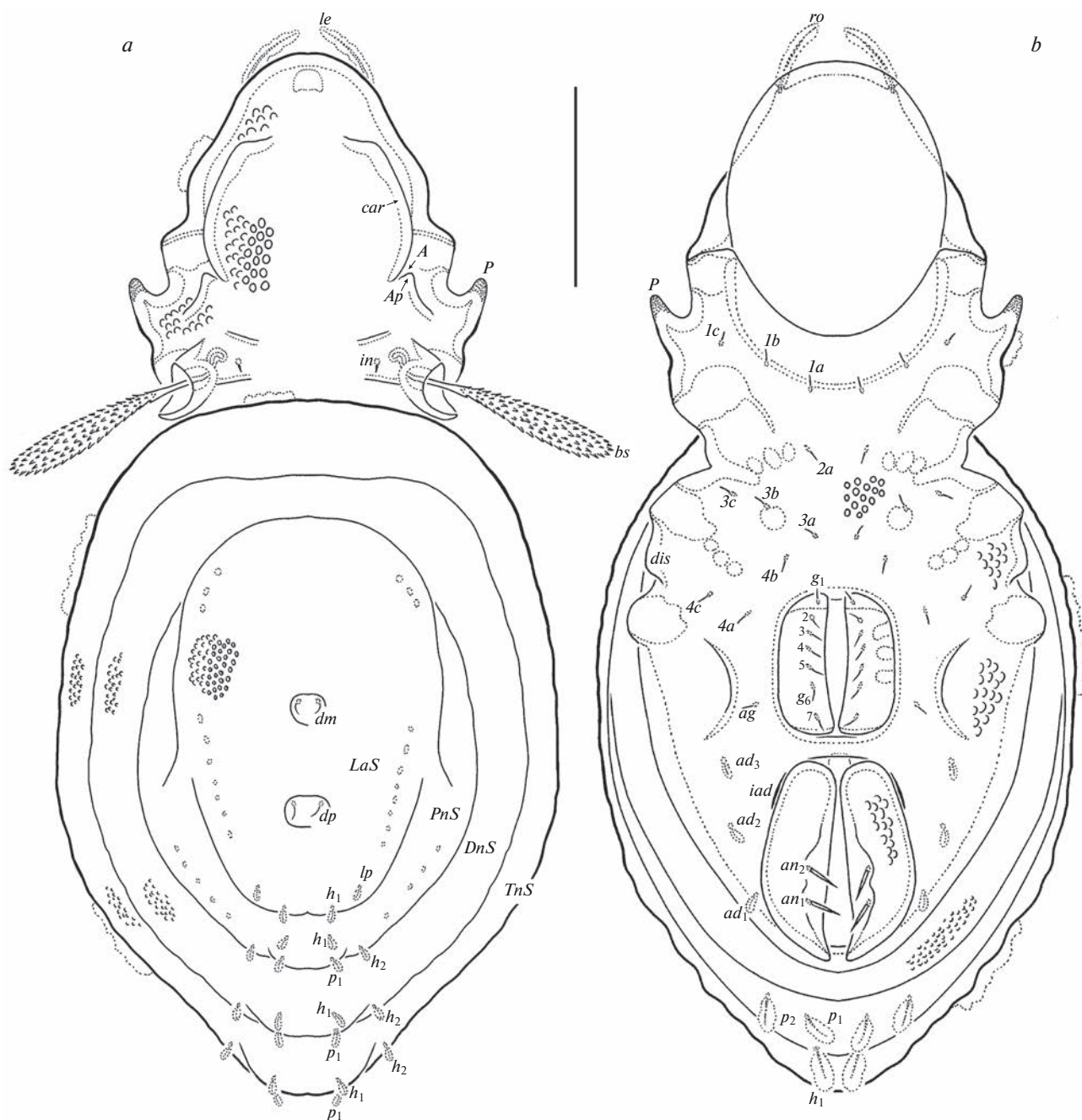


Fig. 1. *Makaroviella exigua* sp. n., adult: a — dorsal view, b — ventral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 50 μ m.

gument (diameter of large tubercles up to 6; diameter of small tubercles less than 1). Surface of notogaster microtuberculate sculpturing (visible under high magnification).

Prodorsum. Rostrum broadly rounded. Dorsolateral part with longitudinal carina which is slightly convex to the outside; a pair of carinae are well separated. Enantiophysis present, formed by the posterior part of carina and the opposite tubercle. Rostral and lamellar setae (19–22) setiform, roughened; interlamellar (4)

and exobothridial (4–6) setae setiform, smooth; bothridial seta (49–56) with short stalk and long, elongate leaf-shaped head covered by dense microscales. Posterolateral part of bothridium slightly protruding.

Notogaster. Scalps present in all specimens, without heavy reticulate/foveolate ornamentation. Larval scalp with four pairs (*dm*, *dp*, *lp*, *h*₁), nymphal scalps with three pairs (*h*₁, *h*₂, *p*₁) of observed setae; all setae short (4–6), setiform, smooth. Notogastral setae (*h*₁, *p*₁, *p*₂) short (4–6), setiform, smooth. Opisthonotal

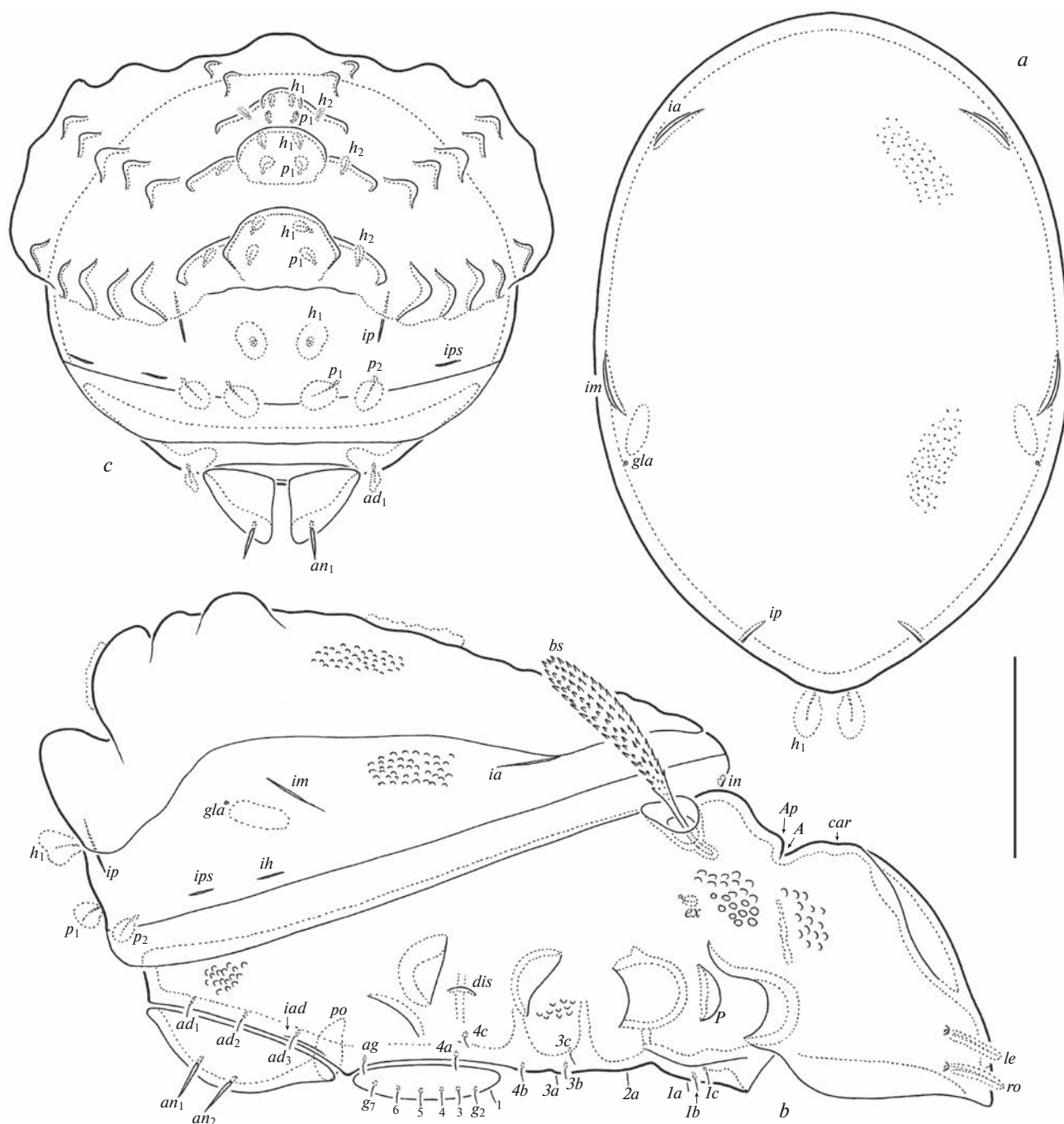


Fig. 2. *Makaroviella exigua* sp. n., adult: *a* – notogaster, dorsal view (scalps not shown); *b* – right lateral view (gnathosoma and legs not shown); *c* – posterior view. Scale bar 50 μ m.

gland elongate oval; opening small, poorly observed. All lyrifissures distinct, located on slight elongate tubercles.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 67–71 × 52–56; subcapitular (*a*: 13–15; *m*: 9–11; *h*: 7–9) and adoral (*or*₁: 9–11; *or*₂: 4–6) setae setiform, smooth; rutellum with posteromedial process; mentum with transverse ridge posteriorly to insertions of *h*. Palp length: 45–49;

postpalpal seta (4) spiniform, smooth. Chelicera length: 67–71; setae (*cha*: 22–26; *chb*: 13–15) setiform, slightly barbed.

Epimeral and lateral podosomal regions. All setae (4–6) setiform, smooth. Tubercles of parastigmatic enantiophysis absent. Discidium poorly visible, with rounded top.

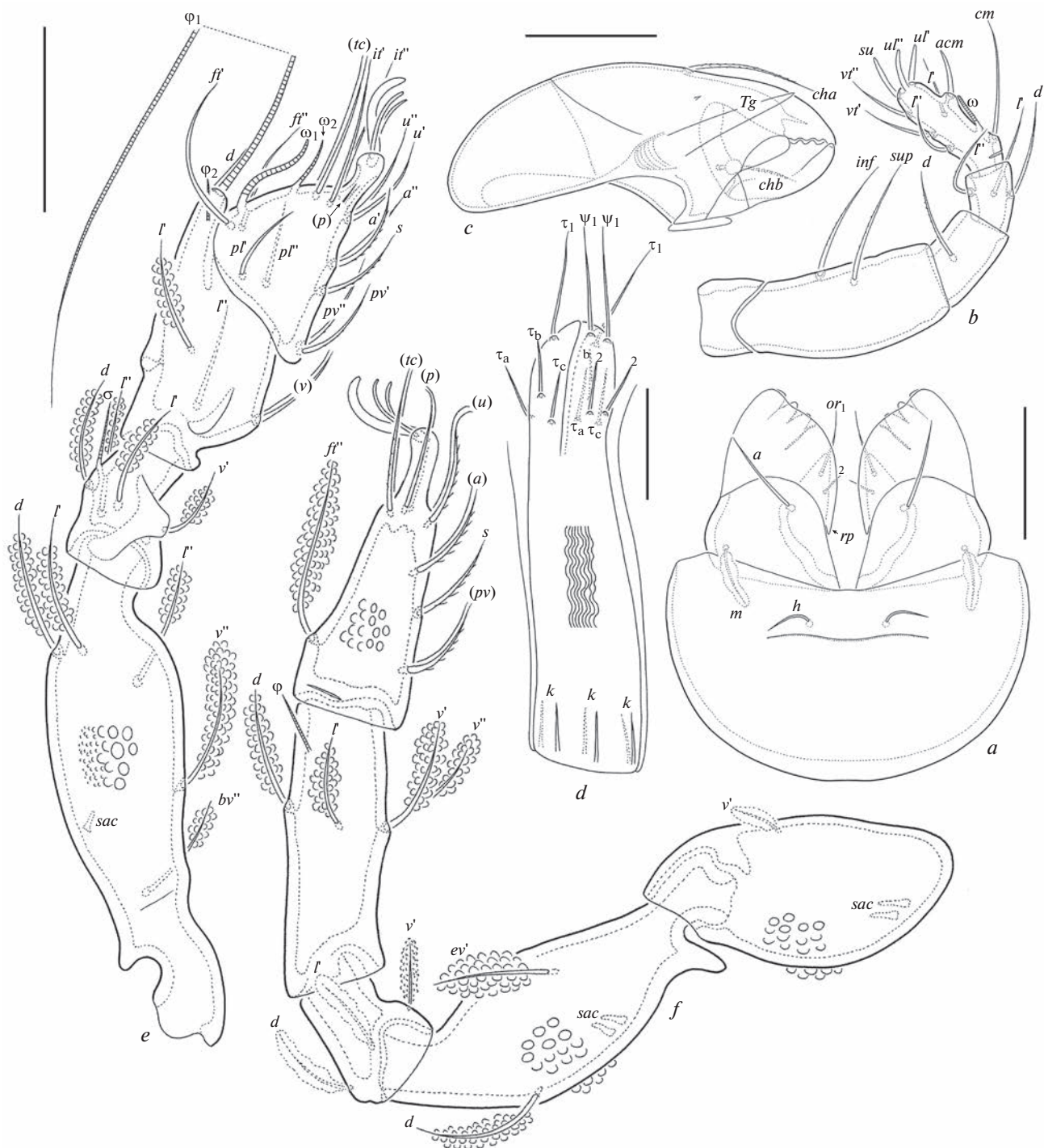


Fig. 3. *Makaroviella exigua* sp. n., adult: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – palp, left, antiaxial view; *c* – chelicera, left, paraxial view; *d* – ovipositor, lateral view; *e* – leg I (trochanter not shown), left, paraxial view; *f* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar, μm : *a*, *c*–*f* – 20; *b* – 10.

Anogenital region. Genital, aggenital and adanal setae (4–6) setiform, smooth; anal seta (11–13) slightly phylliform, smooth. Anal lyrifissure not observed; adanal lyrifissure long, located parallel and very close to anal aperture. Slight depression located laterally to

genital aperture. Ovipositor elongated ($82\text{--}86 \times 19$), all three blades (26–30) shorter than length of distal section (beyond middle fold; 56); setae of blades (ψ_1 , τ_1 ; 19; ψ_2 , τ_a , τ_2 , τ_c ; 11) and coronal setae (11) rod-like, smooth.

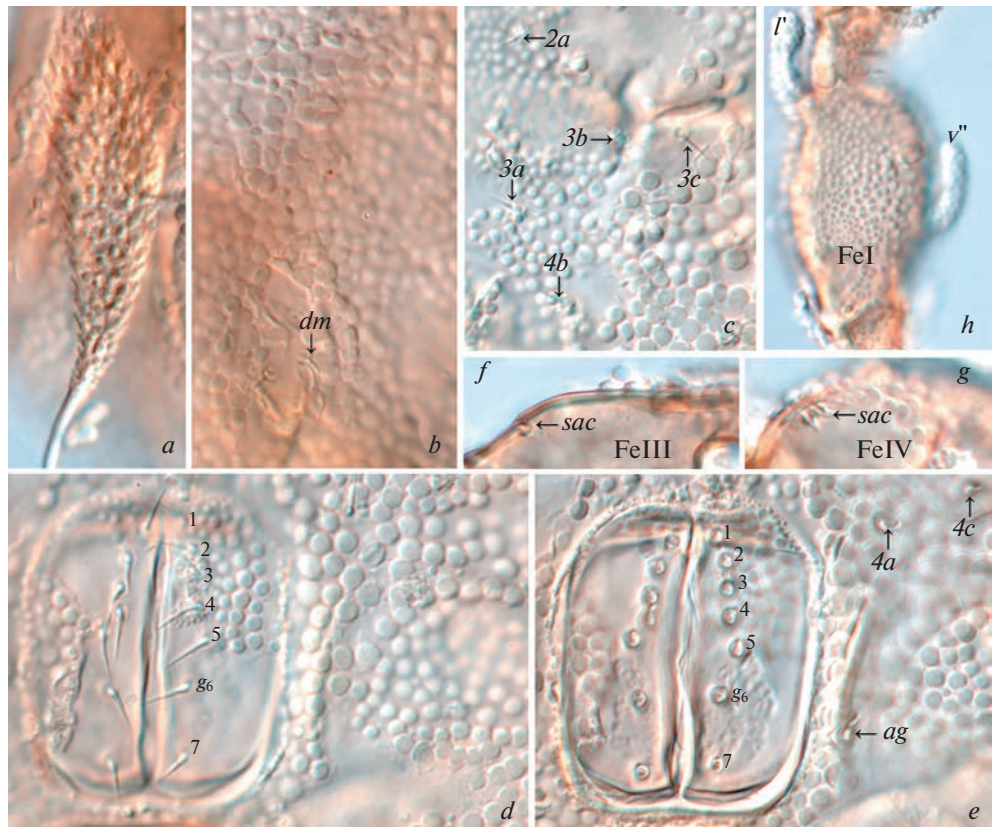


Fig. 4. *Makaroviella exigua* sp. n., adult, microscope images: *a* – bothridial seta; *b* – cerotegument on larval scalp; *c* – cerotegument in epimeral region; *d* – genital plates; *e* – genital plates, deep focus; *f* – sacculus on leg femur III; *g* – sacculi on leg femur IV; *h* – cerotegument on leg femur I. Magnification: 10 × 100.

Legs. Claws smooth. Tibia I with dorsodistal cylindrical apophysis bearing two solenidia and seta. Femora I–III and trochanter III with one dorsal sacculus; femur IV and trochanter IV with two dorsal sacculi. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–4–5–18) [1–2–2], II (1–5–4–5–15) [1–1–2], III (2–3–3–4–15) [1–1–0], IV (1–2–3–4–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Famulus sunken; seta *s* on tarsus I setiform, barbed (not eupathidial), located between paired setae *a* and *pv*. Solenidion ϕ_1 on tibia I long, subflagellate; other solenidia short of medium-sized, rod-like or slightly bacilliform.

E t y m o l o g y. The specific epithet *exigua* is Latin for “small” and alludes to the body size.

KEY TO KNOWN SPECIES OF LICNOBELBIDAE

- 1 Four or five pairs of notogastral setae, *lp* present; six pairs of genital setae; bothridium with strong thorn-like structure extending from the bothridium2
 – Two or three pairs of notogastral setae, *lp* absent; seven pairs of genital setae; bothridium without thorn-like structure extending from the bothridium3

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Makaroviella exigua* 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>d</i> , (<i>l</i>), <i>v'</i> , σ	(<i>l</i>), (<i>v</i>), $d\phi_1$, ϕ_2	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), (<i>pl</i>), ε (sunken), ω_1 , ω_2
II	<i>v'</i>	<i>d</i> , (<i>l</i>), <i>bv''</i> , <i>v''</i>	<i>d</i> , (<i>l</i>), <i>v'</i> , σ	<i>d</i> , (<i>l</i>), (<i>v</i>), ϕ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), ω_1 , ω_2
III	<i>l'</i> , <i>v'</i>	<i>d</i> , <i>l'</i> , <i>ev'</i>	<i>d</i> , <i>l'</i> , <i>v'</i> , σ	<i>d</i> , <i>l'</i> , (<i>v</i>), ϕ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>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>v'</i>	<i>d</i> , <i>l'</i> , (<i>v</i>), ϕ	<i>ft''</i> , (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>)

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

2 Four pairs of notogastral setae, p_3 absent; tritonymphal scalp with anterior process; prodorsum without cerotegumental network pattern; longitudinal and transverse prodorsal carinae forming H-structure; prodorsal enantiophysis well developed; notogastral lyrifissure *im* short; body length: 266–450 *Licnobelba latiflabellata* (Paoli 1908) [see Paoli, 1908; Grandjean, 1931 – as *L. alestensis*; Mihelčič, 1957 – as *L. montana*; Pérez-Íñigo, 1970 – as *L. montana*; Seniczak et al., 2012]. Distribution: Western Palaearctic (except North) and West of Eastern Palaearctic.

– Five pairs of notogastral setae, p_3 present; tritonymphal scalp without anterior process; prodorsum with cerotegumental network pattern; longitudinal and transverse prodorsal carinae absent; prodorsal enantiophysis poorly observed; notogastral lyrifissure *im* long; body length: 250–302 *Licnobelba caesarea* (Berlese 1910) [see Berlese, 1910; Grandjean, 1931; Pérez-Íñigo, 1970, 1994; Ayyildiz, Toluk, 2016]. Distribution: Mediterranean, Mexico.

3 Two pairs of notogastral setae, all located in the posterolateral parts, in one transverse row; rostral seta located laterally to lamellar seta; bothridial seta with very long stalk and short head; prodorsal enantiophysis formed by two tubercles; prodorsum with cerotegumental network pattern; lateral enantiophysis present; adanal seta ad_1 located posteriorly to anal aperture; body length: 400–418 *Flabellobelba almeriensis* (Ruiz, Kahwash et Subías 1990) [see Ruiz et al., 1990; Pérez-Íñigo, 1994]. Distribution: Spain.

– Three pairs of notogastral setae, all located in the posterior part of the notogaster, setae of *h*-row located distinctly above setae of *p*-row; rostral seta located anteriorly to lamellar seta; bothridial seta with very short stalk and long head; prodorsal enantiophysis formed by posterior part of carina and the opposite tubercle; prodorsum without cerotegumental network pattern; lateral enantiophysis absent; adanal seta ad_1 located laterally to anal aperture; body length: 240–270 *Makaroviella exigua* sp. n. Distribution: Cuba.

ACKNOWLEDGEMENTS

I cordially thank Drs. L.S. Subías and U.Ya. Shtanchaeva for consultations and Dr. D.V. Sharapov for English language editing.

FUNDING

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

REFERENCES

- Ayyildiz N., Toluk A., 2016. Contributions to the Turkish oribatid mite fauna (Acari: Oribatida) // Turkish Journal of Entomology. V. 40. № 1. P. 73–85.
- Berlese A., 1910. Acari nuovi. Manipulus V–VI // Redia. V. 6. P. 199–234.
- Ermilov S.G., Salavatulin V.M., 2022. Ontogenetic instars of *Gymnodamaeus uslaminorum* sp. nov. (Acari, Oribatida, Gymnodamaeidae) from Russia // International Journal of Acarology. V. 48. № 2. P. 98–105.
- Ermilov S.G., Starý J., 2021. New faunistical and taxonomic data on oribatid mites of the superfamily Plateremaeoidea (Acari, Oribatida) of Bolivia // Systematic and Applied Acarology. V. 26. № 7. P. 1361–1373.
- Grandjean F., 1931. Le genre *Licneremaeus* Paoli (Acariens) // Bulletin de la Société zoologique de France. V. 56. P. 221–250.
- Grandjean F., 1934. Oribates le l'Afrique du Nord (2me Série) // Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord. V. 25. P. 235–252.
- Grandjean F., 1965. Nouvelles observations sur les Oribates (4e série) // Acarologia. V. 7. № 1. P. 91–112.
- Mihelčič F., 1957. Oribatiden Südeuropas VII // Zoologischer Anzeiger. V. 159. P. 44–68.
- 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.
- Paoli G., 1908. Monografia del genere *Dameosoma* Berl. e generi affini // Redia. V. 5. P. 31–91.
- Paschoal A.D., 1988. A revision of the families Licnodamaeidae and Licnobelbidae (Acari: Oribatei) with a re-characterization of the genera *Licnodamaeus* and *Licnobelba* // Revista Brasileira de Zoologia. V. 3. № 6. P. 397–403.
- Pérez-Íñigo C., 1970. Acaros Oribátidos de suelos de España Peninsular e Islas Baleares (Acari, Oribatei). Parte II // Eos. V. 45. P. 241–317.
- Pérez-Íñigo C., 1993. Redescription of *Licnobelba latiflabellata* (Paoli, 1908) (Acari, Oribatei, Licnobelbidae) // Redia. V. 76. № 2. P. 317–326.
- Pérez-Íñigo C., 1994. Redescriptions of *Licnobelba caesarea* (Berlese, 1910) and *Flabellobelba almeriensis* (Ruiz, Kahwash and Subías, 1990). The genus *Flabellobelba* n.g. and redefinition of the Family Licnobelbidae (Acari, Oribatei) // Redia. V. 57. № 2. P. 241–250.
- Ruiz E., Kahwash M.A.M., Subías L.S., 1990. Cuatro nuevos Gymnodamaeoides del Sur de España. (Acari, Oribatida, Gymnodamaeidae) // Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. V. 85. № 1–4. P. 39–49.

- Seniczak S., Ayyıldız N., Seniczak A., 2012. Setal losses in the dorsal hysterosoma of Plateremaeoidea (Acari: Oribatida) in the light of ontogenetic studies // Journal of Natural History. V. 46. № 7–8. P. 411–451.
- 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.
- Subías L.S., Shtanchaeva U.Ya., 2023. Claves de familias, géneros y subgéneros de ácaros oribátidos del mundo (Acari, Oribatida) // Monografías Electrónicas S.E.A. V. 13. P. 1–290.

MAKAROVIELLA EXIGUA (ACARI, ORIBATIDA, LICNOBELBIDAE) – НОВЫЕ РОД И ВИД С КУБЫ

С. Г. Ермилов*

Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Описан новый род панцирных клещей *Makaroviella* gen. n. (Oribatida, Licnobelbidae) с типовым видом *Makaroviella exigua* sp. n. с Кубы. От обоих известных родов (*Flabellobelba* и *Licnobelba*) семейства отличается главным образом числом и расположением нотогастральных щетинок, расположением ростральных щетинок и аданальных щетинок ad_1 , а также отсутствием боковых энантиофизисов. Составлен идентификационный ключ к известным видам Licnobelbidae.

Ключевые слова: панцирные клещи, Plateremaeoidea, таксономия, морфология, идентификационный ключ, Неотропическая область

УДК 595.384.12

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СОСТАВ ПИЩИ КРЕВЕТКИ *SABINEA SEPTEMCARINATA* (SABINE 1824) (CRUSTACEA, CRANGONIDAE) С ШЕЛЬФА КАРСКОГО МОРЯ И МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

© 2023 г. К. А. Кобяков*

Калининградский государственный технический университет,
Советский пр., 1, Калининград, 236035 Россия

*e-mail: kir.321@mail.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 30.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Описаны размерно-половая структура, зависимость состояния гонад самок от размера особи и состав пищи креветки *Sabinea septemcarinata* (Sabine 1824) (Crustacea, Crangonidae) из моря Лаптевых, Хатангского залива и Карского моря (598 особей: из них 230 желудков были пустыми, у 368 была в желудках пища, а у 34 они были полными). Креветки были собраны в августе–сентябре 2016 г. Общая длина тела исследованных креветок варьировала от 31 до 103 мм. У самок — от 32 до 103, самцов — 31–74 мм. Вероятно, длительность жизни самок составляет 3–4, а самцов — 2–3 года. Судя по состоянию гонад у самок, время сбора материалов совпало с нерестом. Среди самок присутствуют особи на всех этапах репродуктивного цикла: нагульные, отнерестившиеся и готовящиеся к следующему нересту. Это свидетельствует о растянутом популяционном нересте. *S. septemcarinata* относится к жизненной форме зарывающихся креветок. По частоте встречаемости в желудках на первом месте находится детрит (92.2%). На втором и третьем местах находятся, соответственно, кумовые раки и седентарные полихеты, которые встречаются практически в каждом втором и третьем желудках (частота встречаемости 37.7 и 23.9%). Песок имеет частоту встречаемости 50.3%. В виртуальном пищевом комке чуть больше трети его объема составляет детрит (39.7%), на втором и третьем местах — кумовые раки и полихеты (23.6 и 22.6% соответственно). Следовательно, *S. septemcarinata* питается инфауной. Таким образом, для *S. septemcarinata* характерны элементы нападающего хищника и детритофага.

Ключевые слова: десятиногие ракообразные, репродуктивная биология, трофология, детрит, кумовые раки, полихеты, арктические моря

DOI: 10.31857/S0044513423080068, EDN: YBVAOG

Креветка *S. septemcarinata* (Sabine 1824) — представитель семейства Crangonidae Haworth 1825. Изучаемый вид циркумарктический, обитает во всех северных морях России. Кроме этого, вид известен у арктических берегов Канады и Аляски, в Северной Атлантике и прилегающей Арктике от восточного и западного побережья Гренландии до Гудзонова залива и мыса Код у восточного побережья США. Далее на восток от Исландии, Британских и Фарерских островов до Шпицбергена, в Баренцевом и Белом морях. В Северной Пацифике спускается на юг до штата Вашингтон вдоль американского побережья и до Северного Приморья вдоль азиатского побережья. Встречается на глубинах от 20 до 700 м (Кузнецов, 1964; Соколов, 2001; Марин, 2013).

Изучение Арктики, в т.ч. ее гидробионтов, сегодня приобрело большое значение, поскольку в

результате глобального потепления появилась возможность исследовать данный регион. Креветка *S. septemcarinata* оказалась одним из самых массовых видов арктических вод, но изученность вида остается на очень низком уровне. Некоторые работы содержат данные о нересте и о периоде нереста этого вида в различных районах, о плодовитости и продолжительности жизни, приводятся данные и о питании, но при этом количество исследованных особей неизвестно. Данная работа рассказывает о биологии (размерно-половая структура, зависимость состояния гонад самок от размера особи) и характеристике питания вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для написания этой работы был собран научным сотрудником АтлантНИРО А.А. Гу-

Таблица 1. Места и время сборов *S. septemcarinata*, а также объем собранного материала

Место сборов	Время сборов	Объем материалов, экз.		
		всего креветок	желудков с пищей	полных желудков
Море Лаптевых: 74°15'–74°40' с.ш., 110°20'–113°58' в.д., глубины 23–28 м	14.09.2016 и 15.09.2016	519	322	31
Хатангский залив (море Лаптевых)	15.09.2016 и 16.09.2016	20	9	0
Карское море: 73°06' с.ш., 61°22' в.д., глубины 148 м	20.08.2018	49	33	0
Карское море: 76°53' с.ш., 74°48' в.д., глубины 64 м	28.08.2018	10	4	3

севым в море Лаптевых (14.09.2016 ст. 8 (21 экз.), 15.09.2016 ст. 24 (468 экз.), 15.09.2016 ст. 25 (31 экз.), причем станции были расположены очень близко одна к другой). В Хатангском заливе даты сборов следующие — 15.09.2016 и 16.09.2016 (к, сожалению, нет данных по координатам вылова креветок из этого района). В Карском море материал собирали сотрудники Института океанологии им. П.П. Ширшова, Российской академии наук В.Л. Сёмин и М.И. Симаков (20.08.2018 ст. 5942 (49 экз.) и 28.08.2018 ст. 5953 (10 экз.)) (табл. 1).

Всего исследовано 598 экз. Это более чем соответствует критерию достаточности: в желудках встречено не менее 80% пищевых объектов служащих объектами питания этого вида (Cartes, Sarda, 1989). При анализе биологии и питания креветки *S. septemcarinata* мы объединяли весь материал, т.к. время сбора материала приходится на август и сентябрь. При этом сравнивали питание креветок из разных районов. Орудием лова служил бим—трал.

Креветки были зафиксированы в 4% растворе формальдегида. Перед исследованием содержимого желудков креветок подвергали биологическому анализу по методике Буруковского (1992). В него входят: измерение общей длины тела от заднего края орбит до конца тельсона, определение пола по наличию или отсутствию аппендикса маскулина на эндоподите вторых плеопод или же по наличию выступа у самцов на конце первой пары плеопод или его отсутствию. У самок определяли стадию зрелости гонад по пятибалльной шкале. При наличии яиц на плеоподах их число

устанавливали прямым пересчетом в камере Богорова. Стадию эмбрионального развития яиц определяли тоже по пятибалльной шкале: 1 стадия — яйца полупрозрачные. Желток гомогенный, без следов дробления; 2 стадия — яйца полупрозрачные, заметна зародышевая полоска в виде полумесяца. Желток занимает три четверти объема яйца; 3 стадия — зачаток глаза в виде тоненькой полоски. Желток занимает от одной трети до половины объема яйца, остальное пространство занято эмбрионом; 4 стадия — отличается от предыдущей стадии наличием хорошо выраженных глаз. Количество желтка несколько меньше, чем на предыдущей стадии; 5 стадия — внутри яйцевой оболочки полностью сформированная личинка, готовая к вылуплению. Оставшийся желток заключен внутри карапакса.

Стадии зрелости гонад у самок определяли тоже по пятибалльной шкале: I стадия — гонада кажется отсутствующей, т.к. чаще всего совершенно неразличима; II стадия — гонада в виде маленького прозрачного и с трудом различимого листика; III стадия — гонада утолщена, несколько вытянута в длину и занимает примерно 1/3 длины головогруды; IV стадия — гонада еще больше увеличивается в размерах и занимает от 1/2 до 3/4 длины головогруды; V стадия — гонада очень крупная и у живых и свежefиксированных особей хорошо видна сквозь экзоскелет. Занимает всю спинную часть головогруды, и ее задняя часть немного заходит в первый сегмент абдомена. Масса гонады составляет 7–10% массы тела.

Как и у подавляющего большинства исследованных видов креветок, визуальные изменения гонады в процессе ее созревания значительно лучше заметны у самок (Буруковский, 1992). Репродуктивный цикл каридных креветок отличается тем, что развитие и функционирование гонады у каридных креветок, вынашивающих отложенные яйца на плеоподах, синхронизировано с эмбриональным развитием яиц, находящихся на плеоподах. Выделяют следующие этапы цикла: первое созревание гонады, линька, спаривание перелинявшей самки с самцом с твердым панцирем, откладка яиц на плеоподы и вынашивание их, вылупление личинок, линька и следующее спаривание, переходе от стадии зрелости II к стадии III, т.е. вителлогенезу, и т.д. Если условия благоприятные, то начало очередного вителлогенеза (“созревания гонады”) совпадает с началом эмбриогенеза у яиц, только что отложенных на плеоподы. Развитие гонады и эмбриогенез синхронизированы. Поэтому после вылупления личинок во время линьки, благодаря которой плеоподы освобождаются от остатков оболочек и мертвых яиц (или сразу после нее), происходит спаривание, служащее стимулом для запуска следующего гонадного цикла. Буруковский (2010) назвал это “непрерывной цикличностью размножения”. Эта цикличность может прерываться по тем или иным причинам и может зависеть от длительности репродуктивного периода. Креветка может пропустить очередной нерест. Для особей, пропускающих нерест (“яловых”), характерно, что гонада находится на II стадии зрелости (“стадия покоя”) а яйца — на 3–5 стадиях эмбрионального развития (Буруковский, 2010). Мы учитываем эту особенность репродуктивной биологии креветок при анализе данного процесса у *S. septemcarinata* из арктических вод. Яйца имели форму слабо удлинённого эллипсоида, поэтому у них измеряли и длину, и ширину под бинокулярным микроскопом МБС–10 с точностью до 0.1 мм.

Для исследования содержимого желудков была использована методика Буруковского (2022). Извлеченный из тела креветки желудок помещали в каплю воды в чашке Петри. После его вскрытия с помощью препаровальных игл определяли степень наполнения желудка пищей по четырехбалльной шкале (Буруковский, 2022): 0 – желудок пустой, 1 – пища занимает менее половины объема желудка, 2 – пища занимает примерно половину (от одной до двух третей) объема желудка, 3 – желудок полный.

В пищевых комках из неполных желудков (баллы наполнения 1 и 2) определяли лишь состав съеденного. В пищевых комках полных желудков определяли состав съеденного, а также оценивали долю, которую занимает в желудке основной

объект питания в объеме пищевого комка (точность определения до 10%). Пищевые и не пищевые компоненты, составляющие менее 10% объема пищевого комка, просто перечислялись. По результатам исследования содержимого всех желудков с пищей (полных и не полных) подсчитывалась частота встречаемости всех пищевых компонентов (встречаемость данного компонента пищи в процентах от общего числа исследованных желудков с пищей). По данным, полученным при анализе состава пищи полных желудков, рассчитывали, какую долю в среднем составлял каждый компонент питания, занимающий 10% и более объема пищевого комка. В результате этого получали реконструированный усредненный (виртуальный) пищевой комок. Все пищевые компоненты, поддающиеся подсчету и измерению, пересчитывались и измерялись. Под названием “пищевые компоненты” мы подразумеваем и живые, и неживые остатки, встреченные в желудках, в отличие от “пищевых объектов” т.е. тех компонентов пищевого комка, которые используются креветкой в качестве пищи. Кроме этого, рассчитывали среднее число пищевых объектов в желудке (коэффициент Фроермана Ю.М.) как общую сумму показателей (%) частоты встречаемости всех пищевых объектов, деленную на 100, а также индекс доминирования (или индекс Таривердиевой М.И.) – частоту встречаемости полных желудков, в которых один компонент пищевого комка составляет не менее 60% от его объема (Буруковский, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологическая характеристика

Общая длина тела исследованных креветок варьировала от 31 до 103 мм, у самок – от 32 до 103, самцов – от 31 до 74 мм. Число самок равно 314, самцов – 284 (или 52.7% самок и 47.3%, самцов), т.е. соотношение полов практически равно 1 : 1. Кривая размерного состава самок тримодальная (42, 52 и 77 мм), самцов – двувёршинная (42 и 52 мм), т.к. длина самцов не превышает 74 мм.

Обращает на себя внимание то, что соотношение полов демонстрирует хорошо выраженную онтогенетическую изменчивость (рис. 1А). У самых мелких неполовозрелых особей (32–47 мм) оно равно 1 : 1. Очень незначительно (на 2–3%) преобладают самцы. Затем наблюдаются две “волны” увеличения доли самцов в населении креветок: при общей длине тела 52 мм доля самцов возрастает почти до 30%, опять возвращается к соотношению 1 : 1 при общей длине тела 57 мм (с ничтожным преобладанием самцов). Следующее увеличение доли самцов в населении *S. septemcarinata* приходится на общие размеры тела

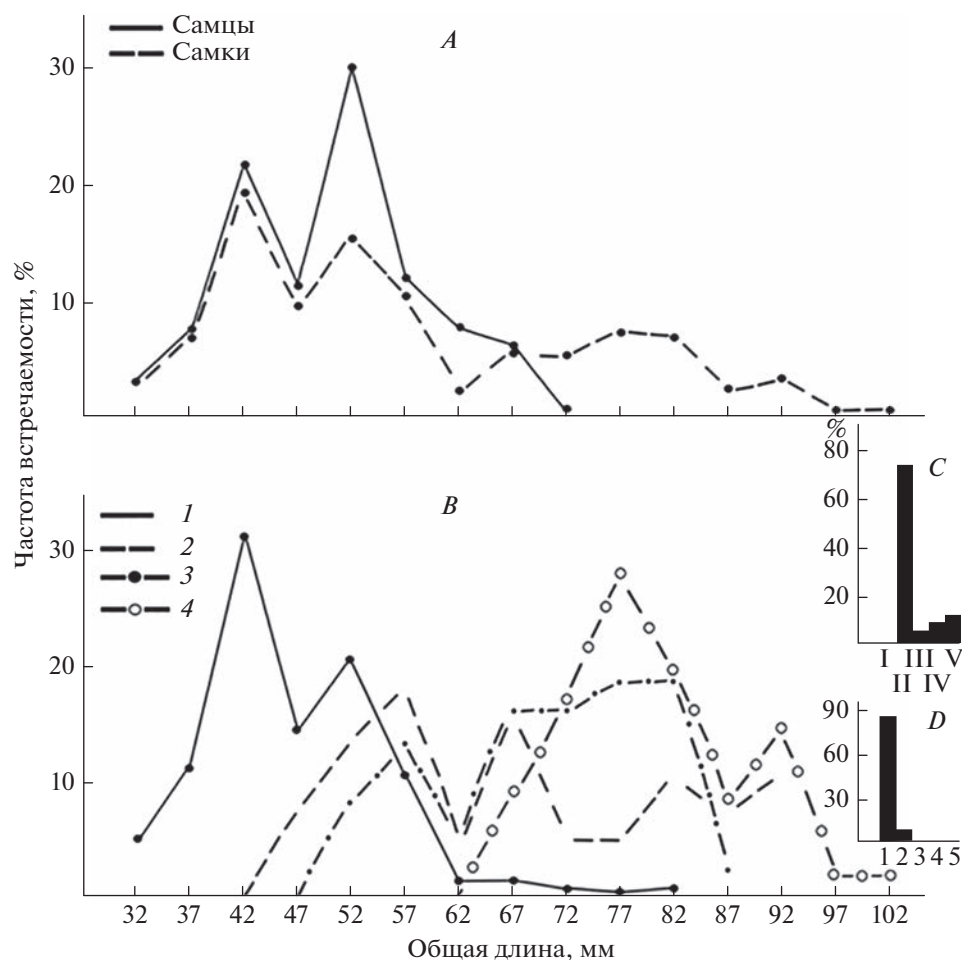


Рис. 1. Размерная и репродуктивная характеристика *S. septemcarinata*: *A* — размерный состав (самцы, самки); *B* — зависимость состояния гонад самок от размера особи (1 — самки без яиц с гонадами на II стадии зрелости, 2 — самки без яиц с гонадами на III–IV стадии зрелости, 3 — самки с гонадами на V стадии зрелости, 4 — самки с яйцами на плеоподах); *C* — диаграмма со стадиями зрелости гонад; *D* — стадия эмбрионального развития яиц.

62 мм (более 90% пойманных креветок с длиной тела до этого размера — самцы). Среди креветок с общей длиной 67 мм равновесие в соотношении полов возвращается, но затем самцы полностью исчезают.

У самок *S. septemcarinata* нами отмечено несколько групп, различающихся не только размерами, но и стадией репродуктивного цикла, на которой эти особи находятся, в т.ч. наличием или отсутствием яиц на плеоподах (рис. 1*B*).

Первая группа (193 экз.): самки с общей длиной тела от 32 до 84 мм. Они характеризуются, во-первых, тем что их гонады находятся на II стадии зрелости и что они не имеют яиц на плеоподах. Во-вторых, кривая их размерного состава бимодальна (моды 42 и 52 мм) и имеет “хвостик” из девяти особей с общей длиной от 60 до 82 мм (рис. 1*B1*). В первой “подгруппе” неполовозрелые самки имеют общую длину тела 31–49 мм

(61 экз.), так же как и самцы, видимо, тоже неполовозрелые. Максимальная длина самок этой группы совпадает с минимальными размерами самок, тоже без яиц на плеоподах, но имеющих гонады на стадиях III–IV. Для этого они должны были перелинять и спариться. Следовательно, самцы второй группы (общая длина тела 47–49 мм) — уже зрелые особи.

Самки из первой группы — явно нагульные особи. Стоит также отметить, что самые мелко-размерные особи из первой группы (до 44 мм), вероятно, имеют гонады на I стадии зрелости. Но определить это точно визуальным не представляется возможным. Поэтому самки этих размеров оказались объединены с самками, имеющими гонады на II стадии зрелости.

Вторая группа самок (38 экз.) имела общую длину тела от 45 до 91 мм и модальную длину 52 мм. Они тоже не имели яиц на плеоподах, но

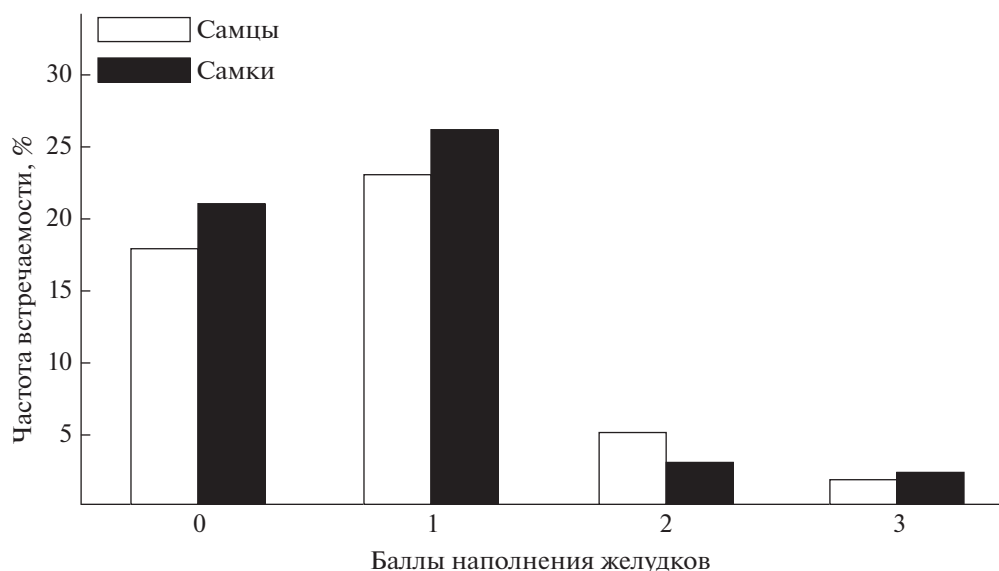


Рис. 2. Степень наполнения желудков у самцов и самок креветки *S. septemcarinata*.

яичники у них были более развитыми, т.е. это были особи, готовящиеся к нересту. Среди них 14 креветок (36,8%) имели стадию зрелости гонад III, а 24 креветки (73,2%) IV стадию зрелости (рис. 1B2).

Третья группа самок (37 экз.) имела общую длину тела от 50 до 89 мм (рис. 1B3) и моду 77 мм. На плеоподах у них яйца так же отсутствовали, но гонада находилась на V стадии, т.е. эти креветки были готовы к нересту.

Наконец, четвертая группа самок (47 экз.) имеет диапазон размеров тела от 66 до 103 мм (рис. 1B4) и две моды (77 и 92 мм). Самки несут на плеоподах яйца. Большинство из этих самок только что или недавно эти яйца отложили (1–2 стадии эмбрионального развития) и, соответственно, имеют гонады на II стадии зрелости.

На диаграмме C (рис. 1B) видны четыре группировки самок: нагульные с преобладанием особей с созревающими гонадами и преднерестовые особи. На диаграмме D (рис. 1B) отражены только яйценосные самки. Можно выделить две группы: с яйцами на первой (47 экз.) и яйцами на второй (5 экз.) стадии эмбрионального развития. Следовательно, во время сбора материалов в августе–сентябре 2016 г. в западной части моря Лаптевых, Хатангском заливе и Карском море происходил нерест *S. septemcarinata*.

Интенсивность питания

Более чем у половины креветок (61.5%) в желудках была пища, но их интенсивность питания оказалась довольно низкой, т.к. почти у полови-

ны креветок (47.8%) пищи в желудке было очень мало (балл наполнения 1) а полных желудков было всего 34 (5.7%). Соотношение креветок обоих полов с пищей в желудках почти одинаково (с небольшим перевесом у самок) (рис. 2). Среди самок (рис. 3) активнее всего питаются нагульные особи (с гонадами на II стадии зрелости гонад). Вероятно, потому, что они находятся в преднерестовом состоянии. Креветки, имеющие гонады на III–V стадиях зрелости, питаются почти одинаково плохо, причем у креветок с гонадами на V стадии зрелости пищи больше (хотя и незначительно), чем у других особей. Возможно, это эффект подготовки креветок к линьке, спариванию и откладке яиц на плеоподы.

Общая характеристика объектов питания

Содержимое желудков – компоненты питания – можно разделить на четыре основные группы: неорганическая часть (песок и “субстрат”), детрит, неопределенные остатки и пищевые объекты. Детрит – это мертвое органическое вещество неразложившихся частиц растительных и животных организмов или их выделений, взвешенных в воде или осевших на дно водоема (Буруковский, 2017). Неопределенными остаткам мы называем животные или растительные объекты, которые сильно разрушены и определение которых до рода не возможно (Буруковский, 2017).

Детрит присутствует в виде рыхлой массы от сероватого до черного цвета практически в каждом желудке креветки.

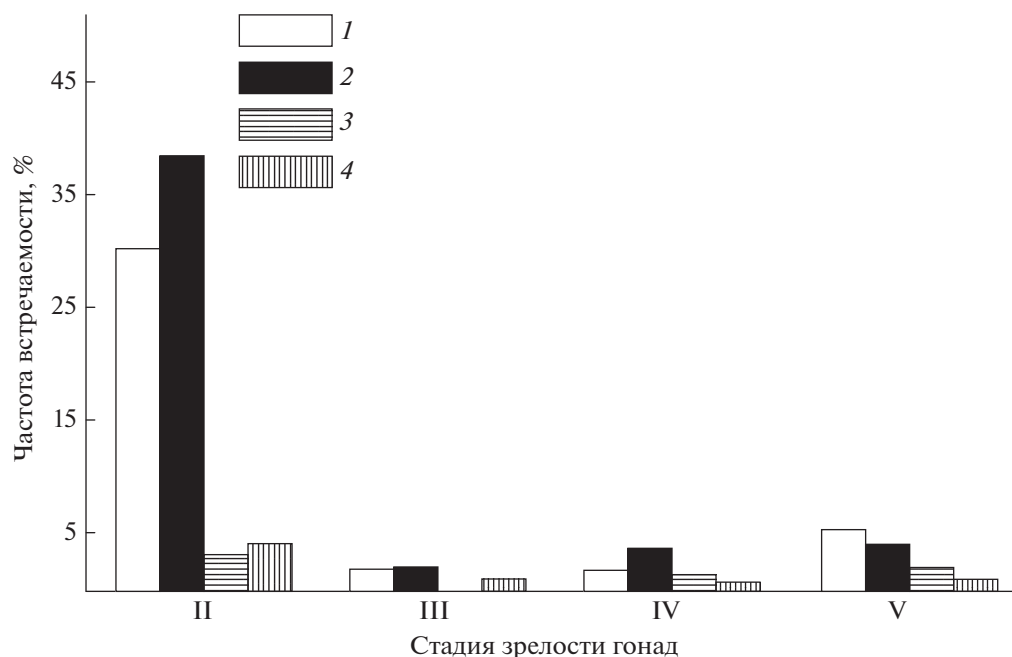


Рис. 3. Степень наполнения желудков у самок креветок *S. septemcarinata* в зависимости от стадии зрелости гонад: 1 – балл наполнения желудка 0, 2 – балл наполнения желудка 1, 3 – балл наполнения желудка 2, 4 – балл наполнения желудка 3.

Детриту сопутствует песок, встречающийся в половине желудков (частота встречаемости 50.3%). Возможно, он захватывается креветкой вместе с детритом и служит жерновом желудка мелницы, как у креветки *Crangon crangon* (Буруковский, Трунова, 2007) которая относится к тому же семейству, что и исследованный нами вид. Песчинки имеют размеры от 0.07 до 0.3 мм, т.е. по Петелину (1967) – мелкие относятся к разряду мелкоалевритных илов, а крупные – мелких и средних песков.

Кроме них, в желудках присутствовала еще более мелкая фракция, почти не измеряемая с помощью окуляр-микрометра МБС–10. Эта фракция хорошо выделяется тем, что быстро оседает на дно чашки Петри, образуя тончайшую пленку. По Петелину (1967) эту фракцию можно отнести к пелитам, т.е. к глинистым илам. Оседание этой фракции на дно чашки позволяло отличить ее от детрита в пищевых комках полных желудков.

Находящиеся на втором и третьем месте кумовые раки и полихеты встречаются практически в каждом втором и третьем желудках. Среди кумовых преобладали представители рода *Diastylus*, а среди полихет – представители семейств Nereidae (эврантные формы с размерами щетинок от 0.34 до 1.2 мм) и Maldanidae, при этом один раз были обнаружены – представители семейства Pectinariidae (*Pectinaria hyperborea* седентарные, трубкоживущие полихеты). Среди амфипод попадались

в основном представители подотряда Gammaridea и реже Caprellidea. Все они относятся к бентосным формам (Яшнов, 1948).

Амфиподы, как и прочие пищевые объекты, вероятно, редкие. Среди других пищевых объектов присутствовали также: капли жира, скелетные остатки *Ophiura* размером 2.5 мм, фораминиферы *Haplophragmoides canariensis* (0.2–0.3 мм) *Spirolectammina bififormis* (0.14 мм), *Elphidium arcticum* (0.35–0.5 мм), а также растительные остатки и кладка гастропод. Створки *Bivalvia* размером 1 мм, предположительно, относятся к виду *Nucula tenuis*. Кроме того, попадались Ostracoda, Copepoda (Calanoida), фрагменты колонии *Sertularia* (Cnidaria), Nematoda, а также неопределенные остатки.

Частота встречаемости

На первом месте по частоте встречаемости (92,2%) находится детрит, обнаруженный почти в каждом желудке. На втором и третьем местах – кумовые раки и полихеты, попадающиеся практически в каждом третьем и четвертом желудках (частота встречаемости соответственно 37.7 и 23.9%).

Песок отмечен у половины исследованных креветок, его частота встречаемости 50.3%.

Остальные объекты встречаются очень редко. Из них стоит выделить капли жира и амфипод, имеющих частоту встречаемости 4.3 и 4.1%, а также объекты, которые не поддаются идентификации.

Таблица 2. Суммарный состав пищи креветки *S. septemcarinata* из трех регионов

Объекты питания	Частота встречаемости, %	Доля в виртуальном пищевом комке, %	Индекс доминирования, %
Детрит	92.2	39.7	40.6
Cumacea	37.7	23.6	25.0
Polychaeta	23.9	22.6	21.8
Капли жира	4.3	—	—
Amphipoda	4.1	4.7	6.2
Ophiura	2.7	—	—
Foraminifera	2.4	—	—
Растительный остаток	0.8	—	—
Кладка гастропод	0.8	—	—
Bivalvia	0.5	—	—
Ostracoda	0.3	—	—
Copepoda (Calanoida)	0.3	—	—
Sertularia (Cnidaria)	0.3	—	—
Nematoda	0.3	—	—
Моллюск	0.3	—	—
Неопределенные остатки	5.4	—	—
Песок	50.3	5	3.2
Глинистый ил	1.4	4.4	3.2
Объем материала, экз.	368	34	—
Коэффициент Фроермана	1.78	—	Индекс Тарвердиевой: 94.1%

ции (неопределенные остатки: 5.4%). Их можно считать случайными (табл. 2).

Виртуальный пищевой комок

Чуть больше трети объема виртуального пищевого комка составляет детрит (39.7%), на втором и третьем местах по частоте встречаемости — высшие раки (кумовые и амфиподы, вместе около 30%) и полихеты (22.6% соответственно). Три этих объекта питания занимают около 90% объема виртуального пищевого комка и служат главной пищей креветки *S. septemcarinata* в море Лаптевых. Остальную часть объема пищевого комка занимает песок (5%) который в полных желудках составлял очень малую часть пищевого комка, а также глинистый ил (4.4% объема виртуального пищевого комка). Песок сопутствовал остаткам полихет и, видимо, креветка захватывала его случайно в процессе питания. Это пример так называемого “неаккуратного питания”. Может быть песок попал в желудок вместе с содержимым пищи полихет. Но, к сожалению, это невозможно проверить, т.к. из данного региона полихеты для исследования питания отсутствуют.

Суммарный индекс доминирования (индекс Тарвердиевой) равен 94.1%. Следовательно, по-

чти в каждом полном желудке доминировал какой-то один из пищевых объектов. При этом ни один из пищевых объектов по отдельности не доминирует в желудках. У детрита индекс доминирования — 40.6%, у кумовых и полихет — 25 и 21.8% соответственно, у амфипод 6.2% (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши материалы собраны в двух морях России и в заливе, прилегающем к одному из этих морей. Во время сбора материала в море Лаптевых день и ночь уже четко сменяли друг друга (полярный день уже закончился). Поскольку работы велись в дневное время, низкую интенсивность питания креветок можно объяснить тем, что они ведут преимущественно ночной образ жизни. Кроме того — с момента выборки трала и до фиксации материала проходило относительно много времени (от 30 до 60 мин). Это тоже могло исказить данные по интенсивности питания креветок, т.к. процесс переваривания пищи в желудках в этот период продолжался.

S. septemcarinata в связи с потеплением Арктики стал доступным для исследования и оказался одним из самых массовых видов креветок данного региона (Гуков, 2013), однако уровень его изу-

ченности остался совершенно недостаточным. Большая часть работ содержит описания морфологии и распространения данного вида. Что касается питания, то нет работ с большим объемом материала или же этот вопрос вовсе не рассматривается.

Есть следующие работы, в которых этот вид упоминается или же описывается. Так, по данным Williams (1984) изучаемый нами вид и *Sclerocrangon boreas* являются единственными десятиногими, способными жить на мягком грунте вблизи ледников в Арктике. Нерест проходит с июля по сентябрь, а в некоторых районах по октябрь, причем у разных популяций в разное время. Данный вид хорошо приспособился к суровым северным условиям, и нерест, вероятно, проходит в благоприятное время два или три раза в течение сезона. Что касается питания, то количество особей, использованных для анализа, неизвестно. Креветки были взяты из желудка белухи в юго-восточной части Гудзонова залива. Содержимое желудка состояло из фитобентоса и детрита, полихет, ракообразных, включая эукарид и амфипод, фораминифер с некоторыми изменениями пропорций в разных областях. В своей работе Соколов (2001) — пишет, что креветки размножаются один раз в год. Количество яиц на плеоподах — около 241 шт. В разных районах креветки созревают при длине карапакса от 10 до 15 мм. Их продолжительность жизни составляет 2 или 3 года.

Модальные размеры самцов совпадают с первыми двумя модальными размерами самок. Вероятно, длительность жизни самок составляет 3–4, самцов — 2–3 года.

Можно констатировать, что трижды в онтогенезе количество самцов и самок сравнивается между собой. Дважды, напротив, количество самцов и самок отклоняется от равновесного состояния, тем самым демонстрируя хорошо выраженную онтогенетическую изменчивость (рис. 1А). Возможно, это свидетельствует о поведенческих особенностях онтогенеза креветок, связанных с особенностями репродуктивного цикла *S. septemcarinata*.

В имеющейся у нас выборке креветок присутствуют самки на всех этапах репродуктивного цикла: от нагульных до отнерестившихся и готовящихся к следующему нересту. Это свидетельствует об очень растянутом нересте. Форма яиц округлая. Количество яиц на плеоподах — от 120 до 320 экз., а размеры яиц от 1 до 1.9 мм.

Число пищевых объектов у креветок из моря Лаптевых больше, чем из Карского моря и Хатангского залива. В море Лаптевых мы исследовали 322 желудка с пищей, в Карском море — 37, а в

Хатангском заливе — 9 (табл. 3). Это, вероятно, связано с разницей в объеме материала, поэтому мы используем для сравнения только основные компоненты пищи. Для этого были взяты такие компоненты питания, как детрит, *Polychaeta*, неопределенные остатки и песок, т.е. те, которые были встречены хотя бы в двух районах.

Частота встречаемости детрита примерно одинакова в Карском море и Хатангском заливе (100%) т.е. он встречался в каждом желудке, а в море Лаптевых — почти в каждом 95.6%. *Polychaeta* встречаются в желудках у креветок в море Лаптевых и в Карском море с частотой 25.5 и 16.2%, неопределенные остатки — с частотой 5.9 и 2.7% соответственно. В Хатангском заливе данные объекты в желудках не найдены. Песок в желудках креветок в Карском море имеет частоту встречаемости 5.4%, а в море Лаптевых и Хатангском заливе — 56.2 и 22.2% соответственно. Можно предположить, что в этих районах креветка обитает на более жестких грунтах. К сожалению, информация о грунтах с точки вылова отсутствует (табл. 3).

Доля детрита в виртуальном пищевом комке из Карского моря почти в два раза больше, чем из моря Лаптевых (70 и 36.7%) а доля *Polychaeta* в виртуальном пищевом комке — 30 и 21.9% (табл. 3).

Индекс доминирования также указывает на преобладание детрита и *Polychaeta* в пищевом комке креветок из Карского моря, по сравнению с пищевым комком креветок из моря Лаптевых. В Карском море индекс доминирования детрита 66.7%, *Polychaeta* 33.3%, в то время как в море Лаптевых 37.9% для детрита и 20.7% для *Polychaeta* (табл. 3).

Частота встречаемости, доля в виртуальном пищевом комке и индекс доминирования свидетельствуют о том, что в двух местах сбора (Карское море и море Лаптевых) присутствуют два основных объекта питания: детрит и *Polychaeta*. А у креветок из моря Лаптевых — и *Sumacea*.

Можно сказать, что для пищевого поведения изучаемой нами креветки характерны элементы нападающего хищника и детритофага (Буруковский, 2017). Коэффициент Фроермана близок к двум у пасущихся хищников, т.е. в желудке находятся в среднем два объекта питания, тогда как у *S. septemcarinata* этот показатель равен 1.78. Но в нашем случае это ближе к поведению нападающего хищника (Буруковский, 2017). Это подтверждается небольшим количеством доминирующих объектов питания. У *S. septemcarinata* такими объектами были детрит, кумовые раки и полихеты, а остальные объекты, найденные в желудках, относились к редким. Частота встречаемости детрита 92.2, кумовых раков 37.7, полихет 23.9%. Кроме

Таблица 3. Состав пищи креветки *S. setiferus* из Карского моря, Моря Лаптевых и Хатангского залива

Объекты питания	Частота встречаемости, %			Доля в виртуальном пищевом комке, %			Индекс доминирования, %		
	Карское море	Море Лаптевых	Хатангский залив	Карское море	Море Лаптевых	Хатангский залив	Карское море	Море Лаптевых	Хатангский залив
Детрит	100	95.6	100	70	36.7	—	66.7	37.9	—
Cumacea	—	43.2	—	—	25.9	—	—	27.6	—
Polychaeta	16.2	25.5	—	30	21.9	—	33.3	20.7	—
Капли жира	—	5	—	—	—	—	—	—	—
Amphipoda	—	4.6	—	—	5.2	—	—	6.9	—
Ophiura	—	3.1	—	—	—	—	—	—	—
Foraminifera	—	2.8	—	—	—	—	—	—	—
Растительный остаток	—	0.9	—	—	—	—	—	—	—
Кладка гастропод	—	0.9	—	—	—	—	—	—	—
Pectinaria hyperborea	—	0.6	—	—	—	—	—	—	—
Bivalvia	—	0.6	—	—	—	—	—	—	—
Ostracoda	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Copepoda (Calanoida)	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Sertularia (Cnidaria)	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Nematoda	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Молюск	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Неопределенные остатки	2.7	5.9	—	—	—	—	—	—	—
Песок	5.4	56.2	22.2	—	5.5	—	—	3.5	—
Глинистый ил	—	1.5	—	—	4.8	—	—	3.3	—
Объем материала, экз.	37	322	9	3	31	—	—	—	—
Коэффициент Фроермана	1.2	1.86	1	—	—	—	—	—	—

того, частота встречаемости песка составила 50.3%. Это может говорить о том, что креветки обитают на илисто–песчаных грунтах, а песок у креветок семейства Crangonidae может служить частью желудочной мельницы, помогающей обработке пищи.

Исходя из вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

Продолжительность жизни самок *S. septemcarinata* составляет 3–4, а самцов – 2–3 года.

У креветки *S. septemcarinata* хорошо выражена онтогенетическая изменчивость, т.к. трижды в онтогенезе количество самцов и самок сравнивается между собой и дважды, напротив, отношение резко отклоняется от равновесного состояния.

Во время сбора материалов в августе–сентябре 2016 г. в западной части моря Лаптевых, Хатангском заливе и Карском море происходил нерест *S. septemcarinata*. В имеющейся у нас выборке креветок присутствуют самки на всех этапах репродуктивного цикла: от нагульных до отнерестившихся и готовящихся к следующему нересту. Это свидетельствует об очень растянутом нересте. Количество яиц на плеоподах – от 120 до 320 экз. Размеры яиц находятся в пределах от 1 до 1.9 мм.

Можно констатировать, что *S. septemcarinata* по способу питания совмещает в себе элементы нападного хищника и детритофага. В море Лаптевых, Хатангском заливе и Карском море в летнеосенний период 2016 г. креветка питается преимущественно детритом, высшими раками (кумовыми и амфиподами), эррантными и живущими в трубках седентарными полихетами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность А.А. Гусеву, В.Л. Сёмину, М.И. Симакову и Г.Д. Колбасовой за помощь в сборе материала и информации для статьи. В особенности Р.Н. Буруковскому, читавшему рукопись и сделавшему ряд существенных замечаний. Также, пользуясь случаем, выражаю большую благодарность “Зоологическому журналу”, рецензентам и А.В. Чесунову.

Работа выполнена в рамках (1) инициативно-поисковых (фундаментальной и прикладной) научно-исследовательских работ кафедры Водные биоресурсы и аквакультуры по теме: “Эколого-фаунистическая характеристика гидробионтов из водоемов Калининградской области и некоторых районов Мирового океана” Рег.№ 13.13.036.2 и (2) инициативно-поисковых (фундаментальной и прикладной) научно-исследовательских работ Научно-образовательного центра им. профессора Н.С. Гаевской по теме: “Систематика, зоогеография и экология ракообразных Мирового океана” Рег. № 13.13.029.2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буруковский Р.Н., 1992. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: ВНИРО. С. 77–84.
- Буруковский Р.Н., 2009. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград: Издательство ФГОУ ВПО “КГТУ”. 408 с.
- Буруковский Р.Н., 2010. Зоология беспозвоночных. СПб.: Проспект науки. 960 с.
- Буруковский Р.Н., 2017. Креветки западноафриканских вод (географическое распространение, закономерности горизонтального и вертикального распределения, жизненные формы и экологическая структура таксонов). СПб.: Проспект науки. 512 с.
- Буруковский Р.Н., 2022. Креветки: состав пищи и пищевые взаимоотношения. СПб.: Проспект науки. 567 с.
- Буруковский Р.Н., Трунова А.В., 2007. О питании креветки *Crangon crangon* (Decapoda, Crangonidae) в Кандакшском заливе Белого моря в июле и сентябре 2004 года // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли (биология и промысел). К 70-летию со дня рождения Иванова Б.Г. Т. 147. С. 181–203.
- Гуков А.Ю., 2013. Экология донных биоценозов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского. Дис. ... докт. биол. наук. Якутск: Федеральное государственное бюджетное учреждение “Государственный природный заповедник “Усть-Ленский””. 417 с.
- Кузнецов В.В., 1964. Биология массовых видов ракообразных Баренцева и Белого морей. Акад. наук СССР. Зоол. ин-т. Москва; Ленинград: Наука. [Ленингр. отд-ние]. 242 с.
- Марин И.Н., 2013. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 145 с.
- Петелин В.П., 1967. Гранулометрический анализ морских донных осадков. М.: Наука. 128 с.
- Соколов В.И., 2001. Десятиногие ракообразные (Crustacea Decapoda) евразийских морей полярного бассейна. М.: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии ВНИРО. 344 с.
- Яинов В.А., 1948. Тип Arthropoda, отряд Ostracoda, Co-repoda. Cumacea, Isopoda, Amphipoda, Decapoda // Определитель фауны и флоры северных морей СССР / под ред. Н.С. Гаевской. М.: Советская наука. 737 с.
- Cartes J.E., Sarda F., 1989. Feeding ecology of the deep-water aristeid crustacean *Aristeus antennatus* // Marine Ecology Progress Series. V. 54. P. 229–238.
- Williams A.B., 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian institution press, Washington, D.C. 550 p.

**BIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND FOOD COMPOSITION
OF THE SHRIMP, *SABINEA SEPTEMCARINATA* (SABINE 1824)
(CRUSTACEA, CRANGONIDAE) FROM THE SHELF OF THE KARA
AND LAPTEV SEAS**

K. A. Kobiakov*

Kaliningrad Technical Institute, Kaliningrad, 236022 Russia

**e-mail: kir.321@mail.ru*

The size and sex structure, the dependence of the state of the gonads of females on the size of the individual, and the composition of the food of the shrimp, *Sabinea septemcarinata* (Sabine 1824) (Crustacea, Crangonidae) from the Laptev Sea, the Khatanga Bay and the Kara Sea are described (598 individuals: 230 of them had empty stomachs, 368 contained food in their stomachs, and 34 had them full). The shrimps were collected in August–September 2016. The total body length of the shrimps examined varied from 31 to 103 mm: 32–103 mm in females and 31–74 mm in males. The lifespan seems to last 3–4 years in females, vs 2–3 years in males. Based on the condition of the gonads of the females, the time of material collection coincided with spawning. Among the females there are individuals at all stages of the reproductive cycle: feeding, spawning and preparing for the next spawning. This indicates extended population spawning. *Sabinea septemcarinata* belongs to the life form of burrowing shrimp. According to the frequency of occurrence in the stomachs, detritus takes the first place (92.2%). The second and third places are taken up by cumin crayfish and sedentary polychaetes, which occur in almost every second and third stomach (frequency of occurrence 37.7 and 23.9%, respectively). Sand shows a frequency of occurrence of 50.3%. In the virtual food lump, a little more than a third of its volume is taken up by detritus (39.7%), followed by cumin crayfish and polychaetes that take second and third places (23.6 and 22.6%, respectively). Consequently, *S. septemcarinata* feed on infauna. Thus, *S. septemcarinata* are characterized by elements of an attacking predator and a detritophore.

Keywords: decapod crustaceans, reproductive biology, trophology, detritus, cumin crayfish, polychaetes, Arctic seas

УДК 595.371-14(262.5)

О ПЕРВОЙ НАХОДКЕ В ЧЕРНОМ МОРЕ *STENOTHOE* CF. *TERGESTINA* (NEBESKI 1881) (CRUSTACEA, AMPHIPODA, STENOTHOIDAE)

© 2023 г. В. А. Гринцов*

Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь, 299011 Россия

*e-mail: vgrintsov@gmail.com

Поступила в редакцию 15.01.2023 г.

После доработки 28.04.2023 г.

Принята к публикации 30.04.2023 г.

На конструкциях морской мидийно-устричной фермы, вблизи внешнего рейда Севастопольской бухты (Севастополь, Крым, Черное море), в 2017 г. были зарегистрированы многочисленные особи амфипод, ранее в Черном море не встречавшиеся. Обнаруженный вид, морфологически наиболее близкий к *Stenothoe tergestina* (Nebeski 1881), обозначен как *Stenothoe* cf. *tergestina*. Были изучены морфология, популяционная структура и экология данного вида. Анализ популяционной структуры *S. cf. tergestina* в течение 2017–2022 гг. показал, что в пробах во все сезоны присутствовали взрослые самки, самцы и молодь. Амфиподы предпочитали участки конструкций, поросшие колониями гидроидного полипа из рода *Aglaophenia*. В сборах амфипод из перифитона конструкций фермы *S. cf. tergestina* оказался наиболее многочисленным видом (70–90% от суммарного числа всех идентифицированных особей). Длина взрослых самок достигала 4.5 мм, самцов — 3.6 мм.

Ключевые слова: амфиподы, Черное море, *Stenothoe* cf. *tergestina*, морфология, популяционная структура

DOI: 10.31857/S0044513423070048, **EDN:** PERBFX

Начиная с 1999 г., несмотря на тщательное изучение фаунистики амфипод в прошлом столетии (Грезе, 1977, 1985), в акватории Черного моря был найден ряд видов амфипод, ранее не отмеченных в данном регионе (Гринцов, 2003, 2003а, 2009, 2011; Grintsov, 2009, 2010, 2018, 2021). В 2017 г. на носителях мидийно-устричной фермы внешнего рейда Севастопольской бухты были обнаружены многочисленные особи (самцы, самки, молодь) нового для этого региона вида *Stenothoe* cf. *tergestina* (Nebeski 1881). Амфиподы предпочитали заросли гидроидного полипа из рода *Aglaophenia* и были зарегистрированы на глубине от 0 до 10 м во все сезоны года. В настоящее время *S. cf. tergestina* отмечен только в районе мидийно-устричной фермы внешнего рейда Севастопольской бухты.

Род *Stenothoe* в ближайшем к Черному морю водоеме — Средиземном море — насчитывает 14 видов, включая *S. tergestina* (Krapp-Schickel, 2015). Вид *S. tergestina* в пределах Мирового океана известен в акваториях Английского канала, побережья Франции, в районе Плимута побережья Англии, Греции, северной части Атлантического океана вблизи Азорских о-вов, атлантического побережья Европы, в Испании, в районе Бискайского залива, в проливе Босфор (Dauvin, 1999; Bellan-Santini, Costello, 2001; Bachelet et al.,

2003; Kalkan et al., 2006; Borges et al., 2010; Koukouras, 2010). В Средиземном море данный вид встречается на искусственных (в т.ч. на объектах аквакультуры) и естественных (в водорослевых ассоциациях, поселениях мидий, на мягких грунтах, среди поселений оболочников) субстратах (Conradi et al., 1997; Conradi, López-Gonsález, 1999; Kalkan et al., 2006; Sezgin et al., 2007; Vázquez-Luis et al., 2008; Izquierdo, Guerra-Garcia, 2011; Fernandes-Gonzalez et al., 2016; Fernandes-Gonzalez, Sanchez-Jerez, 2017). Отмечено, что на объектах аквакультуры в Средиземном море *S. tergestina* — один из наиболее часто встречающихся видов (обнаружен в 50% проб) с одним из самых высоких показателей доминирования среди амфипод (Fernandes-Gonzalez, Sanchez-Jerez, 2017).

В настоящей работе приведены расширенный диагноз черноморских *S. cf. tergestina* и краткие сведения об экологии и популяционной структуре этого вида. Проведено сравнение диагностических морфологических характеристик с близкими видами *S. monoculoides* и *S. marina* из Черного моря и *S. tergestina* из Средиземного моря.

Материал и методы. Пробы перифитона в 2017–2022 гг. отбирали вручную с субстратов, поднятых с глубины 0–5 м на внешнем рейде Се-

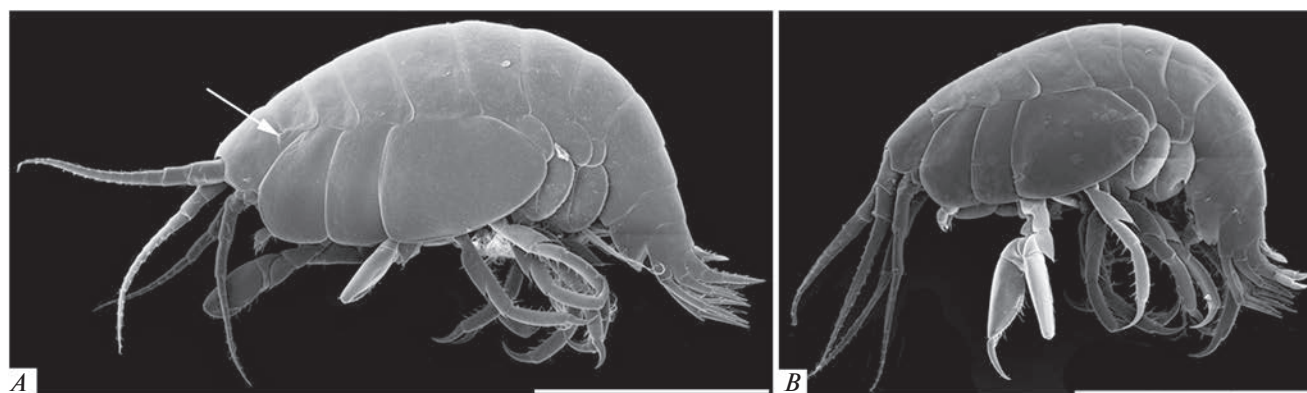


Рис. 1. Внешний вид взрослых самки (А) и самца (В) *S. cf. tergestina*. Стрелкой указана неприкрытая часть коксальной пластины I. Масштаб 1 мм.

востопольской бухты (Крым, Севастополь. Координаты 44°37'12" с.ш., 33°30'9" в.д.). Каждой пробе присвоен сквозной порядковый номер. Перифитон выдерживали в пресной воде 10 мин и отделяли фрагменты перифитона от смыва, затем смыв процеживали через мельничное сито с размером ячеек 0.5 мм и помещали в емкость с 80% этанолом. Всего идентифицировано 10000 особей *S. cf. tergestina*, для анализа популяционной структуры отобрано 200 экз. этого вида, для хранения в коллекции ИНБЮМ отобран 761 экз. В лаборатории амфипод идентифицировали с использованием светового биологического микроскопа МБС 9 и микроскопа Микмед 5. Измерения проводили с использованием окуляр-микрометра для светового биологического микроскопа МБС 9. Идентификацию особей проводили с использованием следующей литературы: Грезе, 1985; Krapp-Schickel, 1993; Grintsov, Sezgin, 2011.

Для исследования в SEM образцы амфипод (2 взрослых самца и 2 взрослые самки) помещали в 96% этанол, выдерживали сутки, очищали от посторонних частиц с использованием иголки и пипетки и высушивали методом критической точки в приборе Leica EM CPD300 в 96% этаноле. После сушки препараты помещали на столик с двусторонним скотчем и переносили в прибор Leica EM ACE200 для напыления смесью золото-палладий. После напыления препараты изучали под микроскопом Hitachi SU 3500 и фотографировали.

Пробы для изучения популяционной структуры *S. cf. tergestina* отобраны летом (июль 2018 г.), зимой (декабрь 2022 г.), осенью (октябрь 2021 г.) и весной (май 2018 г.). Из каждой пробы выбрали случайным образом по 50 особей, определяли пол и размеры, а также подсчитывали соотношение числа взрослых самцов, самок и молоди.

Stenothoe cf. tergestina (Nebeski 1881)

Материал. 661 экз. взрослых самок и самцов. Россия, Крым, Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты, мидийно-устричная ферма, координаты 44°37'12" с.ш., 33°30'9" в.д., 18.04.2018, глубина 0 м, буйки фермы; 15.05.2018, глубина 2–5 м, устричные и гребешковые садки; 05.07.2018, глубина 2–5 м, конструкции фермы; 24.09.2019, глубина 0–1 м, буй фермы.

Описание. Диагноз составлен с учетом описания рода *Stenothoe* (по: Barnard, Karaman, 1991) и вида *S. tergestina* (по: Krapp-Schickel, 1993). Тело самцов и самок гладкое, без кутикулярных макрообразований — зубцов, шипов и щетинок (рис. 1А, 1В). Коксальные пластины 1 маленькие, частично прикрытые коксальными пластинами 2 (рис. 1А, стрелка). Коксальные пластины 4 наиболее развиты, частично прикрывают 3–5 пары переоподов.

Самка (рис. 1А). **Голова.** Глаза округлые, в этаноле белые, диаметр глаза в 3.3 раза короче длины головы. Межантеннальные лопасти трапециевидные. Антенна 1 без дополнительного жгутика. Длины антенны 1 и антенны 2 одинаковы (0.3 длины тела). Жгут антенны 1 длиннее стебелька, включает 14 члеников, антенны 2 длиннее стебелька, с 15-ю члениками.

Ротовые органы типичные для рода: мандибулы без шупика, шупик максиллы 1 двучленистый, внутренняя лопасть максиллы 2 почти не выражена, внутренние лопасти максиллипеда хорошо выражены, наружные лопасти не выражены.

Переон. Гнатоподы 1 и 2 сходные по форме, гнатопод 1 меньше гнатопода 2, мерусы гнатопода 1 не достигают дистального конца карпусов, карпусы обеих пар гнатоподов меньше, чем проподусы, проподус гнатопода 1 почти трапециевидный, проподус гнатопода 2 овальный, края ладоней проподусов со стороны когтя обеих пар гнатоподов выпуклые, ограничены запирающими

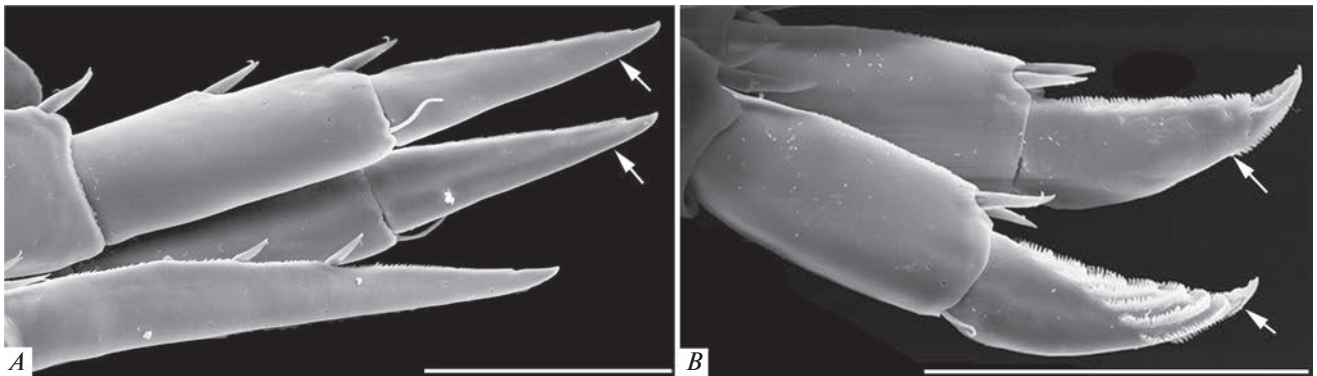


Рис. 2. Ветви уropодов 3 самки (А) и самца (В) *S. cf. tergestina*. Стрелками указаны вторые членики ветвей. Масштаб 0.1 мм.

ми шипами. Переоподы 3–5 пар сходные по форме, с базиподитами, слегка расширяющимися дистально. Переоподы 6–7 пар с расширенными овальными базиподитами.

Плеон. Эпимеральные пластинки последовательно увеличиваются с 1-й по 3-ю; 3-я эпимеральная пластинка с выпуклым нижним краем, вентро-дистально формируется вырост, задний край вогнутый.

Уросома. Первый сегмент значительно больше остальных. Уropоды 1 и 2 типичные для рода, двуветвистые, без терминальных шипов. Уropод 3 с одной ветвью, ветвь с двумя члениками (рис. 2А). Первый членик ветви с шипами дорсально, второй членик заостренный на конце, без шипов, щетинок, зубцов. Тельсон цельный, сужающийся дистально, с выпуклыми краями и крепкими шипами по краям.

Самец (рис. 1В). Отличается от самки следующими признаками. Проподус гнатопода 2 равен базиподиту или чуть длиннее его. Уropод 3 с кон-

цевым члеником ветви иной формы, чем у самок, — резко вздутый проксимально и резко сужающийся дистально, экстеро-дорсально с рядами крошечных волосков (рис. 2В).

Экология и популяционная структура. Особи *S. cf. tergestina* найдены в перифитоне конструкций мидийно-устричной фермы на глубине 0–10 м, преимущественно среди гидроидных полипов рода *Aglaophenia*. Помимо данного вида, в перифитоне обнаружены следующие виды амфипод: *Ampithoe ramondi* Leach 1814, *Caprella cf. equilibra* Say 1818, *Dexamine spinosa* (Montagu 1813), *Jassa marmorata* Holmes 1905, *Microdeutopus gryllotalpa* Costa 1853, *Stenothoe monoculoides* (Montagu 1815). Один из возможных путей проникновения *S. cf. tergestina* в Черное море — перенос на днищах судов. *S. cf. tergestina* оказался наиболее массовым видом среди амфипод на участках перифитона, поросших колониями гидроидного полипа рода *Aglaophenia*, где его доля составляет 70–90% от всех особей амфипод. Доми-

Таблица 1. Сравнение морфологических отличительных признаков видов *S. monoculoides*, *S. cf. tergestina* и *S. marina*, зарегистрированных в Черном море, и *S. tergestina* из Средиземного моря

Признак	Род <i>Stenothoe</i>			
	<i>S. monoculoides</i>	<i>S. marina</i>	<i>S. cf. tergestina</i>	<i>S. tergestina</i>
Шипы на тельсоне	Отсутствуют	Присутствуют	Присутствуют	Присутствуют
Проподусы гнатопода 2 самцов и самок	Проподусы сходны по форме	Проподусы у самцов значительно крупнее и иной формы, чем у самок	Проподусы сходны по форме, но у самцов немного крупнее	Проподусы сходны по форме, но у самцов немного крупнее
Конечный членик ветви уropода 3 у самца	Членик обычный, не вздутый, плавно сужающийся дистально	Членик обычный, не вздутый, плавно сужающийся дистально	Членик вздутый, резко расширенный проксимально, резко сужающийся дистально с рядами мелких волосков дорсально	Членик обычный не вздутый, плавно сужающийся дистально

нирование вида *S. tergestina* было зарегистрировано на конструкциях хозяйств по разведению объектов марикультуры в Средиземном море (Fernandes-Gonzalez, Sanchez-Jerez, 2017).

На конструкциях фермы внешнего рейда Севастопольской бухты во всех исследованных пробах вид *S. cf. tergestina* представлен взрослыми особями и молодью. Максимальная длина взрослых самцов 3.6 мм, взрослых самок 4.5 мм. Наиболее крупные особи отмечены весной. Анализ соотношения взрослых самцов, самок и молоди в популяции вида показал, что во все сезоны года, кроме зимы, самки преобладали над самцами, а доля молоди была выше зимой и весной. Это может быть связано с размножением. Так, весной 18% особей в популяции составляли самцы, 38% — самки и 44% приходилось на молодь; летом 28% — самцы, 60% — самки, 12% — молодь; осенью 12% — самцы, 46% — самки, 42% — молодь; зимой доля самцов и самок была почти одинаковой (соответственно 34 и 30%) и 36% составляла молодь. Количество яиц у самок колебалось от 5 до 16 и в среднем составляло 8 ± 4 яиц ($n = 10$).

Морфологические замечания. Сравнение отличительных морфологических признаков видов рода *Stenothoe*, зарегистрированных в Черном море, и средиземноморского вида *S. tergestina* представлено в табл. 1.

S. cf. tergestina и *S. tergestina* морфологически весьма близки. Единственное различие заключается в форме конечного членика ветви уropода 3 у самцов; у *S. cf. tergestina* из Черного моря он вздутый, у *S. tergestina* из Средиземного моря — узкий. Различие не дает основания считать *S. cf. tergestina* отдельным от *S. tergestina* видом, и уточнение видовой принадлежности *S. cf. tergestina* требует дальнейших исследований. Отличия *S. cf. tergestina* от других видов рода *Stenothoe*, отмеченных в Черном море, больше выражены. У *S. monoculoides* отсутствуют шипы на тельсоне, у *S. marina* проподусы гнатоподов 2 у самцов намного больше таковых самок и имеют другую форму.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, к настоящему времени в Черном море отмечены 3 вида из рода *Stenothoe* — *S. monoculoides* (Грезе, 1977, 1985), *S. marina* (Грезе, 1977; Grintsov, Sezgin, 2011) и *S. cf. tergestina*. *S. monoculoides* распространен по всему Черному морю (Грезе, 1977; Grintsov, Sezgin, 2011). Распространение *S. marina* ограничено побережьем Турции. *S. cf. tergestina* обнаружен в побережье Севастополя, на конструкциях мидийно-устричной фермы, в перифитоне которых во все сезоны присутствуют взрослые самки, самцы и молодь, а вид стал одним из наиболее массовых среди амфипод.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках темы госзадания “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса” (№ гос. регистрации 121030300149-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грезе И.И., 1977. Амфиподы Черного моря и их биология. Киев: Наукова думка. 154 с.
- Грезе И.И., 1985. Фауна Украины. Высшие ракообразные. Амфиподы. Киев: Наукова думка. Т. 26. № 5. 172 с.
- Гринцов В.А., 2003. Новые данные о морфологии, биологии и экологии *Jassa* spp. (Amphipoda, Ischyroceridae), обитающей в Черном море // Вестник зоологии. Т. 37. № 2. С. 73–76.
- Гринцов В.А., 2003а. О нахождении на побережье Крыма нового для Украины вида амфипод *Orchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae) // Вестник зоологии. Т. 37. № 3. С. 42.
- Гринцов В.А., 2009. *Parhyale taurica* sp. nov. (Amphipoda, Hyalidae) новый вид амфиподы из прибрежной зоны Крыма (Черное море) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Т. 114. № 2. С. 73–76.
- Гринцов В.А., 2011. *Ampelisca sevastopoliensis* sp. n. (Amphipoda, Ampeliscidae) — новый вид амфиподы из прибрежной зоны Крыма (Черное море) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Т. 116. № 1. С. 67–69.
- Barnard J.L., Karaman G.S., 1991. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (except marine Gammaroids) // Records of the Australian Museum, Suppl. 13 (Parts 1–2). 866 p.
- Bachelet G., Dauvin J.-C., Sorbe J. C., 2003. An updated checklist of marine and brackish water Amphipoda (Crustacea: Peracarida) of the southern Bay of Biscay (NE Atlantic) // Cahiers de Biologie Marine. V. 44. № 2. P. 121–151.
- Bellan-Santini, D., Costello M.J., 2001. Amphipoda. in: Costello M.J. (Ed.). European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification // Collection Patrimoines Naturels. V. 50. P. 295–308.
- Borges P.A.V., Costa A., Cunha R., Gabriel R., Gonçalves V., Martins A.F., Melo I., Parente M., Raposeiro P., Rodrigues P., Santos R.S., Silva L., Vieira P., Vieira V. (Eds), 2010. A list of the terrestrial and marine biota from the Azores, 432 p. Chapter 14: Lista de invertebrados marinhos costeiros. Ed. A.C. Costa // Princípios, Oeiras. P. 287–324.
- Conradi M., López-González P.J., García-Gómez C., 1997. The amphipod community as a bioindicator in Algeciras Bay (Southern Iberian Peninsula) based on spatio-temporal distribution // P. S. Z. N. Marine Ecology. V. 18. № 2. P. 97–111.

- Conradi M., López-González P.J., 1999. The benthic Gammaridea (Crustacea, Amphipoda) fauna of Algeciras Bay (Strait of Gibraltar): distributional ecology and some biogeographical considerations // Helgoland marine research. V. 53. № 1. P. 2–8.
- Dauvin J.C., 1999. Mise à jour de la liste des espèces d'Amphipodes (Crustacea : Peracarida) présents en Manche // Cahiers de Biologie Marine. V. 40. № 2. P. 165–183.
- Fernandez-Gonzalez V., Martinez-Garcia E., Sanchez-Jerez P., 2016. Role of fish farm fouling in recolonisation of nearby soft-bottom habitats affected by coastal aquaculture // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 474. P. 210–215.
- Fernandez-Gonzalez V., Sanchez-Jerez P., 2017. Fouling assemblages associated with off-coast aquaculture facilities: an overall assessment of the Mediterranean Sea // Mediterranean marine science. V. 18. № 1. P. 87–96.
- Grintsov V., Sezgin M., 2011. Manual for identification of Amphipoda from The Black Sea // Sevastopol. Digit Print. 151 p. 379 ill.
- Grintsov V., 2009. A new amphipod species *Echinogammarus karadagiensis* sp. n. (Amphipoda, Gammaridae) from Crimean coasts (Black Sea, Ukraine) // Vestnik Zoologii. V. 43. № 2. P. 23–26.
- Grintsov V., 2010. On finding *Dexamine thea* (Amphipoda, Dexaminidae) in the Ukrainian territorial waters (Crimea, Black Sea) // Vestnik Zoologii. V. 44. № 3. P. 281–283.
- Grintsov V., 2018. On finding of *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae) in the coastal waters of Crimea (Black sea), a new species for this region // Marine Biological Journal. V. 3. № 2. P. 33–39.
- Grintsov V.A., 2021. First finding of *Centraloecetes* cf. *neapolitanus* (Schiecke, 1978) (Ischyroceridae, Amphipoda) in coastal zone of Sevastopol (Crimea, Black Sea) // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН. № 2 (18). С. 3–11.
- Izquierdo D., Guerra-García J.M., 2011. Distribution patterns of the peracarid crustaceans associated with the alga *Corallina elongata* along the intertidal rocky shores of the Iberian Peninsula // Helgoland Marine Research. V. 65. № 2. P. 233–243.
- Kalkan E., Rarhan S., Mutlu E., 2006. Preliminary investigations on crustaceans associated with the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) beds in the upper infralittoral of the Bosphorus (Turkey) // Annales Series Historia Naturalis. V. 16. № 1. P. 5–8.
- Koukouras A., 2010. Check-list of marine species from Greece. Aristotle University of Thessaloniki // Assembled in the framework of the EU FP7 PESI project.
- Krapp-Schickel G., 1993. Genus *Stenothoe* Dana, 1852 // The Amphipoda of the Mediterranean. Memoires de l'Institut oceanographique. V. 13. P. 692–709.
- Krapp-Schickel G., 2015. Minute but constant morphological differences within members of Stenothoidae: the *Stenothoe gallensis* group with four new members, keys to *Stenothoe* worldwide, a new species of *Parametopa* and *Sudanea* n. gen. (Crustacea: Amphipoda) // Journal of Natural History. V. 49. № 37–38. P. 2309–2377.
- Sezgin M., Katağan T., Kırkım F., Aydemir E., 2007. Soft-bottom crustaceans from the Saros bay (NE Aegean Sea) // Rapport du Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée 38. P. 599.
- Vázquez-Luis M., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J.T., 2008. Changes in amphipods (Crustacea) assemblages associated with shallow-water algal habitats invaded by *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* in the western Mediterranean Sea // Marine Environmental Research. V. 65. P. 416–426.

THE FIRST RECORD OF *STENOTHOE* CF. *TERGESTINA* (NEBESKI 1881) (CRUSTACEA, AMPHIPODA, STENOTHOIDAE) IN THE BLACK SEA

V. A. Grintsov*

Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011 Russia

*e-mail: vgrintsov@gmail.com

Numerous individuals of an amphipod previously unreported from the Black Sea were found in 2017 on structures of a mussel and oyster marine farm, near the outer roadstead of the Sevastopol Bay, Crimea. The species discovered was morphologically especially similar to *Stenothoe tergestina* (Nebeski 1881), provisionally identified as *Stenothoe* cf. *tergestina*. The morphology, population structure and ecology of this species were studied. An analysis of the population structure of *S.* cf. *tergestina* in 2017–2022 showed that adult females, males and juveniles were present in the samples all over the year. The animals preferred to dwell on surfaces overgrown with periphyton colonies of the hydroid polyp genus *Aglaophenia* Lamouroux 1812. In the collections of amphipods from the periphyton of the farm structures, *S.* cf. *tergestina* turned out to be the most abundant (70–90% of the total number of identified amphipod individuals). The length of adult females was up to 4.5 mm, vs up to 3.6 mm in males.

Keywords: morphology, biology, ecology, population structure

УДК 598.2.9(571.64)

АНАЛИЗ ФАУНЫ И НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ОСТРОВА ИТУРУП (БОЛЬШАЯ КУРИЛЬСКАЯ ГРЯДА)

© 2023 г. А. А. Романов^{a, *}, Е. А. Коблик^{b, **}, П. А. Смирнов^{b, ***},
А. А. Виноградов^{c, ****}, Я. А. Редькин^{b, d, *****}, Д. Р. Жигир^{b, *****}

^aГеографический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^bЗоологический музей Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

^cБиологический факультет Тверского государственного университета,
Тверь, 170001 Россия

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

*e-mail: putorana05@mail.ru

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

***e-mail: dryocopus@rambler.ru

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

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

*****e-mail: di.nucifraga@gmail.com

Поступила в редакцию 04.04.2023 г.

После доработки 14.04.2023 г.

Принята к публикации 16.04.2023 г.

Проанализированы экологические закономерности формирования населения птиц острова Итуруп. Использован метод маршрутного учета на трансектах неограниченной ширины. Зарегистрировано 116 видов птиц. Повсеместно распространены 36% видов, локально — 34%, точно — 26%. Гнездится 71 вид. Таксономическая структура авифауны, формируемая видами 15 отрядов, соответствует зональным и ландшафтными особенностям островных территорий, расположенных у восточных окраин Северной Евразии. Преобладают воробьеобразные (37%), ржанкообразные (22%), гусеобразные (9%), буревестникообразные (8%). Зоогеографическая оригинальность местной авифауны обусловлена сочетанием элементов дальневосточного островного, пацифического, сибирского, китайского фаунистических комплексов, сибирско-американских и широко распространенных видов, а также японских островных эндемиков. Авифауна острова Итуруп, формирующаяся в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поисных закономерностей, объединяет экологические группы морских и сухопутных, в т.ч. горных ($n = 9$), видов. Локальные авифауны в прибрежно-морских местообитаниях насчитывают 41 вид, в лесах — 55, в редколесьях — 37, в высокотравье — 46 видов, при плотности населения, соответственно, 607, 785, 968, 518 особей/км². Коэффициенты сходства населения лесных местообитаний 19–48%, редколесий — 22%, высокотравья — 20–37%, морского побережья и сопредельной акватории — 21–52%. В населении сухопутных местообитаний доминируют большая горлица, белопопый стриж, соловей-красношейка, бамбуковая широкохвостка, черноголовая гаичка, московка, кедровка, китайская зеленушка, чиж, урагус, маскированная и сизая овсянки. В населении побережья и сопредельной морской акватории численно доминируют японский баклан, песочник-красношейка, тихоокеанская и чернохвостая чайки, камчатская трясогузка. В открытых морских акваториях наиболее обычны горбоносый турпан, черноногий и темноспинный альбатросы, глупыш и тонкоклювый буревестник.

Ключевые слова: экология, видовое разнообразие, зоогеография, суша, море, Российский Дальний Восток

DOI: 10.31857/S004451342308010X, **EDN:** KNFTHL

Исследования проведены с целью изучения пространственной организации фауны и населения птиц и направлены на оценку биоразнообразия

самого крупного из о-вов Большой Курильской гряды — острова Итуруп. Несмотря на пространственную изоляцию и некоторые экстре-

мальные параметры внешней среды, биота Курильских о-вов, в т.ч. и о-ва Итуруп, отличается разнообразием, что обеспечивается сочетанием местообитаний — приморских и морских, а также сухопутных (включающих внутренние водоемы и горные биотопы). Наряду с морскими птицами, связанными в основном с окружающими архипелаг акваториями (Артюхин, Бурканов, 1999; Коблик, 2001; Морские ключевые..., 2016), значительное число сухопутных и околоводных видов освоили внутриостровные и прибрежные местообитания, зачастую находя здесь северные или южные пределы своего распространения и образуя крупные скопления на послегнездовых кочевках или сезонных миграциях (Гизенко, 1955; Воробьев, 1947; Нечаев, 1969; Нечаев, Гамова, 2009; Редькин и др., 2021). Миграционные пути многих птиц связывают Курильские о-ва с Арктикой и тропиками Юго-Восточной Азии. При этом изученность ландшафтно-биотопической дифференциации авифауны большинства Курильских о-вов до сих пор недостаточна, а данные по населению острова Итуруп отсутствуют (Bergman, 1935; Гизенко, 1955; Нечаев, 1969, 2003; Нечаев, Гамова, 2009; Редькин и др., 2021). Наша работа направлена на познание пространственной организации биоты и оценку разнообразия птиц, как одного из наиболее значимых элементов островных экосистем.

Цель работы: выявление эколого-географических закономерностей формирования фауны и населения птиц о-ва Итуруп для комплексной оценки биоразнообразия южной группы островов Курильской гряды. Основные задачи: 1 — выявление видового состава и структуры авифауны, 2 — определение основных параметров населения птиц (доминирующие по обилию виды, плотность, видовое богатство), 3 — выявление пространственной дифференциации фауны и населения птиц, 4 — сравнение фауны и населения птиц основных типов местообитаний.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район, сроки и методы исследований, количественные показатели выполненных работ

Исследования на охотоморской и тихоокеанской сторонах о-ва Итуруп проведены с 15 августа по 9 сентября 2022 г. На общей площади около 400 км² учетными маршрутами охвачены 12 локалитетов: нижнее течение р. Курильская, окрестности поселков Горячие Ключи и Рейдово, территория между г. Курильском и пос. Горячие Ключи, окрестности вулкана Баранский, Осенний и Куйбышевский перешейки, окрестности бухт Парусная, Торная, Черная, заливов Касатка и Куйбышевский. Суммарная протяженность пеших учетных маршрутов, проведенных на высо-

тах 0—370 м над ур. м. по методике Равкина (1967), составила 172 км (97 — в лесных местообитаниях, 35 — в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий, 18 — в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников, 22 — на морском побережье и сопредельной морской акватории). Наблюдения за морскими птицами проведены с судов вдоль побережья о-ва Итуруп. Высоту местности и длину маршрутов определяли по приборам глобального позиционирования (GPS). Достоверность гнездования определяли по критериям Европейского комитета по учету птиц (The EBCC Atlas, 1997), учитывая при этом известные данные о статусе пребывания видов на о-ве Итуруп (Нечаев, 1969, 2003; Нечаев, Гамова, 2009; Редькин и др., 2021). Авифауны сравнивались по коэффициенту фаунистической общности Серенсена (Песенко, 1982), население птиц — по коэффициенту сходства населения (Наумов, 1964). В общей плотности населения доминанты составили более 10%, субдоминанты — 1—10%. Весьма многочисленными считались виды с обилием более 100 особей/км², многочисленными — 10—99 особей/км², обычными — 1—9 особей/км², редкими — менее 0.9 особей/км². Авифауна охарактеризована по типам фаун (Штегман, 1938; Кишинский, 1988; Коблик, 2001) с учетом широко распространенных видов, имеющих обширный ареал и неясный центр происхождения. В номенклатуре мы следовали сводке Коблика, Архипова (2014) с некоторыми коррективами в соответствии с ежегодно обновляемым онлайн-вариантом этой сводки (<https://zmmu.msu.ru/>).

Физико-географическая характеристика района исследований

О-в Итуруп — крупнейший (3170 км²) в составе Курильской островной гряды, расположен в ее южной части (Атлас..., 2009). Береговая линия расчленена многочисленными заливами и мысами. Рельеф острова гористый, сформирован вулканическими массивами и горными кряжами (высотой более 1000 м над ур. м.), соединенными равнинными перешейками. Климат океанический, с выраженным влиянием муссонов. Лето прохладное, дождливое, длится с последней декады июня до сентября. Средняя температура самого теплого месяца августа в пос. Курильск +16°C. В отдельные годы наиболее теплым является сентябрь с максимальной температурой +25°C. В июне—сентябре в среднем выпадает 340 мм. В целом характерна неустойчивая погода, которая может меняться 2—3 раза в день. На тихоокеанском побережье холоднее, дождливее и туманнее, чем на охотоморском, что обусловлено системой течений в прилегающих морских акваториях (Атлас..., 2009; Справочник..., 1970). На о-ве Итуруп представлена вулканогенно-денудационно-акку-

мулятивная группа ландшафтов с распространением елово-пихтово-каменноберезовой растительности с лиственницей курильской (*Larix kurilensis* Mayr) и дубово-ольховыми лесами, а севернее перешейка Ветровой — с распространением каменноберезовой растительности с бамбуком курильским (*Sasa kurilensis* (Rupr.)) (Ганзей, 2009). Выражена высотная поясность растительности (Воробьев, 1963).

Учетные маршруты в 2022 г. проведены в лесных местообитаниях, мозаичных местообитаниях из леса и редколесий, мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников, на морском побережье и сопредельной морской акватории.

В обследованных в 2022 г. пунктах о-ва Итуруп верхний ярус леса в различных пропорциях формируют береза каменная (Эрмана) (*Betula ermanii* (Cham.)), береза широколистная (*Betula platyphylla* Sukaczew), пихта сахалинская (*Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast), лиственница курильская, дуб курчавенький (*Quercus crispula* Blume), клены Чоноски (*Acer tschonoskii* Maxim.), укурундинский (*Acer ukurunduense* Trautv. & C.A. Mey.) и Майра (*Acer mayrii* Schwer.), тополь Максимовича (*Populus maximowiczii* A. Henry), калопанакс семилепестный (*Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz.), ильм лопастный (*Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr), ольховник Максимовича (*Duschekia maximowiczii* (Callier) Pouzar), ольха волосистая (*Alnus hirsuta* (Spach) Rupr.), несколько видов ив (*Salix*), в т.ч. ива удская (*Salix udensis* (Trautv. & C.A. Mey.)), козья (*Salix caprea* L.) и др., рябина смешанная (*Sorbus commixta* (Hedl.)). Средний и нижний ярусы представляют собой сплошные чащобные заросли из бамбука курильского с фрагментарным участием кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), тиса остроконечного (*Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl.), падубов морщинистого (*Ilex rugosa* F. Schmidt) и городчатого (*Ilex crenata* Thunb.), рододендрона Чоноски (*Rhododendron tschonoskii* Maxim.), бузины Микеля (*Sambucus miquelii* (Nakai) Kom.), рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia* (Cham. & Schltdl.) M. Roem.). Местами обильны плауны (*Lycopodium*), папоротники (*Polypodiophyta*), высокотравье, а в поймах рек — заросли белокопытника широкого (*Petasites amplius* (Kitam.)) (Воробьев, 1963; Баркалов, 2009).

На обширных пространствах о-ва Итуруп береза каменная и лиственница курильская формируют мозаично чередующиеся редколесья и небольшие лесные куртины или растут одиночно среди очень густых зарослей кедрового стланика и высокотравья из таволги камчатской (*Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim.), крестовника конопелистного (*Senecio cannabifolius* (Less.)), недоспелки мощной (*Cacalia robusta* (Tolm.)), лабазни-

ка камчатского (*Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim.).

Открытые безлесные территории заняты густым высокотравьем и зарослями кустарников. На пологих склонах формируются плотные заросли бамбука курильского, разнотравные и вейниковые луга, а в нижней части долин — осоковые и тростниково-сабельниковые болота. Некоторые вершины сопот покрыты густыми смешанными зарослями (высотой не более 2 м) из приземистого каменноберезового криволесья, кедрового стланика, рябины бузинолистной, ольховника Максимовича, ивы Накамуры (*Salix nakamuraana* (Koidz.)), бамбука курильского и плотных куртин разнотравья. Местами господствуют кустарничково-разнотравные сообщества из брусники (*Vaccinium vitis-idaea* (L.)), шикши (*Empetrum sibiricum* var. *japonicum* (Siebold & Zucc. ex K. Koch) Tzvelev), голубики (*Vaccinium uliginosum* (L.)), лабазника камчатского, бодяги (*Cirsium* sp.), ветреницы (*Anemone* sp.), соссуреи (*Saussurea* sp.), кровохлебки тонколистной (*Sanguisorba tenuifolia* (Fisch. ex Link)), вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorfii* (Link) Trin.), волоснеца мягкого (*Leymus mollis* (Trin.) Pilg.) (Воробьев, 1963; Баркалов, 2009).

Обследованная полоса морского побережья представляет собой чередование высоких сильно расчлененных скалистых обрывов и очень крутых задернованных склонов с густыми зарослями высокотравья (до 2.5 м). Местами формируются широкие песчаные пляжи. Выше пляжей расположены песчаные приморские террасы, заросшие высокотравьем и кустами шиповников, преимущественно шиповника морщинистого (*Rosa rugosa* (Thunb.)), с примесью рябины бузинолистной.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственная дифференциация авифауны по данным маршрутных учетов

Локальные авифауны лесных местообитаний ($n = 6$) о-ва Итуруп насчитывают 15–41, в среднем 31, в целом 55 видов, мозаичных местообитаний из леса и редколесий ($n = 2$) — 19–34, в среднем 26, в целом 37 видов, мозаичных местообитаний из высокотравья и зарослей кустарников ($n = 4$) — 22–28, в среднем 26, в целом 46 видов (табл. 1).

В целом в сухопутных местообитаниях всех обследованных пунктов ($n = 12$) о-ва Итуруп мы зарегистрировали 70 видов, в обследованных пунктах побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) — 13–27, в среднем 21, в целом 41 вид.

Во внутренних частях о-ва Итуруп видовое разнообразие авифауны максимально в лесах, сомкнутость крон которых близка к 1 и которые имеют наиболее полный вертикальный спектр ярусов фитоценоза. В редколесье, на безлесных

Таблица 1. Население птиц о-ва Итуруп

Вид	Лес		Мозаичные местообитания из леса и редколесий		Мозаичные местообитания из высокотравья и зарослей кустарников		Морское побережье и сопредельная акватория	
	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %
Гуменник (<i>Anser fabalis</i> (Latham 1787))	—	—	—	—	—	—	0.4	0.1
Связь (<i>Anas penelope</i> Linnaeus 1758)	—	—	—	—	—	—	0.2	0.03
Чирок-свистунок (<i>Anas crecca</i> Linnaeus 1758)	—	—	—	—	—	—	1.1	0.2
Кряква (<i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus 1758)	—	—	—	—	—	—	0.2	0.03
Шилохвость (<i>Anas acuta</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	—	—	0.2	0.03
Хохлатая чернеть (<i>Aythya fuligula</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	5.0	1.0	—	—
Каменушка (<i>Histrionicus histrionicus</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	—	—	10.3	1.6
Длинноносый крохаль (<i>Mergus serrator</i> Linnaeus 1758)	—	—	—	—	—	—	0.2	0.03
Японский баклан (<i>Phalacrocorax capillatus</i> (Temminck et Schlegel 1849))	—	—	—	—	—	—	51.7	8.2
Берингов баклан (<i>Phalacrocorax pelagicus</i> Pallas 1811)	—	—	—	—	—	—	11.9	1.9
Большая белая цапля (<i>Casmerodius albus</i> (Linnaeus 1758))	0.2	0.03	—	—	—	—	—	—
Серая цапля (<i>Ardea cinerea</i> Linnaeus 1758)	1.4	0.2	—	—	—	—	5.9	0.9
Сапсан (<i>Falco peregrinus</i> Tunstall 1771)	0.1	0.01	—	—	1.4	0.3	0.9	0.1
Скопа (<i>Pandion haliaetus</i> (Linnaeus 1758))	0.2	0.03	—	—	0.1	0.02	—	—
Черный коршун (<i>Milvus migrans</i> (Boddaert 1783))	0.1	0.01	0.2	0.02	0.8	0.2	0.3	0.05
Орлан-белохвост (<i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus 1758))	0.4	0.1	2.3	0.2	0.2	0.04	0.5	0.1
Перепелятник (<i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus 1758))	3.3	0.4	1.0	0.1	0.3	0.1	—	—
Тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus 1758))	0.1	0.01	2.3	0.2	0.1	0.02	—	—
Восточный канюк (<i>Buteo (buteo) japonicus</i> (Temminck et Schlegel 1844))	0.4	0.1	0.1	0.01	2.0	0.4	1.5	0.2
Восточный пастушок (<i>Rallus indicus</i> Blyth 1849)	—	—	—	—	0.1	0.02	—	—
Бурокрылая ржанка (<i>Pluvialis fulva</i> (J.F. Gmelin 1789))	—	—	—	—	1.1	0.2	—	—
Монгольский зуек (<i>Charadrius mongolus</i> Pallas 1776)	—	—	—	—	—	—	4.2	0.7
Вальдшнеп (<i>Scolopax rusticola</i> Linnaeus 1758)	0.1	0.01	—	—	—	—	—	—
Японский бекас (<i>Gallinago hardwickii</i> (J.E. Gray 1831))	3.1	0.4	2.4	0.2	8.9	1.7	—	—
Бекас <i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	2.2	0.4	—	—
Средний кроншнеп (<i>Numenius phaeopus</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	1.4	0.3	—	—
Поручейник (<i>Tringa stagnatilis</i> (Bechstein 1803))	—	—	—	—	—	—	6.7	1.1
Фифи (<i>Tringa glareola</i> Linnaeus 1758)	—	—	0.1	0.01	—	—	0.2	0.03
Сибирский пепельный улит (<i>Heteroscelus brevipes</i> (Vieillot 1816))	—	—	0.4	0.04	—	—	0.2	0.03
Перевозчик (<i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus 1758))	0.1	0.01	—	—	—	—	4.8	0.8
Песочник-красношейка (<i>Calidris ruficollis</i> (Pallas 1776))	—	—	—	—	—	—	42.3	6.7
Чернозобик (<i>Calidris alpina</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	—	—	7.5	1.2
Чернохвостая чайка (<i>Larus crassirostris</i> Vieillot 1818)	—	—	—	—	—	—	45.9	7.3

Таблица 1. Продолжение

Вид	Лес		Мозаичные местообитания из леса и редколесий		Мозаичные местообитания из высокотравья и зарослей кустарников		Морское побережье и сопредельная акватория	
	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %
Тихоокеанская чайка (<i>Larus schistisagus</i> Stejneger 1884)	—	—	—	—	—	—	131.7	21.0
Моевка (<i>Rissa tridactyla</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	—	—	15.0	2.4
Большая горлица (<i>Streptopelia orientalis</i> (Latham 1790))	48.1	6.3	40.5	4.2	4.5	0.9	2.7	0.4
Глухая кукушка (<i>Cuculus optatus</i> Gould 1845)	0.5	0.1	—	—	—	—	—	—
Кукушка sp. (<i>Cuculus</i> sp.)	0.5	0.1	—	—	—	—	—	—
Белопопый стриж (<i>Apus pacificus</i> (Latham 1801))	59.4	7.3	229.0	23.7	56.6	10.9	53.0	8.4
Зимородок (<i>Alcedo atthis</i> (Linnaeus 1758))	5.0	0.7	—	—	—	—	—	—
Удод (<i>Upupa epops</i> Linnaeus 1758)	—	—	—	—	0.1	0.02	—	—
Вертишейка (<i>Jynx torquilla</i> Linnaeus 1758)	0.1	0.01	—	—	—	—	—	—
Малый острокрылый дятел (<i>Yungipicus kizuki</i> (Temminck 1835))	4.7	0.6	—	—	—	—	—	—
Большой пестрый дятел (<i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus 1758))	1.5	0.2	3.7	0.4	0.4	0.1	—	—
Седой дятел (<i>Picus canus</i> J.F. Gmelin 1788)	0.1	0.01	—	—	—	—	—	—
Полевой жаворонок (<i>Alauda arvensis</i> Linnaeus 1758)	—	—	—	—	49.5	9.6	32.3	5.1
Береговушка (<i>Riparia riparia</i> (Linnaeus 1758))	0.3	0.04	—	—	1.1	0.2	—	—
Деревенская ласточка (<i>Hirundo rustica</i> Linnaeus 1758)	3.2	0.4	—	—	—	—	—	—
Восточный ворончок (<i>Delichon dasypus</i> (Bonaparte 1850))	4.3	0.6	14.0	1.4	7.4	1.4	35.3	5.6
Гольцовый конек (<i>Anthus rubescens</i> (Tunstall 1771))	—	—	5.4	0.6	59.7	11.5	43.1	6.9
Горная трясогузка (<i>Motacilla cinerea</i> Tunstall 1771)	4.5	0.6	2.5	0.3	—	—	0.7	0.1
Камчатская трясогузка (<i>Motacilla lugens</i> Gloger 1829)	0.1	0.01	—	—	7.1	1.4	62.1	9.9
Бурый оляпка (<i>Cinclus pallasii</i> Temminck 1820)	0.2	0.03	0.4	0.04	—	—	—	—
Крапивник (<i>Troglodytes troglodytes</i> (Linnaeus 1758))	9.5	1.2	7.3	0.8	1.7	0.3	—	—
Японская завирушка (<i>Prunella rubida</i> (Temminck et Schlegel 1845))	0.5	0.1	8.8	0.9	6.5	1.3	—	—
Золотистый дрозд (<i>Turdus chrysolaus</i> Temminck 1832)	19.1	2.4	0.4	0.04	2.2	0.4	0.7	0.1
Японская зарянка (<i>Larvivora akahige</i> (Temminck 1835))	4.2	0.5	0.4	0.04	—	—	—	—
Соловей-красношейка (<i>Calliope calliope</i> (Pallas 1776))	2.3	0.3	11.8	1.2	14.5	2.8	17.3	2.8
Синехвостка (<i>Tarsiger cyanurus</i> (Pallas 1773))	9.9	1.2	8.5	0.9	4.2	0.8	—	—
Восточный черноголовый чекан (<i>Saxicola stejnegeri</i> (Parrot 1908))	—	—	—	—	0.3	0.1	—	—
Ширококлювая мухоловка (<i>Muscicapa dauurica</i> Pallas 1811)	62.8	8.1	—	—	—	—	—	—
Бамбуковая широкохвостка (<i>Horornis diphone</i> (Kittlitz 1830))	70.9	9.1	81.5	8.4	34.8	6.7	—	—

Таблица 1. Окончание

Вид	Лес		Мозаичные местообитания из леса и редколесий		Мозаичные местообитания из высокотравья и зарослей кустарников		Морское побережье и сопредельная акватория	
	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %	Обилие, особей/км ²	Доля участия, %
Сахалинский сверчок (<i>Locustella amnicola</i> Stepanyan 1972)	—	—	0.8	0.1	—	—	0.7	0.1
Охотский сверчок (<i>Locustella ochotensis</i> (Middendorff 1853))	3.7	0.4	0.8	0.1	11.8	2.3	0.7	0.1
Пеночка-таловка (<i>Phylloscopus borealis</i> (J.H. Blasius 1858))	20.1	2.7	3.5	0.4	—	—	2.0	0.3
Желтоголовый королек (<i>Regulus regulus</i> (Linnaeus 1758))	4.7	0.6	—	—	—	—	—	—
Ополовник (<i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus 1758))	33.4	4.3	—	—	—	—	—	—
Черноголовая гаичка (<i>Poecile palustris</i> (Linnaeus 1758))	109.0	13.7	30.0	3.1	7.5	1.4	—	—
Московка (<i>Periparus ater</i> (Linnaeus 1758))	90.4	11.2	36.6	3.8	7.4	1.4	—	—
Восточная синица (<i>Parus minor</i> Temminck et Schlegel 1848)	0.1	0.01	—	—	—	—	—	—
Поползень (<i>Sitta europaea</i> Linnaeus 1758)	24.5	3.2	7.2	0.7	0.8	0.2	—	—
Пищуха (<i>Certhia familiaris</i> Linnaeus 1758)	12.2	1.6	—	—	—	—	—	—
Кедровка (<i>Nucifraga caryocatactes</i> (Linnaeus 1758))	19.2	2.5	27.5	2.8	0.5	0.1	—	—
Восточная черная ворона (<i>Corvus orientalis</i> Eversmann 1841)	2.7	0.4	5.5	0.6	1.0	0.2	1.4	0.2
Большеклювая ворона (<i>Corvus macrorhynchos</i> Wagler 1827)	21.1	2.8	3.6	0.4	1.1	0.2	—	—
Ворон (<i>Corvus corax</i> Linnaeus 1758)	0.3	0.04	—	—	1.0	0.2	0.3	0.05
Китайская зеленушка (<i>Chloris sinica</i> (Linnaeus 1766))	2.3	0.3	20.0	2.1	84.0	16.2	4.0	0.6
Чиж (<i>Spinus spinus</i> (Linnaeus 1758))	10.0	1.2	7.3	0.8	9.9	1.9	—	—
Чечетка (<i>Acanthis flammea</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	0.4	0.1	—	—
Урагус (<i>Uragus sibiricus</i> (Pallas 1773))	13.3	1.7	129.4	13.4	44.5	8.6	2.0	0.3
Щур (<i>Pinicola enucleator</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	2.0	0.4	—	—
Клест-еловик (<i>Loxia curvirostra</i> Linnaeus 1758)	0.3	0.04	—	—	—	—	—	—
Краснощекий снегирь (<i>Pyrrhula griseiventris</i> (Lafresnaye 1841))	2.4	0.3	6.5	0.7	0.7	0.1	—	—
Камышовая овсянка (<i>Schoeniclus schoeniclus</i> (Linnaeus 1758))	—	—	—	—	6.6	1.3	—	—
Маскированная овсянка (<i>Ocyris personatus</i> (Temminck 1836))	44.1	5.7	152.2	15.7	58.8	11.4	4.7	0.7
Сизая овсянка (<i>Ocyris variabilis</i> (Temminck 1836))	50.5	6.5	114.3	11.8	6.7	1.3	—	—
Суммарная плотность населения	785	100	968	100	518	100	607	100
Всего видов	55	—	37	—	46	—	41	—

кустарниковых или травянистых участках авифауна не столь богата.

Показатель представленности общего списка видов ($n = 86$), зарегистрированных на учетах 2022 г., в отдельных обследованных лесных местообитаниях ($n = 6$) 17–48% (в большинстве случаев ($n = 4$) – выше 36%), в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий ($n = 2$) – 22–39%, в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников ($n = 4$) – 26–36%, в местообитаниях побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) 14–31%.

Показатель представленности общей авифауны о-ва Итуруп ($n = 225$) в отдельных обследованных сухопутных местообитаниях ($n = 12$) 6–18%, в отдельных местообитаниях побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) 5–12%.

Одновременно во всех типах местообитаний ($n = 4$) о-ва Итуруп зарегистрировано 13 видов птиц, формирующих общее компактное фаунистическое ядро: черный коршун (*Milvus migrans* (Boddaert)), орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla* (L.)), восточный канюк (*Buteo (buteo) japonicus* (Temminck et Schlegel)), большая горлица (*Streptopelia orientalis* (Latham)), белопопый стриж (*Apus pacificus* (Latham)), восточный воронок (*Delichon dasypus* (Bonaparte)), золотистый дрозд (*Turdus chrysolaus* (Temminck)), соловей-красношейка (*Calliope calliope* (Pallas)), охотский сверчок (*Locustella ochotensis* (Middendorff)), восточная черная ворона (*Corvus (corone) orientalis* Eversmann), китайская зеленушка (*Chloris sinica* (L.)), урагус (*Uragus sibiricus* (Pallas)), маскированная овсянка (*Ocyris (spodocephala) personatus* (Temminck)).

Целый ряд видов ($n = 16$) избегают морского побережья, но населяют при этом все обследованные сухопутные местообитания. Среди них тетеревиный (Accipiter gentilis (L.)), перепелятник (Accipiter nisus (L.)), японский бекас (Gallinago hardwickii (J.E. Gray)), большой пестрый дятел (Dendrocopos major (L.)), крапивник (Troglodytes troglodytes (L.)), синехвостка (Tarsiger cyanurus (Pallas)), бамбуковая широкохвостка (Horornis diphone (Kittlitz)), черноголовая гаичка (Poecile palustris (L.)), московка (Periparus ater (L.)), поползень (Sitta europaea (L.)), кедровка (Nucifraga caryocatactes (L.)), большешуковая ворона (Corvus macrorhynchos (Wagler)), чиж (Spinus spinus (L.)), краснощекий снегирь (Pyrrhula (pyrrhula) griseiventris (Lafresnaye)), сизая овсянка (Ocyris variabilis (Temminck)).

В условиях мозаичного сочетания элементов ландшафта с господством лесных, кустарниковых, травянистых растительных ассоциаций и повсеместной сопряженности их горных и равнинных аналогов значительное число видов птиц ($n = 29$) освоило сухопутные местообитания

о-ва Итуруп повсеместно, так как не имело непреодолимых преград, препятствующих расселению.

Только в каком-либо одном из обследованных местообитаний о-ва Итуруп ($n = 4$) зарегистрировано 39 видов птиц. Исключительно с морским побережьем и сопредельной акваторией связаны 15 видов, в т.ч. японский (Phalacrocorax capillatus (Temminck et Schlegel)) и берингов (Phalacrocorax pelagicus Pallas) бакланы, гуменник (Anser fabalis (Latham)), кряква (Anas platyrhynchos L.), чирок-свиистунок (Anas crecca L.), свиязь (Anas penelope L.), шилохвость (Anas acuta (L.)), каменушка (Histrionicus histrionicus (L.)), длинноносый крохаль (Mergus serrator L.), монгольский зуек (Charadrius mongolus Pallas), песочник-красношейка (Calidris ruficollis (Pallas)), чернозобик (Calidris alpina (L.)), тихоокеанская (Larus schistisagus Stejneger) и чернхвостая (Larus crassirostris Vieillot) чайки, моевка (Rissa tridactyla (L.)).

По данным учетов, проведенных в 2022 г., лесными местообитаниями было ограничено пребывание 13 видов (вальдшнепа (Scolopax rusticola L.), глухой кукушки (Cuculus optatus Gould), зимородка (Alcedo atthis (L.)), вертишейки (Jynx torquilla L.), малого острокрылого (Yungipicus kizuki (Temminck)) и седого (Picus canus J.F. Gmelin) дятлов, деревенской ласточки (Hirundo rustica L.), желтоголового короля (Regulus regulus (L.)), ширококлювой мухоловки (Muscicapa dauurica Pallas), ополовника (Aegithalos caudatus (L.)), восточной синицы (Parus (major) minor Temminck et Schlegel), пищухи (Certhia familiaris L.), клеста-еловика (Loxia curvirostra L.)).

За пределами мозаичных местообитаний из высокотравья и зарослей кустарников не встречались 9 видов (хохлатая чернеть (Aythya fuligula (L.)), восточный пастушок (Rallus indicus Blyth), бурокрылая ржанка (Pluvialis fulva (J.F. Gmelin)), бекас (Gallinago gallinago (L.)), средний кроншнеп (Numenius phaeopus (L.)), удод (Upupa epops L.), восточный черноголовый чекан (Saxicola (torquata) stejnegeri (Parrot)), чечетка (Acanthis flammea (L.)), камышовая овсянка (Schoeniclus schoeniclus (L.))).

При этом целый ряд видов, из числа отмеченных в каком-либо одном из обследованных местообитаний, удалось увидеть лишь в одной–двух его точках. Некоторые водно-околоводные из них экологически тесно связаны с мозаично представленными в местном ландшафте русловыми и прирусловыми (приречными) местообитаниями (большая белая цапля (Casmerodius albus (L.)), зимородок, в т.ч. лесной подстилкой (вальдшнеп), озерами, окаймленными зарослями травянистой растительности (хохлатая чернеть, восточный пастушок), дендрофильные – с кронами (желтоголовый король, ширококлювая мухоловка, ополковник, восточная синица, клест-еловик) или стволами (вертишейка, малый острокрылый и

седой дятлы, пищука) деревьев, лугово-кустарниковые — с тростниково-вейниковыми заболоченными лугами (камышовая овсянка), разнотравными лугами с повсеместным вкраплением бамбука курильского, кустарничков, кустарников и кедрового стланика (бурокрылая ржанка, бекас, средний кроншнеп, угод, восточный черноголовый чекан). Повышенная требовательность к экологическим параметрам предпочитаемых местообитаний, в частности характер господствующей растительности, предопределяет локальное распространение перечисленных видов во внутренних частях острова. Не менее фрагментарно распространен шур (*Pinicola enucleator* (L.)), зарегистрированный лишь на обширных безлесных участках водораздельных вершин приморских сопкок (170 м над ур. м.) в окрестностях бухты Торная. Его пребывание здесь обусловлено мозаичным чередованием сплошного высокотравья и бамбучника с участками густых зарослей кедрового стланика, с которым шур экологически неразрывно связан. Характер ландшафтно-биотопической локализации шура на обследованной в 2022 г. части о-ва Итуруп схож с его распространением на п-овах Ван-дер-Линд и Кастрикум о-ва Уруп (Романов и др., 2021) и в определенной мере аналогичен высотно-ландшафтной приуроченности этого вида к подгольцовому поясу в горах Северо-Восточной Азии (Кищинский, 1988; Коблик, 2001; Романов и др., 2019).

Вероятно, распространение некоторых указанных видов на о-ве Итуруп не ограничивается единичными пунктами тех местообитаний, где они зарегистрированы в 2022 г., и они могут встречаться и в других частях острова со сходными ландшафтно-биотопическими условиями. При этом повышенная требовательность к экологическим параметрам предпочитаемых местообитаний, в частности геоморфологическим особенностям местности, характеру гидросети и господствующей растительности, предопределяет в целом локальное распространение перечисленных видов в условиях о-ва Итуруп.

Коэффициенты общности локальных авифаун лесных местообитаний ($n = 6$) о-ва Итуруп варьируют в пределах 49–78% (в подавляющем большинстве случаев ($n = 12$) — выше 60%), мозаичных местообитаний из леса и редколесий ($n = 2$) — 60%, мозаичных местообитаний из высокотравья и зарослей кустарников ($n = 4$) — в пределах 57–73%, морского побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) — в пределах 38–55%. При этом во всех трех типах сухопутных местообитаний коэффициент взаимной общности локальных авифаун выше 60% или близок к этому значению, что свидетельствует об однородности авифауны каждого типа местообитаний.

Авифауна обследованных частей о-ва Итуруп, формирующаяся в системе общих зонально-ландшафтных, высотно-поясных и приморско-островных закономерностей, объединяет виды, экологически тесно связанные с лесной и кустарниковой растительностью, участками редколесий, кустарниково-луговыми, горно-каменистыми местообитаниями, озерно-речной сетью и морским побережьем. При этом специфика экологических условий в разных обследованных местообитаниях предопределяет закономерности пространственной дифференциации авифауны. Среди всех птиц, отмеченных на маршрутных учетах в 2022 г. ($n = 86$), по характеру пространственного распределения в пределах населяемых местообитаний мы выделили три категории: распространенные повсеместно ($n = 31$, 36% от зарегистрированных), распространенные локально ($n = 29$, 34%), встреченные точечно ($n = 26$, 30%).

Структура и пространственная дифференциация населения птиц

Плотность населения птиц в лесных местообитаниях разных частей о-ва Итуруп находится в интервале 335–1531 особей/км², в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий — 644–1292 особей/км², в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников — 340–675 особей/км², составляя в среднем, соответственно, — 785, 968, 518 особей/км² (табл. 1). Плотность населения птиц в аналогичных сухопутных древесно-кустарниковых и травянистых местообитаниях о-ва Уруп имеет сходные показатели: 420–902, в среднем — 610 особей/км² (Романов и др., 2022).

Плотность населения птиц на побережье и сопредельной морской акватории о-ва Итуруп 507–746, в среднем 607 особей/км², что сопоставимо с соответствующими показателями плотности населения птиц на о-ве Уруп: 321–685, в среднем — 536 особей/км² (Романов и др., 2022).

Коэффициенты сходства населения ниже уровня сходства соответствующих авифаун и в обследованных лесных местообитаниях ($n = 6$) о-ва Итуруп составили 19–48% (в большинстве случаев ($n = 9$) — выше 30%), мозаичных местообитаниях из леса и редколесий ($n = 2$) — 22%, мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников ($n = 4$) — в пределах 20–37%, морского побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) — в пределах 21–52%.

У многих видов птиц ($n = 22$), широко распространенных во всех обследованных сухопутных местообитаниях, повышенная концентрация выявлена лишь в одном из них. Например, установлено, что обилие большой горлицы, крапивника, золотистого дрозда, японской зарянки (*Larvivora*

akahige (Temminck)), синехвостки, пеночки-таловки (*Phylloscopus borealis* (J.H. Blasius)), черно-головой гаички, московки, поползня, большеклювой вороны максимально в лесных местообитаниях, обилие белопоясного стрижа, японской завирушки (*Prunella rubida* (Temminck et Schlegel)), бамбуковой широкохвостки, кедровки, урагуса, краснощекого снегиря, маскированной и сизой овсянок — в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий, черного коршуна, японского бекаса, охотского сверчка, китайской зеленушки — в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников (табл. 1).

В приморско-береговой полосе максимальное обилие демонстрировали не только водно-околоводные виды, но и некоторые исключительно сухопутные виды птиц. Камчатская трясогузка (*Motacilla lugens* Gloger) и соловей-красношейка в поисках корма концентрировались здесь в полосе густого разнотравья, а в верхней части высокого скалистого берегового обрыва располагались жилые гнездовые колонии восточного воронка. Полоса концентрации полевого жаворонка (*Alauda arvensis* L.) и гольцового конька (*Anthus rubescens* (Tunstall)) охватывала не только песчаные и травянистые участки морского берега, но и сопредельные мозаичные местообитания из высокотравья и зарослей кустарников.

Характерно неравномерное размещение большинства видов птиц в пределах каждого из обследованных местообитаний. Например, в лесных массивах разных частей о-ва Итуруп ($n = 6$) обилие перепелятника $0.2\text{--}13.3$ особей/км², белопоясного стрижа — $6.7\text{--}144.0$, пеночки-таловки — $0.8\text{--}22.0$, большеклювой вороны — $2.3\text{--}51.7$, урагуса — $0.8\text{--}30.0$ особей/км². В обследованных пунктах ($n = 4$) с господством высокотравья и зарослей кустарников обилие бамбуковой широкохвостки — $5.0\text{--}78.6$ особей/км², китайской зеленушки — $4.7\text{--}167.8$, на разных прибрежно-морских участках ($n = 3$) обилие каменушки — $2.6\text{--}20.0$, чернохвостой чайки — $3.4\text{--}90.0$ особей/км².

Существенная амплитуда показателей обилия видов, вероятно, обусловлена как спецификой экологических условий на локальных участках местообитаний с разным уровнем привлекательности для птиц, так и высокой подвижностью значительной части всего населения птиц. Дело в том, что в период наших наблюдений наряду с некоторыми видами, которые еще насиживали кладки (большая горлица), выкармливали птенцов в гнездах (восточный воронка) или слетков вблизи от гнезд (бамбуковая широкохвостка), у абсолютного большинства птиц начались активные послегнездовые кочевки (черноголовая гаичка, ширококлювая мухоловка, чиж, маскированная овсянка) или шел осенний пролет (гумен-

ник, каменушка, черный коршун, камчатская трясогузка, гольцовый конек, полевой жаворонка).

Высокий уровень пространственно-временной динамики населения птиц подтвержден учетами на периодически повторявшемся модельном маршруте (длиной 8 км) по лесу у пос. Горячие Ключи. С 21 августа по 5 сентября 2022 г. плотность населения здесь в разные дни составляла $497\text{--}1214$ особей/км², а обилие японского бекаса, крапивника, золотистого дрозда, синехвостки, желтоголового короля, ополовника, поползня, соответственно, — $1.0\text{--}10.0$, $5.0\text{--}32.0$, $2.0\text{--}43.3$, $3.3\text{--}40.0$, $1.3\text{--}45.0$, $5.0\text{--}81.0$, $3.3\text{--}39.0$ особей/км². Появление основной массы кочующих особей разных видов, как правило, приурочено к разным календарным датам. При этом конфигурация графика многодневной динамики всего населения птиц в целом представляла собой комбинацию двух волн, соответственно, с двумя хорошо выраженными максимумами. Наиболее мощные всплески подвижности и обилия кочующих птиц проявились 25 августа и 5 сентября 2022 г. Связь повышения числа кочующих птиц с определенными метеорологическими параметрами или их сменой на о-ве Итуруп не выявлена, что, отличается, например, от характера осеннего пролета воробьеобразных (Passeriformes) на плато Путорана, где на фоне волнообразного изменения численности, все всплески миграционной активности совпадали с понижением температуры воздуха (Романов, 2003).

В населении птиц всех или почти всех обследованных в 2022 г. сухопутных местообитаний в числе доминантов или субдоминантов фигурировали 12 видов: большая горлица, белопоясный стриж, соловей-красношейка, бамбуковая широкохвостка, черноголовая гаичка, московка, кедровка, китайская зеленушка, чиж, урагус, маскированная и сизая овсянки.

В целом, в населении птиц обследованных сухопутных местообитаний ($n = 3$) численно доминируют 8 видов: в лесных местообитаниях черноголовая гаичка и московка, в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий белопоясный стриж, урагус, маскированная и сизая овсянки, в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников белопоясный стриж, гольцовый конек, китайская зеленушка, маскированная овсянка.

Среди субдоминантов наиболее многочисленны в лесных местообитаниях бамбуковая широкохвостка и ширококлювая мухоловка, в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий бамбуковая широкохвостка, в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников полевой жаворонка и урагус.

В населении птиц прибрежно-морских местообитаний о-ва Итуруп в числе доминантов или

наиболее многочисленных субдоминантов отмечены 11 видов, в том числе японский баклан, песочник-красношейка, тихоокеанская и чернохвостая чайки, камчатская трясогузка.

На некоторых участках охотского побережья о-ва Итуруп весьма многочисленные серокрылая и чернохвостая чайки образовывали плотные или дисперсные скопления, а камчатская трясогузка, гольцовый конек и полевой жаворонок — явно выраженные миграционные потоки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономическая структура всей выявленной в 2022 г. авифауны

В 2022 г. на о-ве Итуруп зарегистрировано 116 видов птиц, в т.ч. на маршрутных учетах 86 видов (табл. 1), вне учетов — 29 видов, 11 из которых мы наблюдали на открытой морской акватории на значительном удалении от берега острова. Об одном виде (черный журавль (*Grus monacha* Temminck)) получены достоверные опросные данные, подтверждающие его пребывание на острове (Барканова, Глушенко, 2023). Впервые для фауны острова нами зарегистрированы 2 вида: поручейник (*Tringa stagnatilis* (Bechstein)) и седой дятел. Поручейников неоднократно наблюдали 13–25 августа на окраине пос. Горячие Ключи. Не менее 10 групп по 3–4 особи кормились 21 августа в смешанных стайках с монгольскими зуйками в устье р. Пионерка, впадающей в Куйбышевский залив. Одиночный поручейник отмечен 3 сентября у устья р. Куйбышевка. Ранее для Сахалинской обл. этот вид куликов указывали в качестве мигрирующего вида только для о-ва Сахалин (Нечаев, 2005). Седой дятел зафиксирован 5 сентября по голосу на постоянном учетном маршруте в смешанном лесу у пос. Горячие Ключи. Ближайшие районы постоянного обитания этого вида расположены на островах Хоккайдо и Сахалин, а на Курильских о-вах он отмечен только на о-ве Шикотан в начале сентября 1948 г. (Гизенко, 1955). Таким образом, пополненный двумя новыми видами общий список видов о-ва Итуруп насчитывает теперь 225 видов (Нечаев, 2003; Редькин и др., 2021). Актуальна также информация о видах, находящихся на северном пределе своего ареала (вертишейка (*Jynx torquilla* L.), или регионально редких локально распространенных (большая белая цапля, средняя белая цапля (*Casmerodius intermedius* (Wagler)), черныш (*Tringa ochropus* L.), угод, пустельга (*Falco tinnunculus* L.), в т.ч. занесенных в Красную книгу Российской Федерации (2021) (белоспинный альбатрос (*Phoebastria albatrus* (Pallas)), скопа (*Pandion haliaetus* (L.)), орлан-белохвост, сапсан (*Falco peregrinus* (Tunstall)), черный журавль).

Зарегистрированный нами в 2022 г. на о-ве Итуруп весь комплекс видов ($n = 116$) составляет 51% всей авифауны о-ва Итуруп ($n = 225$) (Нечаев, 2003; Редькин и др., 2021) и 50% всей авифауны Южных Курильских о-вов ($n = 234$) (Нечаев, 1969; Нечаев, Гамова, 2009).

Показатель представленности общей авифауны о-ва Итуруп ($n = 225$) на всей обследованной в 2022 г. сухопутной территории (где в целом отмечено 80 видов) 31%, на всей обследованной в 2022 г. части побережья и сопредельной акватории (где в целом отмечен 61 вид) 18%.

Среди всех видов птиц ($n = 116$), отмеченных в 2022 г. на о-ве Итуруп, к гнездящимся и вероятно гнездящимся отнесены 71 вид (62%), к гнездящимся (вероятно гнездящимся) и наблюдавшимся при этом на кочевках или миграциях — 6 видов (5%), к кочующим или мигрирующим — 34 вида (29%), к залетным — 5 видов (4%).

Таксономическая структура всей авифауны ($n = 116$), выявленной на обследованной в 2022 г. части о-ва Итуруп, соответствует зональным и ландшафтным особенностям островных территорий Северной Пацифики, расположенных у восточных окраин Северной Евразии. В целом, она весьма сходна по всей обследованной в 2022 г. территории острова, и включает в себя 15 отрядов. По числу представленных видов преобладают воробьеобразные (Passeriformes) (42 вида, или 37%), ржанкообразные (Charadriiformes) (26 видов, или 22%), гусеобразные (Anseriformes) (11 видов, или 9%), буревестникообразные (Procellariiformes) (9 видов, или 8%), ястребообразные (Accipitriiformes) (7 видов, или 6%), суммарно составляющие 82%. Существенны таксономические различия в структуре авифауны, отражающие экологическую специфику прибрежно-морских местообитаний, где суммарно наиболее значимы ржанкообразные (31%), буревестникообразные (15%), гусеобразные (13%), и сухопутных биотопов, где наиболее значимы воробьеобразные (52%), ястребообразные (12%), ржанкообразные (12%).

Фаунистическая и эколого-географическая структура всей выявленной в 2022 г. авифауны

Южная часть Большой Курильской гряды, в т.ч. и о-в Итуруп, находятся на юго-восточной окраине Палеарктического фаунистического подцарства (Абдурахманов и др., 2014). Поэтому закономерно, что в зоогеографическом отношении оригинальность местной авифауны состоит в сочетании элементов, относящихся к 10 фаунистическим комплексам. Среди этих комплексов по числу представленных видов наиболее значимы дальневосточный островной ($n = 14$, 12%), китайский ($n = 14$, 12%), сибирский ($n = 14$, 12%), пацифический ($n = 13$, 11%), суммарно составляющие

47%, а также широкораспространенные виды ($n = 46$, 41%).

Весьма специфичны дальневосточные островные виды, центр становления которых связан с Дальним Востоком, а современный ареал частично или полностью (в разных комбинациях) охватывает п-ов Камчатку, о-в Сахалин, Курильские и Японские о-ва. Среди них: 1 — охотские виды: тихоокеанская чайка, сахалинский (*Locustella amnicola* (Stepanyan)) и охотский сверчки, камчатская трясогузка распространены преимущественно вокруг Охотского моря — на о-ве Хоккайдо, о-ве Сахалин, Курильских о-вах, иногда на п-ове Камчатка, местами на материковом побережье; 2 — японские виды: японский баклан, японский бекас, малый острокрылый дятел, бамбуковая широкохвостка, японская зарянка, японская завирушка, японский сорокопут (*Lanius bucephalus* Temminck et Schlegel), населяют Японские о-ва, проникая на Курилы, о-в Сахалин и Корейский п-ов; 3 — охотско-японские виды: золотистый дрозд, краснощекий снегирь, маскированная и сизая овсянки гнездятся в Центральной и Северной Японии, но не проникают далеко к югу и на Корейский п-ов; к северу распространены на большей части о-в Сахалин и Курильских о-вах, иногда достигая Камчатки (сизая овсянка).

В пацифический комплекс входят черноногий (*Phoebastria nigripes* (Audubon)), темноспинный (*Phoebastria immutabilis* (Rothschild)) и белоспинный альбатросы, бледноногий буревестник (*Ardenna carneipes* (Gould)), а также значительное число видов ($n = 13$), генетически более определено связанных с Северной Пацификой: берингов баклан, краснолицый баклан (*Phalacrocorax urile* (J.F. Gmelin)), серокрылая чайка (*Larus glaucescens* Naumann), большая конюга (*Aethia cristatella* (Pallas)), тупик-носорог (*Cerorhinca monocerata* (Pallas)), топорок (*Fratercula cirrhata* (Pallas)), сизая качурка (*Oceanodroma furcata* (J.F. Gmelin)). Детализация пацифического комплекса позволяет также выделить чернохвостую чайку, связанную с Северо-Западной Пацификой, и тонкоклювого буревестника (*Ardenna tenuirostris* (Temminck)), связанного с Южной Пацификой.

Менее значимы в авифауне о-ва Итуруп представители арктического ($n = 7$, 6%) типа фауны. Еще меньше на облик авифауны о-ва Итуруп влияют сибирско-американские ($n = 3$, 2%), тибетские ($n = 1$, 1%) виды и виды, происхождение которых связано с океанами северного полушария ($n = 3$, 2%) — глупыш (*Fulmarus glacialis* (L.)), северная качурка (*Oceanodroma leucorhoa* (Vieillot)), тонкоклювая кайра (*Uria aalge* (Pontoppidan)), или южного полушария ($n = 1$, 1%): серый буревестник (*Ardenna grisea* (J.F. Gmelin)). Суммарная доля этих видов, в целом играющих второстепенную роль в местных сообществах птиц, не превышает

12%. При этом некоторые из них, например, арктический вид песочник-красношейка появляются в большом числе на морском побережье о-ва Итуруп в период осенней миграции.

Ландшафтная структура о-ва Итуруп по сравнению с прочими островами Курильской островной дуги отличается высокой сложностью. Здесь отмечаются наивысшие показатели ландшафтного разнообразия (Ганзей, 2010), формируется довольно “пестрая ландшафтно-биотопическая мозаика”, привлекающая птиц с существенно различающимися требованиями к экологическим параметрам местообитаний. Это предопределяет качественное разнообразие авифауны по сочетанию формирующих ее экологических групп: сухопутных ($n = 80$, 69%), водно-околоводных видов внутренних водоемов ($n = 16$, 14%), морских ($n = 20$, 17%).

На обследованном в 2022 г. побережье о-ва Итуруп и сопредельной акватории зарегистрировано 21 вид морских птиц и 16 видов, экологически связанных с морскими местообитаниями в определенные периоды своего жизненного цикла. Суммарно этот комплекс видов ($n = 37$) составляет 40% от общего списка морской авифауны Дальнего Востока России ($n = 91$) (Артюхин, Бурканов, 1999; Нечаев, Гамова, 2009; Морские ключевые ..., 2016).

Прибрежные местообитания о-ва Итуруп и сопредельные морские акватории привлекают пролетные широкораспространенные (кряква, чирок-свистун, свиязь, шилохвость, поручейник) и тундровые виды (гуменник, песочник-красношейка, чернозобик, малый веретенник (*Limosa lapponica* (L.)), круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* (L.)), короткохвостый поморник (*Stercorarius parasiticus* (L.)), виды, экологически тесно связанные с морской средой обитания во внегнездовой период (каменушка, горбоносый турпан (*Melanitta deglandi* (Bonaparte)), длинноносый крохаль, восточносибирская чайка (*Larus vegae* (Palmen))), а также настоящие морские виды птиц (японский, берингов и краснолицый бакланы, тихоокеанская и чернохвостая чайки, моевка, тупик-носорог, топорок).

В море на расстоянии 2–5 км от побережья зарегистрированы черноногий, белоспинный и темноспинный альбатросы, глупыш, тонкоклювый и серый буревестник, тонкоклювая кайра, северная и сизая качурки, большая конюга. Вероятно, в открытом море встречается также бледноногий буревестник, что подтверждает находка погибшей особи на морском берегу.

Горную специфику авифауны о-ва Итуруп определяют виды ($n = 9$, 10%), экологически тесно связанные с сухопутными или водно-околоводными элементами альпинотипного ландшафта на всем пространстве своего ареала (каменуш-

ка, гольцовый конек) или значительной его части (монгольский зуек, сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes* (Vieillot)), белопоясный стриж, горная трясогузка (*Motacilla cinerea* Tunstall), бурая оляпка (*Cinclus pallasii* (Temminck)), синехвостка, соловей-красношейка).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получена, обобщена и проанализирована подробная оригинальная информация о современном характере ландшафтно-экологического размещения птиц о-ва Итуруп. Представлены ранее неизвестные данные по фауне и структуре населения птиц.

Структура авифауны о-ва Итуруп соответствует ландшафтно-экологическим особенностям островных территорий, расположенных у восточных окраин Северной Евразии, а качественная однородность всех обследованных местообитаний обусловлена повсеместным преобладанием представителей одних и тех же отрядов, фаунистических комплексов и экологических групп. В частности, в каждом из трех обследованных типов сухопутных местообитаний коэффициент взаимной общности локальных авифаун близок к 60% или выше.

Зарегистрированный в 2022 г. на о-ве Итуруп комплекс видов ($n = 116$) составляет 51% всей авифауны о-ва Итуруп и 50% авифауны Южных Курильских о-вов. Комплекс формируется представителями 15 отрядов с преобладанием воробьеобразных (37%), ржанкообразных (22%), гусеобразных (9%), буревестникообразных (8%), ястребообразных (6%), суммарно составляющих 82%. В авифауне обследованной части о-ва Итуруп гнездящиеся и вероятно гнездящиеся виды составляют 67%.

Зоогеографическая оригинальность местной авифауны обусловлена сочетанием элементов дальневосточного островного, китайского, сибирского, пацифического фаунистических комплексов, сибирско-американских и широко распространенных видов, а также японских островных эндемиков. Авифауна о-ва Итуруп, формирующаяся в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей, объединяет экологические группы морских ($n = 20$) и сухопутных ($n = 80$), в т.ч. горных ($n = 9$), видов. Среди последних — экологически тесно связанные с сухопутными или водно-околоводными элементами альпинотипного ландшафта на всем пространстве своего ареала или значительной его части.

Повышенное разнообразие экологических условий на о-ве Итуруп предопределяет закономерности пространственной дифференциации фауны и населения птиц. По данным маршрутных учетов, на о-ве Итуруп выявлены виды, распространен-

ные: повсеместно ($n = 31$, 36%), локально ($n = 29$, 34%), точечно ($n = 26$, 30%).

Характерно неравномерное размещение большинства видов птиц в пределах каждого из местообитаний, охваченных маршрутными учетами. В лесах выявлена существенная амплитуда ежедневных показателей обилия видов, обусловленная высокой подвижностью значительной части всего населения птиц в период активных послегнездовых кочевок или осеннего пролета.

Показатель представленности общего списка видов ($n = 86$), зарегистрированных на учетах 2022 г., в отдельных обследованных лесных местообитаниях ($n = 6$) 17–48% (в большинстве случаев ($n = 4$) — выше 36%), в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий ($n = 2$) — 22–39%, в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников ($n = 4$) — 26–36%, в местообитаниях побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) 14–31%.

Локальные авифауны в прибрежно-морских местообитаниях ($n = 3$) насчитывают 41 вид, в лесных ($n = 6$) — 55, в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий ($n = 2$) — 37, в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников ($n = 4$) — 46 видов, при плотности населения, соответственно, 588, 813, 968, 533 особей/км².

Средний показатель плотности населения птиц в сухопутных древесно-кустарниковых и травянистых местообитаниях (757 особей/км²) о-ва Итуруп превышает соответствующий показатель на побережье и сопредельной морской акватории (607 особей/км²).

В населении птиц сухопутных местообитаний, обследованных на маршрутных учетах, в числе доминантов или субдоминантов 12 видов: большая горлица, белопоясный стриж, соловей-красношейка, бамбуковая широкохвостка, черноголовая гаичка, московка, кедровка, китайская зеленушка, чиж, урагус, маскированная и сизая овсянки. В лесах численно доминируют черноголовая гаичка и московка, в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий — белопоясный стриж, урагус, маскированная и сизая овсянки, в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников — белопоясный стриж, гольцовый конек, китайская зеленушка, маскированная овсянка. Среди субдоминантов наиболее многочисленны в лесах бамбуковая широкохвостка и ширококлювая мухоловка, в мозаичных местообитаниях из леса и редколесий — бамбуковая широкохвостка, в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников — полевой жаворонок и урагус.

Среди доминантов или наиболее многочисленных субдоминантов в населении птиц прибрежно-морских местообитаний — 11 видов, в т.ч. японский баклан, песочник-красношейка, тихо-

океанская и чернохвостая чайки, камчатская трясогузка.

В открытых морских акваториях местами обычны горбоносый турпан, черноногий и темнопинный альбатросы, глупыш и тонкоклювый буревестник.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Министерству обороны Российской Федерации и Русскому географическому обществу за организацию экспедиции. Исследование выполнено в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды” и гостемы: “Таксономический и биохорологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического разнообразия” номер ЦИТИС-121032300105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г.М., Мяло Е.Г., Огурева Г.Н., 2014. Биогеография: учебник для студентов учреждений высшего образования. М.: Академия. 448 с.
- Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., 1999. Морские птицы и млекопитающие Дальнего Востока России: полевой определитель. М.: изд-во АСТ. 224 с.
- Атлас Курильских островов, 2009. / Российская академия наук. Институт географии РАН, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН. М.; Владивосток: ИПЦ “ДИК”. 516 с.
- Баркалов В.Ю., 2009. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. 468 с.
- Барканова Е.Н., Глущенко Ю.Н., 2023. О новых и редких птицах острова Итуруп (Курильские острова): материалы 2022 года // Русский орнитологический журнал. Т. 32. Экспресс-выпуск № 2264. С. 173–180.
- Воробьев К.А., 1947. Материалы к орнитофауне Курильских островов // Доклады АН СССР. Новая серия. Т. 57. № 4. С. 413–416.
- Воробьев Д.П., 1963. Растительность Курильских островов. М. Л.: Изд-во АН СССР. 92 с.
- Ганзей К.С., 2009. Ландшафтная типология Курильских островов // Вестник ДВО РАН. № 4. С. 153–159.
- Ганзей К.С., 2010. Ландшафты и физико-географическое районирование Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. 214 с.
- Гизенко А.И., 1955. Птицы Сахалинской области. М.: АН СССР. 328 с.
- Кишинский А.А., 1988. Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука. 288 с.
- Коблик Е.А., 2001. Разнообразие птиц (по материалам Зоологического музея МГУ), ч. 1–4. М.: изд-во МГУ. Ч. 1, 384 с., Ч. 2, 396 с., Ч. 3, 358 с., Ч. 4, 380 с.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю., 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 171 с.
- Красная книга Российской Федерации, 2021. Том “Животные”. 2-е издание. М.: ФГБУ “ВНИИ Экология”. 1128 с.
- Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России, 2016. Под ред. Ю.Б. Артюхина. М. РОСИП. 136 с.
- Наумов Р.Л., 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМПИТМ им. Е.И. Марциновского. 19 с.
- Нечаев В.А., 1969. Птицы Южных Курильских островов. Л.: Наука, Ленинградское отделение. Л. 246 с.
- Нечаев В.А., 2003. Птицы острова Итуруп (Курильские острова) // Вестник Сахалинского музея. № 1 (10). С. 297–306.
- Нечаев В.А., 2005. Обзор фауны птиц (Aves) Сахалинской области // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 246–327.
- Нечаев В.А., Гамова Т.В., 2009. Птицы Дальнего Востока России (аннотированный каталог). Владивосток: Дальнаука. 564 с.
- Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск. С. 66–75.
- Редькин Я.А., Коблик Е.А., Мосалов А.А., Ганицкий И.В., Цветков А.В. и др., 2021. Материалы по фауне и систематике птиц острова Итуруп по результатам исследований 2004 и 2019 годов // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Экспресс-выпуск № 2022. С. 83–128.
- Романов А.А., 2003. Орнитофауна озерных котловин запада плато Путорана. М. 144 с.
- Романов А.А., Мелихова Е.В., Зарубина М.А., 2019. Птицы гор Северной Азии: итоги исследований 2010–2018 гг. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М.: Изд-во МГУ. 240с.
- Романов А.А., Коблик Е.А., Редькин Я.А., Кожемякина Р.В., Яковлев В.О., Мурашев И.А., 2021. Ландшафтно-экологическая дифференциация фауны и населения птиц острова Уруп (Большая Курильская гряда) // Сибирский экологический журнал. № 2. С. 127–143.
- Справочник по климату. Сахалинская область, 1970. Вып. 34. Ч. 1. 272 с.
- Штегман Б.К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики / Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Выпуск 2. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 157 с.
- Bergman S., 1935. Zur Kenntnis Nordostasiatischer Vogel. Ein Beitrag zur Systematik, Biologie und Verbreitung der Vogel Kamtschatkas und der Kurilen. Stockholm. 268 p.
- The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance, 1997. Hagemmeijer W.J.M., Blair M.J., eds. London: T&A D Poyser Publ. 903 p.

ANALYSES OF THE AVIFAUNA AND BIRD POPULATIONS OF THE ISLAND OF ITURUP, GREAT KURIL ISLANDS

A. A. Romanov^{1, *}, E. A. Koblik^{2, **}, P. A. Smirnov^{2, *}, A. A. Vinogradov^{3, ****},
Ya. A. Red'kin^{2, 4, *****}, D. R. Zhigir^{2, *****}**

¹*Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

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

³*Faculty of Biology, Tver State University, Tver, 170001 Russia*

⁴*Institute of Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia*

**e-mail: putorana05@mail.ru*

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

****e-mail: dryocopus@rambler.ru*

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

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

******e-mail: di.nucifraga@gmail.com*

Ecological patterns in the formation of the avifauna and bird populations of the Iturup Island were analyzed. Route counts were used along transects of unlimited width. As many as 116 bird species were registered, including 36% revealed to be ubiquitous, another 34% local and further 26% highly local. 71 species were shown to nest. The taxonomic structure of the avifauna, represented by species from 15 orders, corresponded to the zonal and landscape features of the island's territories located at the eastern margins of northern Eurasia. Passeriformes (37%), Charadriiformes (22%), Anseriformes (9%), Procellariiformes (8%) prevailed. The zoogeographic peculiarity of the local avifauna was a combination of elements of the Far Eastern island, Pacific, Siberian and Chinese faunistic complexes, some Siberian-American and widespread species, as well as Japanese island endemics. The avifauna around the Iturup Island, formed by a system of general zonal-landscape and altitudinal-belt patterns, united ecological groups of marine and land species, including montane ones ($n = 9$). Local avifauna in coastal marine habitats included 41 species, vs 55 in forests, 37 in light forests, and 46 in tall grasses, the population density being 607, 785, 968, 518 individuals/km², respectively. The similarity coefficients for the populations of forest habitats were 19–48%, vs 22% for light forests, 20–37% for tall grasses, while in the sea coast and adjacent water areas they amounted to 21–52%. The populations of terrestrial habitats were dominated by the Oriental Turtle-dove, the Pacific Swift, the Siberian Rubythroat, the Japanese Bush-warbler, the Marsh Tit, the Coal Tit, the Eurasian Nutcracker, the Oriental Greenfinch, the Eurasian Siskin, the Long-tailed Rosefinch, the Masked Bunting, and the Grey Bunting. The populations of the coast and adjacent sea area were dominated by the Japanese Cormorant, the Rufous-necked Stint, the Slaty-backed Gull, the Black-tailed Gull, and the Black-backed Wagtail. In open sea areas, the most common were the White-winged Scoter, the Black-footed and Laysan albatrosses, the Northern Fulmar, and the Short-tailed Shearwater.

Keywords: ecology, species diversity, zoogeography, land, sea, Russian Far East

УДК 574.34, 598.288.7

ОТ НАБЛЮДЕНИЙ ЗА ПОПУЛЯЦИЯМИ К ОЦЕНКЕ ИХ СОСТОЯНИЯ: ОПЫТ КОМПЛЕКСНОГО ИЗУЧЕНИЯ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*, MUSCICAPIDAE, PASSERIFORMES)

© 2023 г. В. Г. Гриньков^{a, b, *}, Х. Штернберг^{c, **}

^aБиологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

^bБиологический институт Томского государственного университета,
проспект Ленина, д. 36, Томск, 634050 Россия

^cРабочая группа по орнитологическим популяционным исследованиям Брауншвейга,
Брауншвейг, 38104 Германия

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

**e-mail: helmut.sternberg@t-online.de

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 07.05.2023 г.

Принята к публикации 23.05.2023 г.

Представлены оценки демографических параметров западносибирской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) — одного из модельных видов в популяционной экологии птиц. Характеристики популяции были получены в результате анализа данных 22-летнего непрерывного мониторинга гнездовой группировки особей в естественных местообитаниях на юго-востоке Западной Сибири (Томская область). Для оценки демографических показателей использованы таблицы дожития, вероятностные модели и матричные модели динамики популяции. Комплексное исследование популяционных характеристик позволило наглядно продемонстрировать степень расхождения в оценке демографических параметров, получаемых разными методами, и провести сравнение полученных оценок в настоящем исследовании с результатами других работ. Установлено, что в среднем птенцы доживали до вылета из гнезда в 87.6% случаях от числа всех попыток размножения. В статичном возрастном распределении самок на долю иммигрантов приходилось около 41.7% особей, резиденты составляли 25.3%, а автохтоны — 33%. Соотношение иммигрантов, резидентов и автохтонов у самцов в гнездовой период 30.8, 25.3 и 43.9%, соответственно. Среди автохтонов максимальный возраст самок 7 лет, самцов 8 лет. Среди резидентов самки доживали до возраста $x + 7$ лет, а самцы — до возраста $x + 5$ лет. Видимая выживаемость автохтонов, как самцов, так и самок, примерно одинакова. Этот показатель был наиболее высок у годоводков (0.54) и постепенно снижался с увеличением возраста особей. Видимая выживаемость самок неизвестного происхождения соответствует видимой выживаемости самцов-автохтонов. Самки неизвестного происхождения выделяются самой низкой видимой выживаемостью. Возраст первого гнездования птиц мог меняться от одного до шести лет. По данным кольцевания, доля самцов, гнездящихся с первого года жизни, составляет 68.9%, доля самок — 59.9%. Из выживших и вернувшихся на контролируемые участки птиц среди особей в возрасте одного года к гнездованию приступают только 39.2% самок-первогодков и 46.3% самцов-первогодков; среди особей в двухлетнем возрасте — 66.9% самок-второгодков и 71.1% самцов-второгодков. Доля птиц, вернувшихся в район рождения, составила 11.1% как у самцов, так и у самок. Самки в течение жизни производят в среднем 9.1 слетка, самцы — 9.6 слетка. Минимальная ожидаемая средняя продолжительность жизни у слетков — 1.2–1.49 и 1.2–1.62 года, максимальный показатель у особей, доживших до одного года, — 1.94 и 1.96 года, соответственно, для самцов и для самок. Продолжительность поколения мухоловки-пеструшки в западносибирской популяции 3.13–3.32 и 3.18–3.39 года, соответственно, для самцов и самок. Анализ чувствительности и эластичности конечной скорости роста на основе построенной проекционной матрицы продемонстрировал, что ключевую роль в воспроизводстве популяции играет выживаемость ювенильных и половозрелых особей в возрасте одного и двух лет. Демографические характеристики, полученные для популяции мухоловки-пеструшки в естественных местообитаниях на юго-востоке Западной Сибири, и матричная модель динамики популяции, построенная на их основе, могут быть использованы для сравнения состояния популяций, обитающих как в ненарушенных, так и в измененных экосистемах в разных частях ареала.

Ключевые слова: мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*, состояние популяции, демографические параметры, матричная модель, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513423080056, EDN: VIYIQD

Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) в настоящее время стала одним из важных модельных объектов в разнообразных биологических науках, включая популяционную экологию (Зимин, 1988; Паевский, 1985; Соколов, 1991; Newton, 1989), благодаря заселению искусственных гнездовий, высокой численности вида, его широкому распространению и высокой толерантности особей к беспокойству со стороны человека. Птицы обитают в смешанных и лиственных лесах, гнезда устраивают в естественных укрытиях (дуплах других видов птиц, морозобойных трещинах в стволах деревьев, полостях от сгнивших сучьев и т.п.); весьма охотно строят гнезда в искусственных укрытиях (гнездовых домиках), предпочитая их естественным. В период гнездования птицы сравнительно легко переносят отлов и различные манипуляции (кольцевание, измерения морфологических признаков, взятие проб биоматериалов и т.п.) не только во время выкармливания птенцов, но даже во время откладывания и насиживания яиц. Простым размещением в лесу искусственных укрытий для гнезд можно создать любую требуемую по численности группировку птиц для ее изучения и проводить это изучение с минимальным ущербом для популяций изучаемого вида.

Подавляющее число исследований разных аспектов популяционной биологии мухоловки-пеструшки выполнены в европейской части ее гнездового ареала. На основе обобщения литературных данных и результатов собственных работ ученых опубликованы отдельные книги, посвященные этому виду (Артемьев, 2008; Lundberg, Alatalo, 1992). Популяционные исследования мухоловки-пеструшки на обширном пространстве восточнее Урала в целом фрагментарны. На этой территории получены сведения о проценте возврата птиц в районы рождения и гнездования, путях осенней миграции, сроках весеннего прилета, системах спаривания (Гашков, 2003, 2003а; Гашков, Бланк, 2003; Chernetsov et al., 2008). Для нескольких обитающих здесь популяций были рассчитаны также средние значения некоторых демографических характеристик, причем многие из этих оценок были получены для группировок птиц, гнездившихся в антропогенных (городских) или техногенно загрязненных экосистемах (Куранов, 2018).

Цель настоящей публикации – оценка наиболее важных демографических параметров западносибирской популяции мухоловки-пеструшки, гнездящейся в искусственных укрытиях в естественном местообитании, на основе детального анализа многолетних данных по биографиям индивидуально меченных особей. Для оценки некоторых характеристик состояния популяции, наряду с традиционными методиками (построение таблиц дожития, вероятностные модели), нами использованы матричные модели динамики по-

пуляции с дискретной структурой. Работа наглядно демонстрирует степень расхождения в оценке популяционных характеристик, получаемых разными методами. В целом, исследования, сравнимые с нашими по объему полученных данных и набору использованных подходов, в азиатской части гнездового ареала мухоловки-пеструшки нам неизвестны. Сведения, приводимые в настоящей публикации, могут быть использованы для сравнения состояния популяций в разных частях ареала мухоловки-пеструшки и популяций, обитающих на измененных (трансформированных) территориях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Место проведения исследований

Результаты, представленные в настоящей публикации, были получены в ходе долговременных исследований мухоловки-пеструшки, начатых в 2001 г. В 13 км южнее Томска (56°21' N, 84°56' E) для привлечения птиц мы размещали искусственные гнездовья на разных по площади участках леса. Участки располагались на правом берегу р. Томь, покрытом смешанным лесом, характерным для подзоны осиново-березовых лесов таежной зоны Западной Сибири. Лес в основном состоял из осины (*Populus tremula*) и березы (*Betula* sp.). Здесь также встречались ель (*Picea abies*), сибирская пихта (*Abies sibirica*) и сосна (*Pinus sylvestris*).

Число искусственных гнездовий менялось от года к году. В 2001 и 2002 годах мы контролировали всего 200 гнездовых домиков, располагавшихся на основном участке площадью ~ 20 га (экспериментальная и контрольная площадки по ~ 10 га каждая) (Grinkov et al., 2022). В 2003 г. были заложены две дополнительные площадки площадью ~5 га каждая на расстоянии ~ 1.2–1.3 км к югу и северу от основного участка (“Южная” и “Северная” площадки, насчитывающие по 50 искусственных укрытий для гнезд каждая). С 2003 по 2007 год мы увеличили плотность развески гнездовых домиков на экспериментальной площадке в 1.8 раза, так что в эти годы под контролем находилось 381 искусственное гнездовье. Начиная с 2008 г., плотность развески была возвращена на стандартный уровень – 10 гнездовых домиков/га. С 2008 по 2009 годы под контролем находилось всего 300 гнездовых домиков. В 2010 г. лес, в котором располагалась “Южная” площадка, был вырублен, поэтому, начиная с 2010 г. и по настоящее время, мы контролировали 250 гнездовых домиков. По форме участки леса с размещенными искусственными гнездовьями напоминали четырехугольники или сложной формы многоугольники (Grinkov et al., 2018, 2020, 2022). Расстояние между искусственными укрытиями для гнезд на всех площадках составляло примерно 30 м, за ис-

ключением экспериментальной площадки в годы с увеличенной плотностью развески. На экспериментальной площадке в годы с высокой плотностью искусственных укрытий расстояние между гнездовыми домиками было ~ 20 м. Карту места проведения исследований и более подробное его описание можно найти в наших публикациях (Grinkov et al., 2018, 2020, 2022).

Плотность гнездования мухоловки-пеструшки в районе наших исследований в естественных местообитаниях оценивается в 0.28 пар/га (Куранов, 2018). В целом, в лесах разного типа подтаежной подзоны Западной Сибири естественная плотность гнездования вида варьирует от 0.07 до 0.32 пар/га (Куранов, 2018).

Объект исследований

Мухоловка-пеструшка – небольшая, весом ~12 г, насекомоядная мигрирующая птица. Вид гнездится в Евразии и зимует в субэкваториальной Африке (Артемьев, 2008; Lundberg, Alatalo, 1992). Гнездовой ареал вида простирается от Испании на западе до Енисея на востоке, причем самые восточные популяции имеют тенденцию расширять ареал дальше на восток: в некоторые годы мухоловок-пеструшек наблюдали в окрестностях Братска (Натыканец, 2019, 2022). Птицы размножаются один раз в год. Если первая попытка размножения оказалась неуспешной (например, из-за хищников), птицы пытаются гнездиться повторно. Самцы находят места для гнезд, охраняют территорию вокруг укрытия и привлекают самок. Самки строят гнезда и насиживают кладку (Артемьев, 2008; Lundberg, Alatalo, 1992). Полная кладка в среднем насчитывает шесть–семь яиц. Самец и самка вместе выкармливают примерно пять–шесть птенцов (Артемьев, 2008; Куранов, 2018; Järvinen, 1989; Sanz, 1997). Доминирующая система спаривания у мухоловки-пеструшки – социальная моногамия в каждом сезоне гнездования. Особи, живущие несколько лет, как правило, меняют партнера (серийная моногамия). Некоторые особи вступают в полигамные взаимоотношения (факультативная полигамия). Доля социально моногамных пар в различных популяциях редко бывает меньше 80–90% (Артемьев, 2008).

Мухоловка-пеструшка принадлежит к видам с относительно коротким жизненным циклом. Максимальная продолжительность жизни птиц в большинстве популяций не превышает восьми лет, при этом подавляющее большинство особей живут не более четырех лет. Половая зрелость у птиц наступает в возрасте около года, но часть особей может приступать к размножению только в возрасте от двух до шести лет (Sternberg, 1989; Sternberg et al., 2002; Артемьев, 2008; Both et al., 2017; Grinkov, Sternberg, 2018). Единогласного представления о том, как ведут себя особи, впервые обна-

руживаемые на гнездовании в возрасте 2–6 лет в локальной группировке, пока не существует (Артемьев, 2008). В нашем исследовании мы присоединяемся к тем авторам, которые считают, что в репродуктивный период подавляющее большинство этих птиц находятся на территории гнездования исследуемой популяции и не гнездятся где бы то ни было (excluded from reproduction) (Лихачёв, 1955; Чаун, 1958; Sternberg, 1989; Sternberg et al., 2002; Both et al., 2017; Grinkov, Sternberg, 2018). Следовательно, способность птиц войти в репродуктивную часть популяции будет вносить основной вклад в возрастную вариацию вероятности отлова, оцениваемую в программе MARK (см. ниже). Возрастная вероятность отлова, по нашему мнению, служит хорошим и достаточно точным показателем доли не размножающихся птиц в популяции. Очевидно, однако, что какое-то незначительное количество птиц может гнездиться за пределами контролируемого участка, а потом возвращаться сюда (например, Высоцкий, 2000). Поэтому получаемые оценки доли не размножающихся птиц в виде возрастной вероятности отлова стоит воспринимать как верхнюю (максимальную) границу этого показателя.

Связи птиц с территорией гнездования и рождения

Степень привязанности птиц к определенной территории решающим образом влияет на способы оценки демографических характеристик популяции и их интерпретацию. В европейской части ареала мухоловки-пеструшки связи птиц с территорией гнездования и рождения изучены достаточно хорошо (Артемьев, 2008; Соколов, 1991). В период привлечения самки самцы фактически охраняют лишь собственно укрытие для будущего гнезда, защищая территорию радиусом примерно 15 м вокруг гнезда. В период насиживания яиц и выкармливания птенцов в гнезде большинство птиц в качестве кормового участка использует ближайшие окрестности гнезда в радиусе 50 м от него (Артемьев, 2008). После вылета птенцов из гнезд в период вождения выводков птицы могут использовать большие территории радиусом до 1 км от места расположения оставленного гнезда (Артемьев, 2008).

Основное расселение птиц (вне зависимости от пола) происходит в течение первых двух месяцев после рождения. У мухоловки-пеструшки происходит запечатление (импринтинг) территории будущего гнездования. В этот район птицы будут стремиться вернуться после первой зимовки. Запечатление будущей территории гнездования у мухоловки-пеструшки происходит в возрасте 35–50 дней в период ювенильной дисперсии до осенней миграции (Соколов, 1991). В этом возрасте птицы могут оказаться на расстоянии нескольких километров от места рождения, а не-

которые из них — на расстоянии нескольких десятков километров (Соколов, 1991) и выйдут тем самым из-под контроля исследователя.

Масштабы гнездовой дисперсии половозрелых особей в целом значительно меньше, чем масштабы natalной дисперсии (Артемьев, 2008; Соколов, 1991). В большинстве популяций 50% самцов не уходят далее 100–300 м от места прежнего гнездования, а 50% самок не уходят далее 100–500 м. Как правило, 90% самцов и 74% самок не покидают территорию участка радиусом 1 км вокруг прежнего гнезда (Артемьев, 2008). Таким образом, половозрелые самцы мухоловки-пеструшки отличаются очень высокой степенью привязанности к району размножения (Артемьев, 2008; Berndt, Sternberg, 1969). В разных частях ареала подавляющее большинство выживших самцов возвращается на места прежнего гнездования в течение последовательных репродуктивных циклов (Артемьев, 2008; Berndt, Sternberg, 1969). Половозрелые самки менее консервативны в выборе мест для гнездования. Их возврат на места прежнего гнездования и дальность переселения в большей степени зависят от конкретной экологической обстановки в предгнездовой период и от успешности гнездования на данной территории (Артемьев, 2008; Berndt, Sternberg, 1969).

Отлов и мечение птиц

В течение гнездового периода мы проверяли каждый гнездовой домик один раз в пять дней, чтобы зафиксировать дату начала кладки, число яиц в полной кладке, размер выводка и количество успешно вылетевших птенцов. Идентификация и кольцевание особей проводились при их отлове. В течение сезона размножения почти все самки были отловлены два раза. В первый раз их отлавливали на 7–9-й день насиживания кладки, а во второй раз — когда они кормили 9–11-дневных птенцов. Самцов отлавливали преимущественно при кормлении 9–11-дневных птенцов. Для отлова птиц мы использовали небольшие активные и пассивные ловушки, которые устанавливали внутри гнездового домика. Применявшиеся нами ловушки принципиально не способны сами по себе нанести какой-либо вред птицам.

Для мечения и последующей индивидуальной идентификации особей мы использовали стандартные открытые алюминиевые кольца, которые закрепляли (закрывались) на цевке птицы с помощью специальных пассатижей. Кольца надевали на птенцов в возрасте 9–11 дней.

Объем материала, его статистическая обработка, терминология

С 2001 по 2022 гг. мы проследили судьбу 4381 гнезда, 2621 самки (4076 отловов) и 2342 сам-

цов (3603 отлова). Мы окольцевали 22852 птенца, из которых 1669 особей впоследствии гнездились на контролируемых участках (755 самок и 914 самцов). Мы называем гнездом или попыткой гнездования только те случаи, когда самки откладывали хотя бы одно яйцо. Мы считали попытку гнездования успешной (результативной), если из гнезда вылетал хотя бы один птенец. Автохтонами мы называем птиц, окольцованных на контролируемых площадках птенцами, т.е. птиц известного происхождения, выращенных родителями на исследуемых участках. Возраст птенцов (слетков) принимался равным нулю (Grant, Grant, 1992). Возраст автохтонов второго календарного года жизни обозначали 1 (возможное первое гнездование, первогодок), автохтонов третьего календарного года — 2 (возможное второе гнездование, второгодок) и т.д. Птицами неизвестного происхождения, или аллохтонами, мы называем всех половозрелых птиц, впервые пойманных и окольцованных взрослыми на гнездах. Возраст таких птиц обозначали x (при первом отлове и кольцевании) и $x + n$, где $n = 1, 2, \dots, 7$, при отловах в последующие гнездовые сезоны. Среди птиц неизвестного происхождения различали иммигрантов — особей в возрасте x (в год первой поимки), а также резидентов — особей в возрасте $x + n$.

Все манипуляции с данными и расчеты на их основе проведены с использованием языка программирования для статистической обработки данных и работы с графикой, R (версия 4.1.1) (R Core Team, 2021), в среде RStudio (версия 2022.07.2 Build 576) (RStudio Team, 2022).

Для построения статичной возрастной структуры были использованы данные с 2005 по 2022 годы включительно, т.к. с 2001 по 2004 годы происходило формирование возрастных классов в исследуемой группировке птиц.

Для построения таблиц дожития (life tables) и историй встреч (encounter histories) особей были использованы данные по кольцеванию с 2001 по 2018 годы. Судьба птиц, окольцованных в 2018 г. и ранее, прослежена до 2022 г. Особи, окольцованные до 2019 г., практически перестали регистрироваться на контролируемых территориях: в 2022 г. встречено 4 самца (один резидент и 3 автохтона) и 4 самки (все автохтоны). Использование таблиц дожития позволяет сравнивать наши результаты с результатами подавляющего большинства предыдущих исследований, дают возможность представить первичные данные, в которые не вносились никакие коррекции, а также позволяют оценить степень территориальной консервативности птиц.

Для воробынообразных птиц характерно равное соотношение (1 : 1) самцов и самок среди птенцов (так называемое первичное соотношение полов) (Паевский, 2020). В тех популяциях мухоловки-пеструшки, в которых проводилась

подобная оценка, соотношение полов не отличалось от 1 : 1 (Slagsvold et al., 1986). Равное соотношение самцов и самок среди птенцов также обнаружено и в некоторых популяциях близкого вида мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*) (Hjernquist et al., 2009; Bowers et al., 2013). Поэтому для оценки различных демографических параметров мы также принимали равное соотношение полов среди птенцов в западносибирской популяции мухоловки-пеструшки.

Дожитие (l_x), стандартизированное число особей, доживших до определенного возраста (l_x , начальная численность 1000 особей), возрастная вероятность дожития (s_x , age specific survival rate) и кривые дожития ($\log_{10}(l_x)$, survivorship curve) рассчитывались стандартным образом на основе таблиц дожития (например, Grant, Grant, 1992). Возрастную вероятность дожития, s_x , в орнитологической литературе также часто называют процентом возврата (return rate), поскольку для открытых популяций s_x является результирующей произведения истинной выживаемости, вероятности возврата на гнездовую территорию (филопатрии) и вероятности обнаружения птицы исследователем.

Видимая возрастная выживаемость (ϕ_x , age specific apparent survival rate или local survival rate) и вероятность отлова (p_x , age specific encounter probability) рассчитывались на основе истории встреч особей в модели Кормака-Джолли-Себера (Cormack-Jolly-Seber, CJS) (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965) в пакете программ MARK (White, Burnham, 1999) с использованием библиотеки RMark (Laake, 2013). Истории встреч особей из каждой возрастной когорты за весь период наблюдений были объединены в единую когорту.

Сравнения возрастных классов между автохтонами и птицами неизвестного происхождения трудно проводить из-за гетерогенности состава всех групп аллохтонов (например, группа x может состоять из особей всех возрастов от одного до восьми лет). Иными словами, возрастные группы птиц неизвестного происхождения трудно соотнести с определенным возрастом автохтонов. Некоторое соответствие возрастных групп автохтонов и аллохтонов существует лишь в том смысле, что при переходе от более молодой группы к более старой среди аллохтонов увеличивается минимальный возраст членов группы (например, в группе $x + 1$ нет особей в возрасте одного года и т.д.). Поэтому истории встреч автохтонов для некоторых видов моделирования были трансформированы в истории встреч птиц неизвестного происхождения. Последние отличаются от автохтонов тем, что они впервые регистрировались на контролируемых участках при первом гнездовании, а не в год рождения. Мы трансформировали истории встреч автохтонов в истории встреч ал-

лохтонов, как если бы автохтоны впервые регистрировались при первом гнездовании, становясь особями группы x , и в последующие сезоны гнездования становились бы особями возраста $x + n$, где $n = 1, 2, \dots, 7$ в соответствии с числом прожитых лет (Chernetsov et al., 2009).

Базовыми моделями, использованными для расчета ϕ_x и p_x , были $\phi(\sim \text{age})$, $p(\sim 1)$ (модели приведены в формулировке RMark) для самок и самцов неизвестного происхождения (табл. 1) и $\phi(\sim \text{age})$, $p(\sim \text{age})$ — для самок и самцов автохтонов (табл. 2). Расчеты ϕ_x и p_x были выполнены отдельно для четырех групп особей: самок аллохтонов, самцов аллохтонов, самок автохтонов и самцов автохтонов. Такой способ расчета был наиболее предпочтителен для целей нашего исследования.

Соотношение размножающихся и неразмножающихся особей в том или ином возрасте можно оценить на основе таблиц дожития, но для этого в расчетах нужно либо использовать уже имеющиеся оценки возрастной смертности (Sternberg et al., 2002), либо определенным образом строить таблицы дожития (Sternberg, 1989). В данной работе мы попытались оценить соотношение гнездящихся и негнездящихся особей на основе анализа истории встреч в пакете программ MARK, что позволяет получить более точные оценки демографических параметров.

Средняя возрастная плодовитость рассчитывалась для всех особей известного происхождения, включая нерезультативные попытки гнездования, где число слетков было нулевым. Это позволило учесть успешность гнездования при построении проекционных матриц.

Значения видимой выживаемости, вероятности отлова и значения средней возрастной плодовитости особей с точно определенным возрастом (автохтонов) были использованы для построения проекционных матриц популяции (Логофет, Уланова, 2021; Caswell, 2001; Noon, Sauer, 1992; Goodman, 1969). Проекционные матрицы (матрицы Лесли) использованы для расчета всех основных демографических параметров популяции. Конечную (дискретную) скорость роста популяции за период наблюдений (λ), равновесную (стабильную) возрастную структуру, среднюю продолжительность поколения (generation time) и матрицы чувствительности (sensitivities) и эластичности (elasticities) рассчитывали с помощью библиотеки popbio (Stubben, Milligan, 2007). Чувствительность и эластичность количественно определяют влияние абсолютного и относительного (пропорционального) изменения элементов проекционной матрицы (демографических параметров) на конечную скорость роста популяции. Эти характеристики используются для определения элементов проекционной матрицы, оказывающих наибольшее влияние на λ . Ожидаемую среднюю

Таблица 1. Результаты моделирования видимой возрастной выживаемости (ϕ_x) и вероятности отлова (p_x) в зависимости от возраста (age), пола (sex) и происхождения (origin) особей

№ строки	№ модели	Модель	Число параметров	AIC _c	DAIC _c	w	Отклонение (deviance)	Вероятность модели
1	9	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim 1)$	9	10460.26	0.00	0.1341787	121.47	1.0000
2	49	$\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim 1)$	10	10460.80	0.55	0.1020920	120.01	0.7609
3	41	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim 1)$	10	10460.82	0.56	0.1013799	120.02	0.7556
4	12	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{origin})$	10	10460.85	0.60	0.0995714	120.06	0.7421
5	44	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{origin})$	11	10461.48	1.22	0.0728059	118.68	0.5426
6	33	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim 1)$	11	10461.59	1.34	0.0687033	118.79	0.5120
7	52	$\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{origin})$	11	10461.97	1.71	0.0569286	119.17	0.4243
8	11	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{sex})$	10	10462.22	1.97	0.0501930	121.43	0.3741
9	36	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{origin})$	12	10462.77	2.51	0.0382231	117.96	0.2849
10	51	$\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{sex})$	11	10462.78	2.52	0.0379700	119.98	0.2830
11	43	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{sex})$	11	10462.81	2.55	0.0374234	120.01	0.2789
12	16	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$	11	10462.83	2.57	0.0370325	120.03	0.2760
13	48	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$	12	10463.47	3.21	0.0269488	118.66	0.2008
14	35	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{sex})$	12	10463.59	3.33	0.0253541	118.78	0.1890
15	56	$\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$	12	10463.96	3.70	0.0211035	119.15	0.1573
16	40	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$	13	10464.76	4.50	0.0141371	117.94	0.1054
17	7	$\phi(\sim 1), p(\sim \text{age} + \text{origin})$	10	10466.06	5.81	0.0073550	125.27	0.0548
18	23	$\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$	11	10466.76	6.51	0.0051800	123.96	0.0386
19	15	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$	17	10466.92	6.66	0.0047991	112.07	0.0358
20	10	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age})$	16	10467.18	6.92	0.0042173	114.34	0.0314
21	2	$\phi(\sim 1), p(\sim \text{age})$	9	10467.43	7.17	0.0037198	128.64	0.0277
22	47	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$	18	10467.59	7.33	0.0034363	110.73	0.0256
23	31	$\phi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$	11	10467.63	7.37	0.0033679	124.82	0.0251
24	50	$\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{age})$	17	10467.74	7.48	0.0031881	112.89	0.0238
25	5	$\phi(\sim 1), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$	11	10467.74	7.49	0.0031781	124.94	0.0237
26	42	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age})$	17	10467.75	7.49	0.0031675	112.90	0.0236
27	18	$\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age})$	10	10468.01	7.75	0.0027784	127.22	0.0207
28	26	$\phi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{age})$	10	10468.05	7.80	0.0027220	127.26	0.0203
29	55	$\phi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$	18	10468.21	7.96	0.0025128	111.35	0.0187
30	63	$\phi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$	12	10468.44	8.19	0.0022399	123.63	0.0167
31	34	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age})$	18	10468.55	8.29	0.0021253	111.69	0.0158
32	21	$\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$	12	10468.71	8.46	0.0019551	123.91	0.0146
33	13	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$	18	10468.80	8.55	0.0018699	111.94	0.0139

Таблица 1. Окончание

№ строки	№ модели	Модель	Число параметров	AIC _c	DAIC _c	w	Отклонение (deviance)	Вероятность модели
34	58	$\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age})$	11	10468.86	8.60	0.0018172	126.06	0.0135
35	6	$\varphi(\sim 1), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	10	10469.02	8.76	0.0016810	128.22	0.0125
36	39	$\varphi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{origin})$	19	10469.03	8.77	0.0016687	110.16	0.0124
37	14	$\varphi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	17	10469.04	8.78	0.0016602	114.19	0.0124
38	29	$\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$	12	10469.32	9.06	0.0014455	124.51	0.0108
39	54	$\varphi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	18	10469.59	9.34	0.0012597	112.73	0.0094
40	45	$\varphi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$	19	10469.59	9.34	0.0012587	110.72	0.0094
41	30	$\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	11	10469.68	9.43	0.0012042	126.88	0.0090
42	46	$\varphi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	18	10469.76	9.51	0.0011571	112.90	0.0086
43	22	$\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	11	10469.92	9.67	0.0010669	127.12	0.0080
44	53	$\varphi(\sim \text{age} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$	19	10470.11	9.85	0.0009725	111.24	0.0072
45	61	$\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$	13	10470.39	10.13	0.0008460	123.57	0.0063
46	38	$\varphi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	19	10470.51	10.25	0.0007962	111.64	0.0059
47	62	$\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	12	10470.78	10.52	0.0006969	125.97	0.0052
48	37	$\varphi(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{age} + \text{sex} + \text{origin})$	20	10471.04	10.78	0.0006114	110.16	0.0046
49	1	$\varphi(\sim 1), p(\sim 1)$	2	10491.49	31.23	0.0000000	166.72	0.0000
50	4	$\varphi(\sim 1), p(\sim \text{origin})$	3	10492.08	31.83	0.0000000	165.31	0.0000
51	17	$\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim 1)$	3	10492.14	31.89	0.0000000	165.38	0.0000
52	25	$\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim 1)$	3	10492.27	32.01	0.0000000	165.50	0.0000
53	20	$\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{origin})$	4	10492.80	32.55	0.0000000	164.03	0.0000
54	57	$\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim 1)$	4	10493.13	32.87	0.0000000	164.36	0.0000
55	28	$\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{origin})$	4	10493.37	33.11	0.0000000	164.60	0.0000
56	3	$\varphi(\sim 1), p(\sim \text{sex})$	3	10493.44	33.18	0.0000000	166.67	0.0000
57	8	$\varphi(\sim 1), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$	4	10494.05	33.79	0.0000000	165.28	0.0000
58	19	$\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{sex})$	4	10494.14	33.89	0.0000000	165.37	0.0000
59	27	$\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{sex})$	4	10494.23	33.97	0.0000000	165.46	0.0000
60	60	$\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{origin})$	5	10494.24	33.98	0.0000000	163.47	0.0000
61	24	$\varphi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$	5	10494.80	34.54	0.0000000	164.03	0.0000
62	59	$\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{sex})$	5	10495.13	34.87	0.0000000	164.35	0.0000
63	32	$\varphi(\sim \text{origin}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$	5	10495.34	35.08	0.0000000	164.57	0.0000
64	64	$\varphi(\sim \text{sex} + \text{origin}), p(\sim \text{sex} + \text{origin})$	6	10496.23	35.98	0.0000000	163.46	0.0000

Примечания. Модели приведены в формулировке RMark. Происхождение (origin) – это категориальная переменная, включающая две группы птиц: неизвестного происхождения и автохтонов (истории встреч последних приведены к историям встреч птиц неизвестного происхождения, см. “Материалы и методы”). AIC_c – скорректированный информационный критерий Акаике, DAIC_c – разница между скорректированными информационными критериями Акаике лучшей и текущей моделей, w – нормированный вес Акаике.

Таблица 2. Результаты моделирования видимой возрастной выживаемости (ϕ_x) и вероятности отлова (p_x) в зависимости от возраста (age) и пола (sex) автохтонов (птиц известного происхождения)

№ строки	№ модели	Модель	Число параметров	AIC _c	DAIC _c	w	Отклонение (deviance)	Вероятность модели
1	8	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	19	17475.98	0.00	0.7168537	242.32	1.0000
2	16	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	20	17477.84	1.86	0.2828909	242.18	0.3946
3	14	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{age})$	19	17492.68	16.69	0.0001700	259.02	0.0002
4	6	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{age})$	18	17494.05	18.07	0.0000854	262.40	0.0001
5	7	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim \text{sex})$	11	17653.13	177.15	0.0000000	435.50	0.0000
6	15	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim \text{sex})$	12	17654.72	178.74	0.0000000	435.09	0.0000
7	13	$\phi(\sim \text{age} + \text{sex}), p(\sim 1)$	11	17659.27	183.29	0.0000000	441.63	0.0000
8	5	$\phi(\sim \text{age}), p(\sim 1)$	10	17660.91	184.93	0.0000000	445.28	0.0000
9	4	$\phi(\sim 1), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	11	17966.32	490.34	0.0000000	748.68	0.0000
10	12	$\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age} + \text{sex})$	12	17967.96	491.97	0.0000000	748.32	0.0000
11	10	$\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{age})$	11	17988.45	512.47	0.0000000	770.82	0.0000
12	2	$\phi(\sim 1), p(\sim \text{age})$	10	17990.44	514.46	0.0000000	774.81	0.0000
13	11	$\phi(\sim \text{sex}), p(\sim \text{sex})$	4	19263.69	1787.71	0.0000000	2060.07	0.0000
14	3	$\phi(\sim 1), p(\sim \text{sex})$	3	19264.98	1789.00	0.0000000	2063.35	0.0000
15	9	$\phi(\sim \text{sex}), p(\sim 1)$	3	19278.56	1802.58	0.0000000	2076.94	0.0000
16	1	$\phi(\sim 1), p(\sim 1)$	2	19281.64	1805.66	0.0000000	2082.02	0.0000

Примечания. Модели приведены в формулировке RMark. AIC_c – скорректированный информационный критерий Акаике, DAIC_c – разница между скорректированными информационными критериями Акаике лучшей и текущей моделей, w – нормированный вес Акаике.

продолжительность жизни (life expectancy) мы рассчитывали в библиотеке Rage (Jones et al., 2022).

Для оценки истинной выживаемости слетков (ϕ_0^*) мы использовали значения конечной скорости роста популяции (λ^*), рассчитанные по динамике ее численности, с 2001 по 2018 г. (эти когорты были использованы для оценки демографических параметров). Численность оценивали в виде числа гнезд в 250 искусственных гнездовьях, используя среднюю заселенность в данном сезоне. λ^* рассчитывали по тренду численности и остаточной дисперсии, которые получали в результате регрессионного анализа (Dennis et al., 1991; Morris et al., 1999). Используя проекционные матрицы и все ее параметры, кроме ϕ_0 , и полученное значение λ^* , мы рассчитывали ϕ_0^* для самцов и самок (решали характеристический полином детерминанта проекционной матрицы относительно ϕ_0^*).

Расчет 95% доверительного интервала для биномиальных пропорций (например, вероятность дожития, доля вернувшихся в район рождения особей) выполнялся по методу Уилсона (Wilson) с помощью функции BinomCI (... , method = wilson), а расчет 95% доверительного интервала для мультиномиальных пропорций – с помощью функции MultinomCI (... , method = wilson) библиотеки DescTools (Signorell et al., 2022). Расчет 95% доверительного интервала для асимметрично

распределенных величин выполнялся бутстрэп-методом с помощью функции ci_mean (... , type = bootstrap) библиотеки confintr. Корреляция Спирмена, r_s , была использована в качестве меры линейной связи между величинами и рассчитывалась с помощью функции cor.test (... , method = spearman).

Для проверки равенства мер центральной тенденции для распределений величины в двух выборках использовали критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney–Wilcoxon test) с помощью функции wilcox.test. Функцию prop.test использовали для проверки эквивалентности биномиальных пропорций, функцию xmonte из библиотеки XNomial – для проверки совпадения мультиномиальных пропорций. Для сравнения распределений числа особей, доживших до определенного возраста, использовали логарифмический ранговый критерий (log-rank test), реализованный в функции survdiff библиотеки survival (Therneau, 2022).

Выбор из нескольких моделей той, которая лучше всего описывает данные, делали на основе скорректированного информационного критерия Акаике, AIC_c, и нормированного веса Акаике (normalized Akaike weight), w. Отношение веса одной модели к весу другой модели показывает, во сколько раз одна из них лучше другой поддерживается данными среди конкретного набора кон-

курирующих моделей (Cooch, White, 2019; Wagenmakers, Farrell, 2004; White, Burnham, 1999). Мы также учитывали эмпирическое правило о величине разницы между AIC_c сравниваемых моделей. Если разница в AIC_c между двумя моделями, $DAIC_c < 2$, то можно с достаточной уверенностью утверждать, что обе модели имеют приблизительно равный вес в данных. Если $2 < DAIC_c < 7$, то существует значительная поддержка данными реальной разницы между моделями, а если $DAIC_c > 7$, то существуют веские доказательства различий между моделями (Anderson, Burnham, 1976; Cooch, White, 2019).

Для визуализации полученных результатов мы использовали библиотеку ggplot2 (Wickham, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность и успех гнездования

В искусственных укрытиях для гнезд, размещённых на контролируемых участках леса, поселялась почти исключительно мухоловка-пеструшка. Другие птицы-дуплогнезники (большая синица (*Parus major*), московка (*Parus ater*), поползень (*Sitta europaea*), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*)), гнездившиеся в естественных местообитаниях, лишь спорадически заселяли в количестве 1–3 пар гнездовые домики.

С 2001 по 2003 годы число площадок, на которых располагались искусственные укрытия для гнезд, увеличивалось, поэтому численность гнездящихся птиц росла (рис. 1). С 2003 по 2009 г. плотность гнездования на контролируемых территориях была очень высокой и относительно стабильной. На экспериментальной площадке в эти годы плотность гнездования достигала 13.1 гнезд/га. Средняя плотность гнездования по всем площадкам в разные годы на этом интервале изменялась от 7.3 до 10.5 гнезд/га. Доля занятых искусственных гнездовий на отдельных площадках в эти годы могла достигать до 97%. Средние значения заселённости гнездовых домиков по всем площадкам с 2001 по 2009 годы изменялись от 65 до 95%. После 2009 г. происходило постепенное падение численности мухоловки-пеструшки. Численность гнездящихся особей достигла минимальных значений к 2018–2019 годам. В эти годы плотность гнездования в среднем была 4.1–4.3 гнезда/га, т.е. в 2–3 раза меньше, чем в годы с максимальной численностью. Заселённость гнездовых домиков снизилась до 39–41%. После 2019 г. численность мухоловки-пеструшки несколько увеличилась. В 2020–2022 годах заселённость искусственных гнездовий составляла 53–61% (см. рис. 1). В целом на протяжении всего периода исследований наблюдалось снижение численности мухоловки-пеструшки (рис. 1). Отрицательная

корреляция между заселённостью искусственных гнездовий и годом наблюдения показывает, что заселённость сильно и статистически значительно снижалась в период с 2001 по 2022 годы (корреляция Спирмена $r_s = -0.76$, $p = 0.00004$).

В большинстве гнезд в исследуемой популяции мухоловки-пеструшки хотя бы один птенец доживал до вылета. Минимальная доля результативных гнезд составила 75.5%, а максимальная — 95.2%. В среднем в 87.6% ($SD = 5.5$) гнезд птенцы доживали до вылета. Результативность гнездования снижалась в течение периода исследований (корреляция Спирмена, $r_s = -0.52$, $p = 0.015$). В целом, вероятность отлова особей x после их первой регистрации на площадке среди гнездящихся птиц равна 0.892 ($SE = 0.0092$, $CI_{95\%} \in [0.873, 0.909]$) (модель № 9, табл. 1).

Статичная возрастная структура гнездящейся группировки

В целом, среди самок на долю иммигрантов приходилось около 41.7 ($CI_{95\%} \in [40.0, 43.4]$) особей в каждом сезоне гнездования, резиденты составляли 25.3 ($CI_{95\%} \in [23.8, 26.8]$), а автохтоны — 33.0% ($CI_{95\%} \in [31.4, 34.7]$). Среди самцов доля автохтонов выше ($\chi^2 = 75.5$, $p = 2.2 \times 10^{-16}$), а доля иммигрантов меньше ($\chi^2 = 76.3$, $p = 2.2 \times 10^{-16}$) на 10.9 процентных пункта по сравнению с самками. Представленность резидентов практически идентична ($\chi^2 = 4.0 \times 10^{-5}$, $p = 0.995$). Доля иммигрантов, резидентов и автохтонов среди самцов в репродуктивном сезоне составила 30.8 ($CI_{95\%} \in [29.1, 32.5]$), 25.3 ($CI_{95\%} \in [23.7, 26.9]$) и 43.9% ($CI_{95\%} \in [42.1, 45.8]$), соответственно.

Статичное возрастное распределение птиц представлено на рис. 2. Возрастная структура самцов и самок, как среди автохтонов, так и среди птиц неизвестного происхождения, статистически значимо различается. Среди автохтонов статистическая значимость различий в соотношении возрастов самцов и самок наблюдается при относительно небольших расхождениях в абсолютных значениях долей возрастных классов. Например, доля самцов-первогодков среди автохтонов составляла 35.3% ($CI_{95\%} \in [32.7, 38.0]$), что на 2.8 процентных пункта выше доли самок-первогодков 32.5% ($CI_{95\%} \in [29.8, 35.4]$). Доля самцов в возрасте 2 года (34.03%, $CI_{95\%} \in [31.5, 36.7]$) всего на 0.37 процентных пункта ниже доли самок этого возраста (34.4%, $CI_{95\%} \in [31.6, 37.3]$) и т.д. по всем возрастам (рис. 2), однако, эти различия статистически достоверны $\chi^2 = 17.5$, $p = 0.009 \pm 0.0003$ (асимптотический уровень значимости $p = 0.008$).

Среди птиц неизвестного происхождения расхождение долей самцов и самок в разных возрастных группах гораздо существенней. Группа x у са-

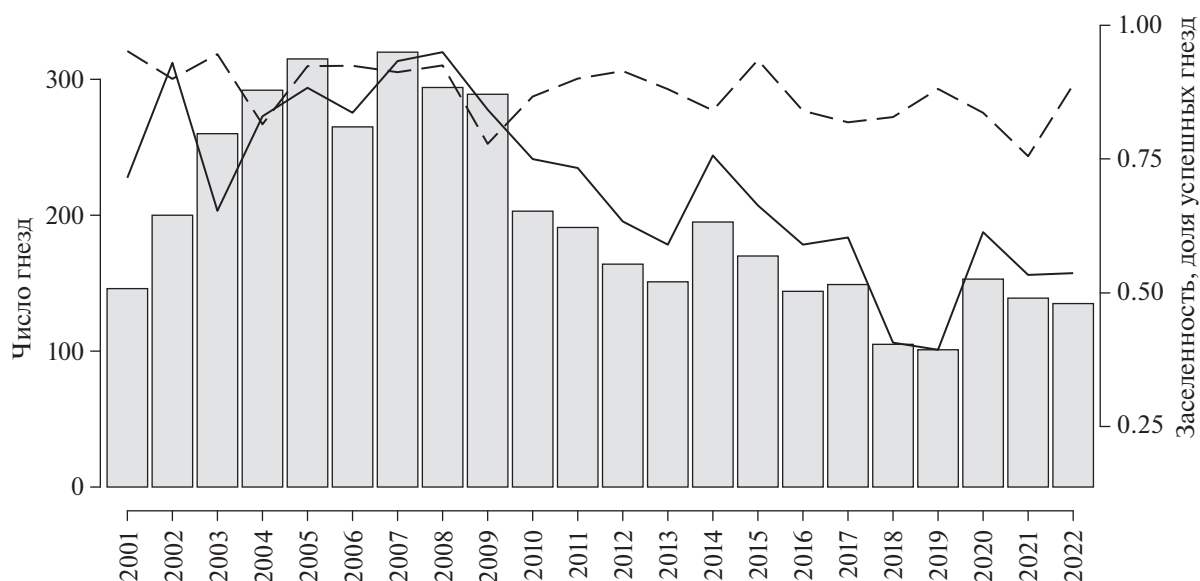


Рис. 1. Заселенность искусственных укрытий для гнезд, число и доля успешных попыток гнездования в период проведения исследований. Гистограмма — число гнезд в каждом сезоне гнездования, сплошная линия — траектория заселенности в течение периода исследований, пунктирная линия — траектория доли успешных попыток гнездования.

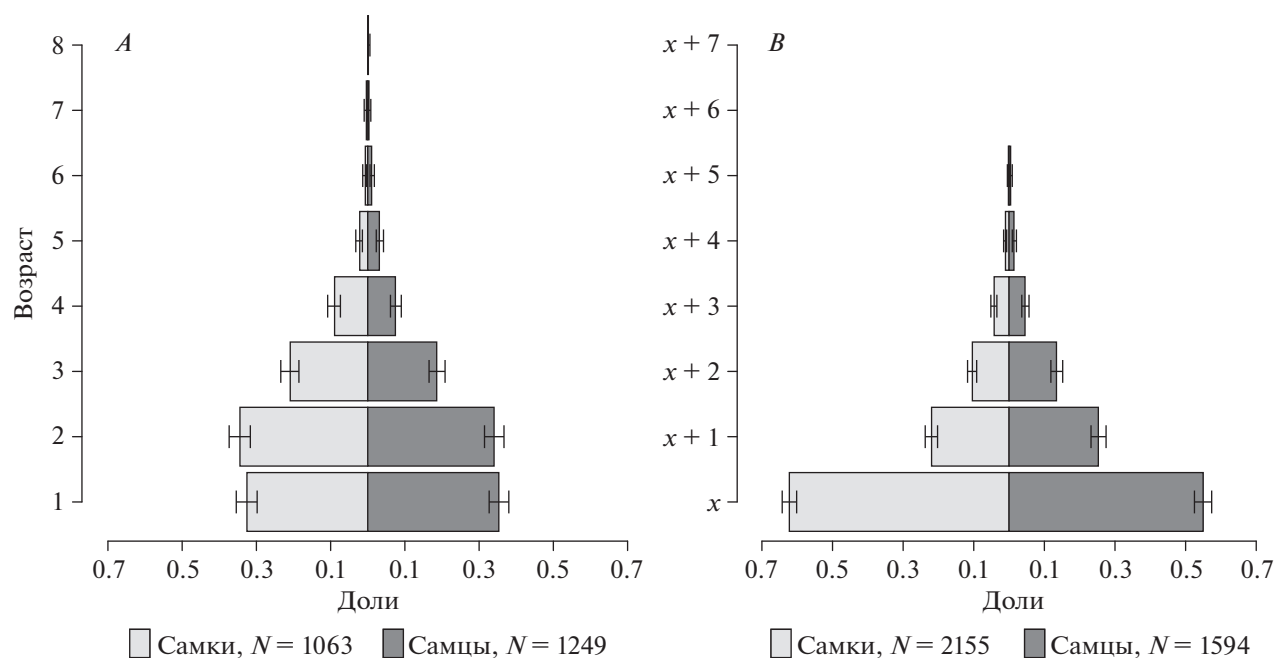


Рис. 2. Статичная возрастная структура мухоловки-пеструшки (возрастная пирамида) для автохтонов (А) и птиц неизвестного происхождения (В). В расчетах были использованы данные с 2005 по 2022 гг. Данные с 2001 по 2004 гг были исключены из расчетов, т.к. в этот период шло формирование возрастных классов (например, в 2001 г. все гнездившиеся птицы принадлежали к группе x). Горизонтальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.

мок-иммигрантов составляла 62.2% ($CI_{95\%} \in [60.2, 64.3]$), что на 7.24 процентных пункта выше, чем класс x у самцов (54.96%, $CI_{95\%} \in [52.5, 57.4]$). Доля группы $x + 1$ у самок составляла 21.9% ($CI_{95\%} \in [20.3, 23.7]$). Среди самцов доля группы $x + 1$ составляла 25.3% ($CI_{95\%} \in [23.2, 27.5]$), что

больше на 3.4 процентных пункта доли этой группы у самок, и т.д. (рис. 2, $\chi^2 = 43.56$, $p = 0.0 \pm 0.0$ (асимптотический уровень значимости $p = 3.0 \times 10^{-8}$)).

В целом, распределение особей по возрастным классам очень разное у автохтонов и птиц неизвестного происхождения (рис. 2). Мы не прово-

дили расчеты статистической достоверности различий, т.к. не вполне ясен биологический смысл подобных сравнений (возрастные классы 1, 2, 3 и т.д. автохтонов не эквивалентны возрастным классам иммигрантов x , $x + 1$, $x + 2$, и т.д.). Кроме того, априори ясно, что из-за больших по численности выборок и очень сильных различий, все возможные сравнения будут в высшей степени значимыми, если их формально провести. С нашей точки зрения, корректное сравнение возрастной структуры птиц неизвестного происхождения и автохтонов возможно только после преобразования возрастной структуры автохтонов в возрастную структуру аллохтонов (см. ниже).

Оценки выживаемости особей, возраст первого размножения

Расчет различных оценок выживаемости особей мы также проводили отдельно для птиц неизвестного происхождения и отдельно для автохтонов. На рис. 3 показаны результаты расчетов для птиц неизвестного происхождения, а на рис. 4 — результаты расчетов для автохтонов. Среди автохтонов максимальный зарегистрированный возраст самок составил 7 лет (четыре особи), самцов — 8 лет (две особи). Среди резидентов отмечены одна самка в возрасте $x + 7$ и шесть самцов возраста $x + 5$.

Среди птиц неизвестного происхождения оценки вероятности дожития (s_x) и видимой выживаемости (ϕ_x) оказались очень близкими как для самцов, так и для самок (рис. 3C, 3D). Распределения стандартизированного числа особей, доживших до определенного возраста (l_x), и кривые дожития ($\log_{10}(l_x)$) хорошо соответствуют аналогичным характеристикам (l_x^* и $\log_{10}(l_x^*)$), рассчитанным с использованием видимой выживаемости ϕ_x (рис. 3A, 3B). Сравнение с помощью логарифмического рангового критерия показало, что кривые выживания, полученные разными методами, достоверно не различаются как для самок ($\chi^2 = 0.8$, $df = 1$, $p = 0.4$), так и для самцов ($\chi^2 = 1.3$, $df = 1$, $p = 0.3$) аллохтонов.

Оценки выживаемости самок неизвестного происхождения имеют тенденцию быть ниже таковых для самцов неизвестного происхождения (рис. 3C, 3D). Сравнение вероятности дожития самцов и самок среди аллохтонов, впрочем, не продемонстрировало статистически значимых различий (логранговый критерий, $\chi^2 = 2.8$, $df = 1$, $p = 0.1$). Моделирование в пакете программ MARK показало, что введение пола особей в виде группирующей переменной в расчеты видимой выживаемости особей неизвестного происхождения улучшает описание данных ($\phi(\sim \text{age} + \text{sex})$, $p(\sim 1)$; $AIC_c = 6762.35$, нормированный вес AIC_c ,

$w = 0.608$) примерно в 1.6 раз по сравнению с ситуацией, когда пол не учитывается ($\phi(\sim \text{age})$, $p(\sim 1)$; $AIC_c = 6763.23$, $w = 0.392$). Однако для этих моделей $DAIC_c = 0.88$. Модели очень близки, т.е. могут иметь приблизительно равный вес в данных.

Для автохтонов оценки вероятности дожития (s_x) и видимой выживаемости (ϕ_x) оказались, напротив, существенно разными как для самцов, так и для самок (рис. 4C, 4D). Расхождение в оценках выживаемости хорошо видно в распределениях стандартизированного числа особей, доживших до определенного возраста, и кривых дожития (рис. 4A, 4B). Кривые выживания автохтонов, полученные разными методами, достоверно различаются как для самок (логранговый критерий, $\chi^2 = 17.5$, $df = 1$, $p = 0.00003$), так и для самцов (логранговый критерий, $\chi^2 = 4.2$, $df = 1$, $p = 0.04$). Поэтому ниже для сравнения самок и самцов мы использовали значения видимой выживаемости, ϕ_x , т.к. эти оценки являются более точными (Cooch, White, 2019; White, Burnham, 1999).

Моделирование в пакете программ MARK показало, что у автохтонов введение пола особей в качестве группирующей переменной в расчеты видимой выживаемости не улучшает описание данных (модель № 16, табл. 2) по сравнению с вариантом, когда пол не учитывается (модель № 8, табл. 2). Модель без учета пола в 2.5 раза лучше описывает данные, чем модель с учетом пола. Однако полученные статистики показывают, что модели довольно близки ($DAIC_c = 1.86$, табл. 2). Среди автохтонов, таким образом, различия между самцами и самками в уровне видимой выживаемости если и есть, то небольшие.

Рисунки 3 и 4 демонстрируют существенные различия в оценках выживаемости особей среди птиц неизвестного происхождения и автохтонов. Характеристики выживаемости некоторых возрастных классов у автохтонов были очень высокими. Например, вероятность дожития самок-первогодков у автохтонов составила 0.661 ($CI_{95\%} \in [0.626, 0.695]$), самцов-первогодков — 0.595 ($CI_{95\%} \in [0.562, 0.628]$) (рис. 4C, 4D). Эти значения приближаются к максимальной известной для мухоловки-пеструшки доле возврата особей (67%) в некоторых местообитаниях в районах зимовки в Африке (Salewski et al., 2000). Видимая выживаемость самок-первогодков среди автохтонов была 0.541 ($CI_{95\%} \in [0.475, 0.605]$), самцов-первогодков — 0.54 ($CI_{95\%} \in [0.481, 0.598]$) (рис. 4C, 4D).

Прямое сравнение возрастных распределений автохтонов и аллохтонов, как отмечалось в методике, вряд ли возможно. Поэтому мы проводили сравнения с трансформированными историями встреч птиц известного происхождения.

Моделирование в пакете программ MARK показало, что введение в модель для расчета види-

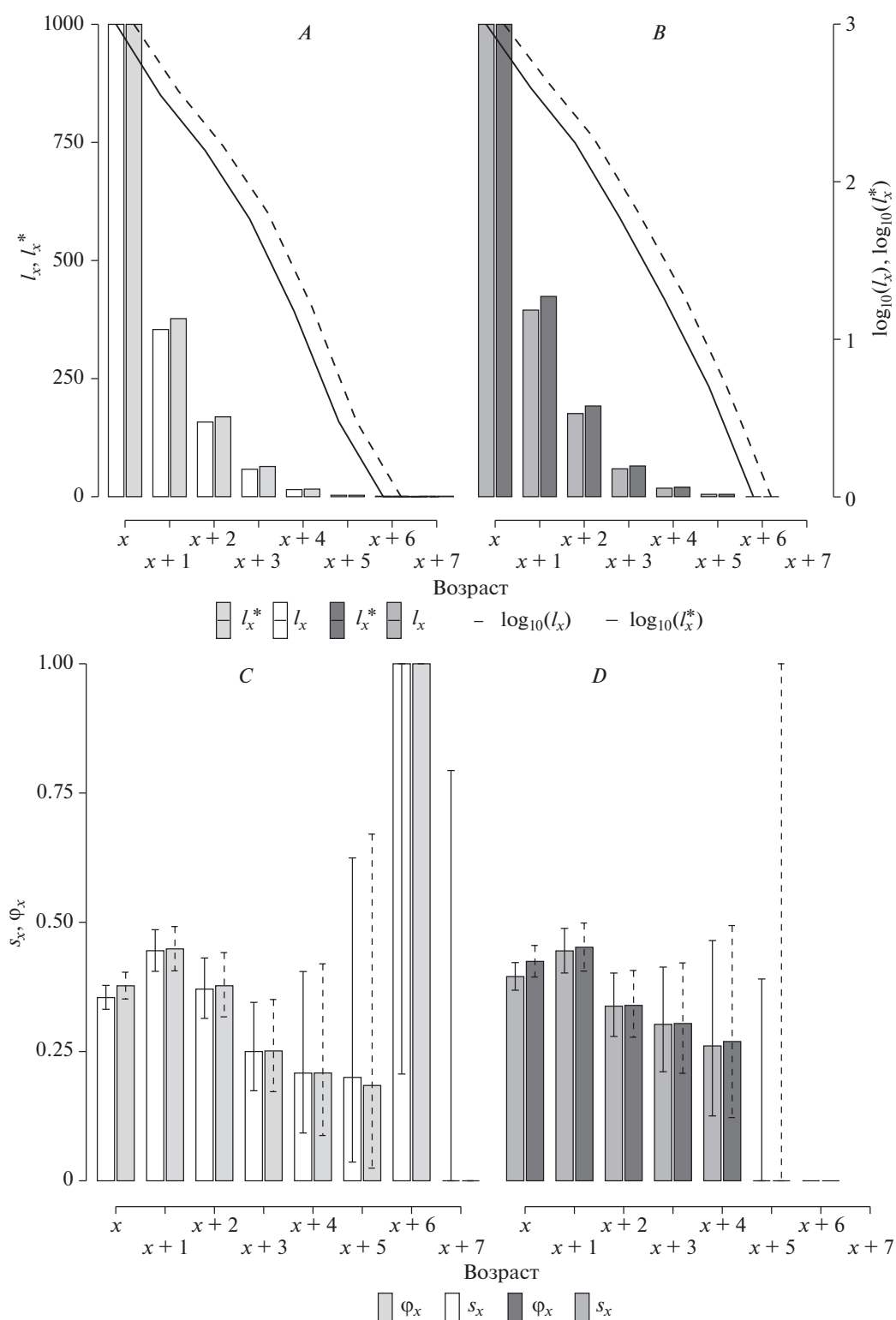


Рис. 3. Оценки выживаемости особей неизвестного происхождения у мухоловки-пеструшки. *A, B* — дожитие особей и кривые дожития для самок и самцов, соответственно; *C, D* — вероятность дожития и видимая выживаемость самок и самцов, соответственно. $l_x, \log_{10}(l_x)$ — дожитие и кривая дожития, соответственно, рассчитанные с помощью построения таблиц дожития. $l_x^*, \log_{10}(l_x^*)$ — дожитие и кривая дожития, соответственно, рассчитанные с использованием видимой возрастной выживаемости ϕ_x . l_x и l_x^* стандартизированы (рассчитаны для 1000 особей). s_x — возрастная вероятность дожития, рассчитанная с помощью таблиц дожития. ϕ_x — видимая возрастная выживаемость, рассчитанная на основе истории встреч меченых особей в пакете программ MARK. Вертикальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.

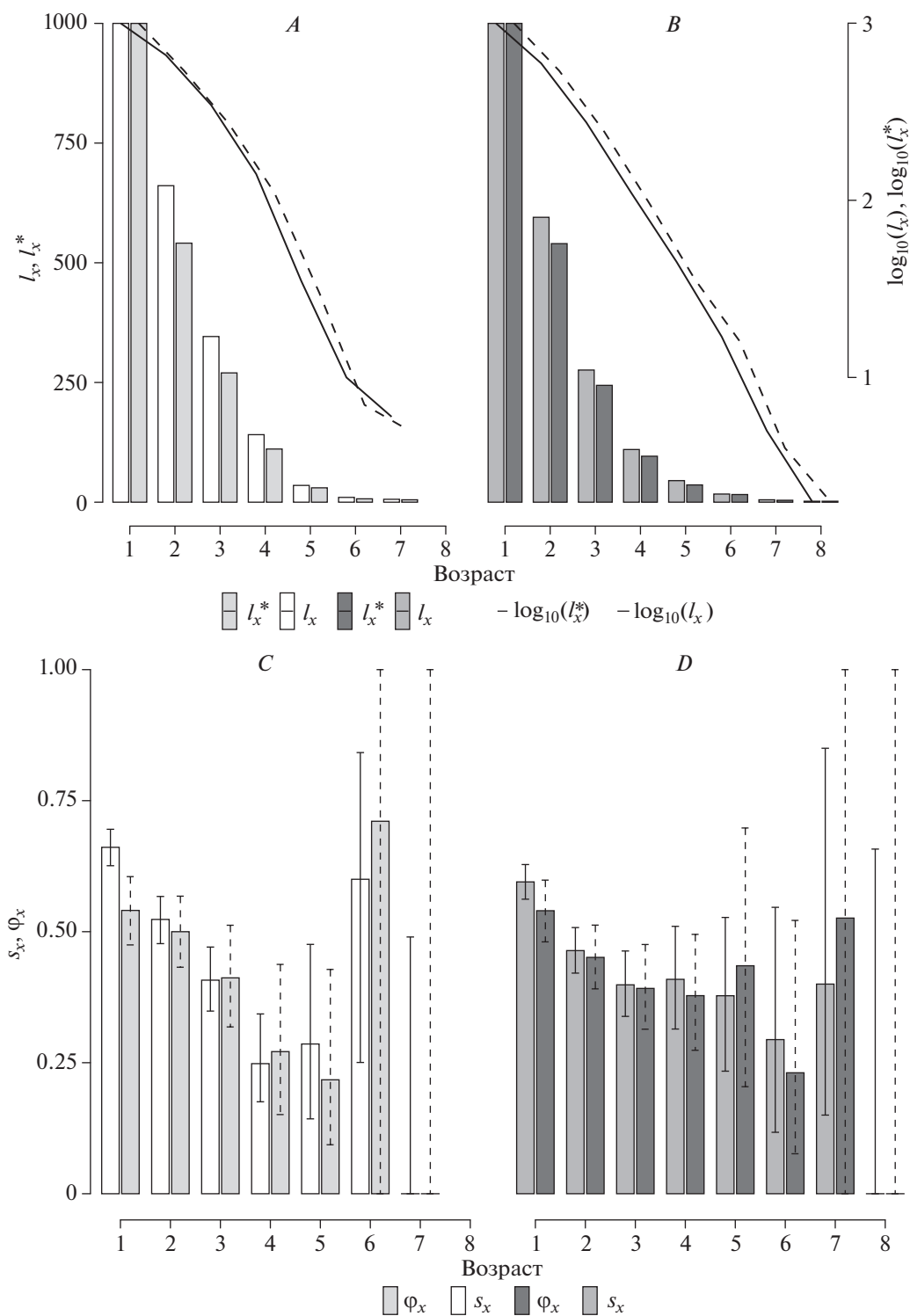


Рис. 4. Оценки выживаемости автохтонов у мухоловки-пеструшки. *A, B* — дожитие особей и кривые дожития для самок и самцов, соответственно; *C, D* — вероятность дожития и видимая выживаемость самок и самцов, соответственно. $l_x, \log_{10}(l_x)$ — дожитие и кривая дожития, соответственно, рассчитанные с помощью построения таблиц дожития. $l_x^*, \log_{10}(l_x^*)$ — дожитие и кривая дожития, соответственно, рассчитанные с использованием видимой возрастной выживаемости ϕ_x . l_x и l_x^* стандартизованы (рассчитаны для 1000 особей). s_x — возрастная вероятность дожития, рассчитанная с помощью таблиц дожития. ϕ_x — видимая возрастная выживаемость, рассчитанная на основе истории встреч меченных особей в пакете программ MARK. Вертикальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.

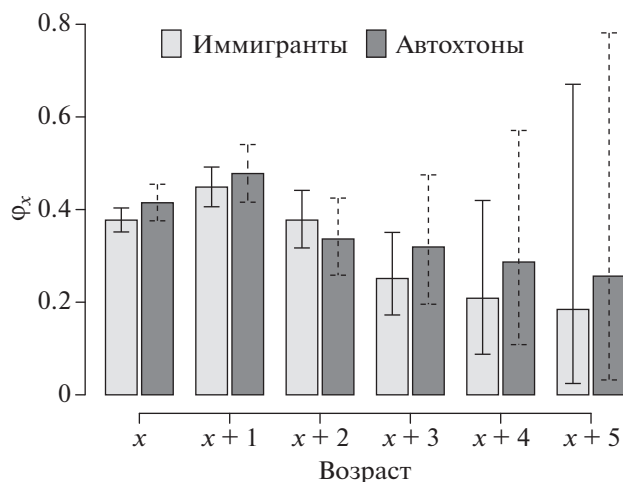


Рис. 5. Выживаемость птиц неизвестного происхождения и автохтонов среди самок мухоловки-пеструшки. Представлены только те возрастные группы, для которых имеется репрезентативное число особей. ϕ_x — видимая возрастная выживаемость, рассчитанная на основе истории встреч меченных особей в пакете программ MARK. Истории встреч самок-автохтонов были трансформированы в истории встреч самок неизвестного происхождения. Вертикальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.

мой выживаемости самцов двух групп аллохтонов (реальных и полученных в результате трансформирования автохтонов) не улучшает описание данных ($\phi(\sim \text{age} + \text{origin})$, $p(\sim 1)$; $AIC_c = 5072.2$, $w = 0.265$) по сравнению с вариантом, когда разделение на две группы аллохтонов среди самцов не проводилось ($\phi(\sim \text{age})$, $p(\sim 1)$; $AIC_c = 5070.2$, $w = 0.717$). Более простая модель примерно в 2.7 раза лучше описывает данные ($DAIC_c = 2$). Иными словами, оценки выживаемости самцов неизвестного происхождения являются результатом специфической процедуры формирования классов в этой группе особей (результатом комбинации особей с точным возрастом) и выводятся из истории встреч самцов-автохтонов.

Для самок аналогичные расчеты привели к иному результату. Моделирование в пакете программ MARK показало, что введение двух групп аллохтонов (реальных и трансформированных из автохтонов) в модель для расчета видимой выживаемости самок улучшает описание данных ($\phi(\sim \text{age} + \text{origin})$, $p(\sim 1)$; $AIC_c = 5358.5$, $w = 0.669$) по сравнению с вариантом, когда разделение на две группы аллохтонов не проводилось ($\phi(\sim \text{age})$, $p(\sim 1)$; $AIC_c = 5359.9$, $w = 0.331$). Модель с учетом двух групп аллохтонов у самок примерно в 2 раза лучше описывает данные, однако модели все же очень близки (значение $DAIC_c = 1$). Более низкие оценки выживаемости самок неизвестного происхождения не вполне соответствовали значениям выживаемости самок-автохтонов, рассчитанным по трансформированным историям встреч

самок-автохтонов. Видимая выживаемость самок неизвестного происхождения имеет тенденцию быть ниже видимой выживаемости самок-автохтонов (рис. 5).

Таким образом, видимая выживаемость самцов-автохтонов и аллохтонов одинакова. Самцы и самки среди автохтонов, по-видимому, также характеризуются сходной видимой выживаемостью, но самки неизвестного происхождения демонстрируют самую низкую видимую выживаемость (рис. 3, 4 и 5). В целом, эти выводы подтверждаются при построении общих моделей, когда все группы особей в зависимости от их пола и происхождения вводятся в модель одновременно (табл. 1). Самая простая модель без учета пола и возраста птиц лучше всего описывает данные, однако имеется целый ряд альтернативных моделей (табл. 1. строки 1–8), которые не могут быть до конца отвергнуты.

Мечение и повторный отлов птенцов в последующие годы показали, что в исследуемой популяции у мухоловки-пеструшки существенная доля автохтонов не приступает к гнездованию сразу же по достижении возраста одного года (рис. 6). Возраст, в котором самцы и самки среди автохтонов впервые в жизни гнездятся (входят в репродуктивную часть популяции), может меняться от одного до шести лет (рис. 6A). Впрочем, доля особей, приступающих к первому в своей жизни гнездованию в возрасте более трех лет, не превышала нескольких процентов (1.5 и 2.5% для самцов и самок, соответственно). Среди самцов доля особей, гнездящихся с первого года жизни (68.9%, $CI_{95\%} \in [65.5, 71.7]$), была на 9 процентных пунктов больше, чем среди самок (59.9%, $CI_{95\%} \in [56.3, 63.5]$). В целом, распределение самок по возрасту первого гнездования достоверно отличается от такового у самцов ($\chi^2 = 32.7$, $p = 0.0002 \pm 4.6 \times 10^{-5}$ (асимптотический уровень значимости $p = 4.35 \times 10^{-6}$))(рис. 6A). Самцы впервые начинают гнездиться, когда их возраст в среднем составляет 1.4 года ($CI_{95\%} \in [1.36, 1.45]$), а самки — 1.53 года ($CI_{95\%} \in [1.47, 1.59]$) (критерий Манна–Уитни: $W = 326159$, $p = 0.0002$).

Соотношение размножающихся и неразмножающихся особей в том или ином возрасте представлено на рис. 6B. Из рисунка видно, что только 39.2% ($CI_{95\%} \in [34.91, 43.7]$) выживших и вернувшихся на контролируемые участки самок-первогодков и 46.3% ($CI_{95\%} \in [42.0, 50.8]$) выживших и вернувшихся самцов-первогодков приступали к размножению. Среди птиц, доживших до двухлетнего возраста и вернувшихся на контролируемые участки, приступали к гнездованию 66.9% ($CI_{95\%} \in [60.8, 72.5]$) самок и 71.1% ($CI_{95\%} \in [64.9, 76.5]$) самцов. В трехлетнем возрасте 77.0% ($CI_{95\%} \in [67.8, 84.2]$) самок и 80.6% ($CI_{95\%} \in [71.4, 87.5]$) самцов входят в состав репродуктивной части популяции. Различия между самцами и самками в

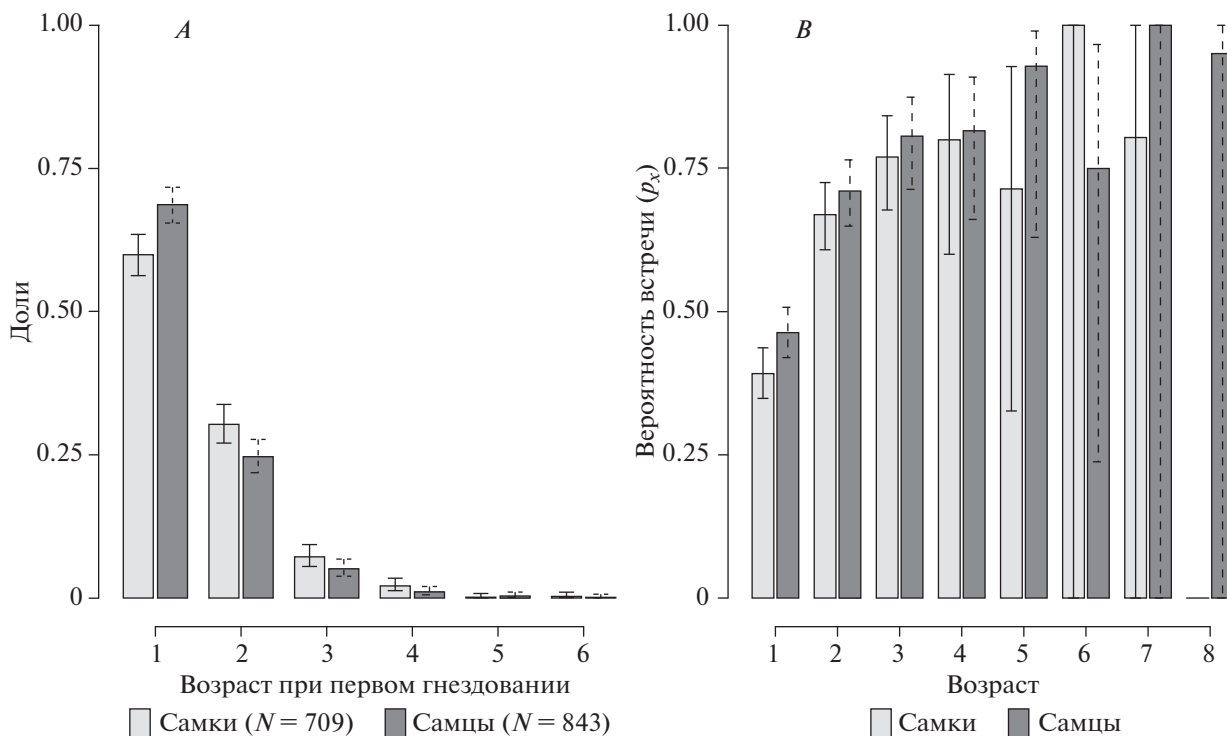


Рис. 6. Участие особей мухоловки-пеструшки в гнездовании в зависимости от возраста. *A* – распределение возраста первого гнездования среди особей, окольцованных птенцами на контролируемой территории. *B* – вероятность гнездования (вероятность поимки на гнезде, p_x) особи, окольцованной птенцом и дожившей до данного возраста по данным моделирования в программе MARK. Вертикальные отрезки обозначают 95% доверительный интервал.

возрастной вероятности отлова в репродуктивной части популяции существенны (рис. 6*B*). Модели, учитывающие пол особей (табл. 2, модели №№ 8 и 16), значительно лучше описывают данные, чем модели, в которых пол особей не учитывался (табл. 2, модели №№ 14 и 6).

Возврат особей в район рождения

Оценка доли вернувшихся в район рождения особей на основе таблиц дожития и вероятностных моделей привела к разным количественным показателям этих долей и разным результатам их сравнения. На основе таблиц дожития легко рассчитать, что доля рекрутирования самок (доля вернувшихся самок от общего количества слетков женского пола) составляла 7.2% ($CI_{95\%} \in [6.7, 7.8]$), а самцов – 8.6% ($CI_{95\%} \in [8.1, 9.2]$). Данные различия статистически значимы ($\chi^2 = 12.4$, $df = 1$, $p = 0.00043$). Расчеты в пакете программ MARK показывают, что доля рекрутирования самок составляла 10.9% ($CI_{95\%} \in [9.8, 12.0]$) и самцов 11.3% ($CI_{95\%} \in [10.3, 12.3]$). Эти различия статистически не достоверны ($\chi^2 = 0.709$, $df = 1$, $p = 0.4$). Моделирование в пакете программ MARK также показывает, что модель с учетом пола (модель № 16, табл. 2) в 2.5 раза хуже подтверждается данными, чем модель без учета половых различий в види-

мой выживаемости (модель № 8, табл. 2). Вероятно, долю вернувшихся в район рождения и самцов и самок, можно считать примерно одинаковой и равной в среднем 11.1% ($CI_{95\%} \in [10.4, 11.9]$).

Совокупный (в течение всей жизни) успех размножения особей, связь с продолжительностью жизни и возрастом первого размножения

Успех размножения в течение всей жизни особи может быть очень разным. Среди автохтонов самка за всю жизнь может производить от 0 до 41 слетка. Совокупный успех размножения самца может меняться от 0 до 52 слетков. Медиана совокупного числа слетков была равна 7 потомкам у обоих полов. Наиболее часто встречающееся совокупное число потомков (мода), равное 6 слеткам, также было одинаково для самцов и самок. В среднем, самка в течение жизни производила 9.1 слетка ($CI_{95\%} \in [8.7, 9.6]$), что примерно эквивалентно совокупному успеху самца – 9.6 слетка ($CI_{95\%} \in [9.2, 10.1]$) (критерий Манна–Уитни: $W = 235804$, $p = 0.34$). Если известна истинная выживаемость слетков (см. ниже), то среднее совокупное число птенцов всех особей, включая не доживших до первого репродуктивного сезона, будет равен 2.4 слетка для самца и 2.9 слетков для самки.

В исследуемой группировке мухоловки-пеструшки очень небольшое число особей вносило основной вклад в воспроизводство популяции в целом. Всего 23.4% самок (166 из 709) и только 24% самцов (202 из 843) выращивали половину от общего числа слетков, производимых всеми автохтонами — единственной группы, позволяющей судить о состоянии популяции в целом.

Совокупный успех гнездования птиц был прямо пропорционально связан с продолжительностью жизни самок и самцов (корреляция Спирмена, $r_s = 0.61$, $p = 2.2 \times 10^{-16}$ и $r_s = 0.68$, $p = 2.2 \times 10^{-16}$ соответственно) и не был связан с возрастом, в котором самки и самцы впервые приступали к гнездованию (корреляция Спирмена, $r_s = -0.052$, $p = 0.19$ и $r_s = -0.028$, $p = 0.43$ соот-

ветственно). Это обусловлено тем, что возраст первого гнездования был прямо пропорционален продолжительности жизни как среди самок, так и среди самцов (корреляция Спирмена, $r_s = 0.54$, $p = 2.2 \times 10^{-16}$ и $r_s = 0.50$, $p = 2.2 \times 10^{-16}$ соответственно для самок и самцов).

Проекционная матрица популяции, чувствительность (sensitivity) и эластичность (elasticity), истинная выживаемость слетков

На основе полученных оценок возрастной плодовитости, видимой выживаемости особей (ϕ_x) и вовлеченности особей каждого возраста в размножение (p_x) мы построили матрицы Лесли для самцов (P_m) и самок (P_f):

$$P_m = \begin{bmatrix} 0 & 1.28 & 2.10 & 2.35 & 2.59 & 2.86 & 1.90 & 2.63 & 3.09 \\ 0.113 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.540 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.451 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.392 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.378 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.435 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.231 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.526 & 0 \end{bmatrix},$$

$$P_f = \begin{bmatrix} 0 & 0.88 & 1.75 & 2.01 & 2.10 & 1.91 & 2.07 & 1.31 \\ 0.109 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.541 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.500 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.412 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.271 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.217 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.711 & 0 \end{bmatrix}.$$

Данные матрицы позволяют достаточно просто рассчитывать все интересующие демографические параметры популяции. Конечная скорость роста популяции автохтонов за период наблюдений, рассчитанная для самцов и самок, составила $\lambda_m = 0.748$ и $\lambda_f = 0.695$ соответственно. Доли птиц в равновесной (стабильной) возрастной структуре самцов равны 0.718, 0.108, 0.078, 0.047, 0.025, 0.012, 0.007, 0.002 и 0.0016, соответственно для слетков, годовиков, второгодков и так далее — до самцов в возрасте восьми лет. Доли самок в их равновесной возрастной структуре равны 0.689, 0.108, 0.084, 0.060, 0.036, 0.014, 0.004 и 0.004, соответственно для слетков, годовиков, второгодков и так далее — до самок в возрасте семи лет. Продолжительность поколения (generation time) равна 3.32 и 3.39 года, соответственно для самцов и самок.

Слетки обладали минимальной ожидаемой средней продолжительностью жизни (life expectancy) вне зависимости от пола: 1.22 ($\sigma_m^2 = 5.97$) и 1.21 ($\sigma_f^2 = 5.6$) года соответственно для слетков-самцов и слетков-самок. Особи, дожившие до первого года, имели максимальную ожидаемую продолжительность жизни: 1.94 ($\sigma_m^2 = 3.7$) и 1.96 ($\sigma_f^2 = 3.22$) года соответственно для самцов и для самок. С увеличением возраста ожидаемая продолжительность жизни постепенно снижается, доходя до минимума у самок в возрасте пяти лет (1.37, $\sigma_f^2 = 5.2$) и у самцов — в возрасте шести лет (1.35, $\sigma_m^2 = 5.62$).

Влияние элементов проекционной матрицы (демографических параметров) на конечную скорость роста можно оценить с помощью расчета чувствительности (sensitivities) и эластичности

(elasticities). Матрицы чувствительности для самцов (S_m) и самок (S_f) приведены ниже (не имеющие биологического смысла элементы матриц не указаны и обозначены точкой):

$$S_m = \begin{bmatrix} . & 0.042 & 0.030 & 0.018 & 0.010 & 0.005 & 0.003 & 0.001 & 0.001 \\ 1.843 & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & 0.286 & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & 0.201 & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & 0.122 & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & 0.062 & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & 0.022 & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & 0.018 & . & . \\ . & . & . & . & . & . & . & 0.004 & . \end{bmatrix},$$

$$S_f = \begin{bmatrix} . & 0.043 & 0.033 & 0.024 & 0.014 & 0.006 & 0.002 & 0.002 \\ 1.738 & . & . & . & . & . & . & . & . \\ . & 0.281 & . & . & . & . & . & . & . \\ . & . & 0.188 & . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & 0.112 & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & 0.061 & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & 0.027 & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . & 0.003 & . & . \end{bmatrix}.$$

Приведенные ниже матрицы эластичности для самцов и самок обозначены соответственно E_m и E_f :

$$E_m = \begin{bmatrix} 0 & 0.072 & 0.085 & 0.057 & 0.033 & 0.018 & 0.007 & 0.003 & 0.003 \\ 0.278 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.206 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.121 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.064 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.031 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.013 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.006 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.003 & 0 \end{bmatrix},$$

$$E_f = \begin{bmatrix} 0 & 0.054 & 0.083 & 0.069 & 0.043 & 0.015 & 0.005 & 0.003 \\ 0.272 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.218 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.135 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.066 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.024 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.008 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.003 & 0 \end{bmatrix}.$$

Чувствительность и эластичность хорошо демонстрируют, что ключевое значение для воспроиз-

водства популяции имеет выживаемость ювенильных особей (слетков). Выживаемость поло-

возрелых особей в возрасте одного и двух лет также существенно влияет на возобновление популяции. Выживаемость половозрелых особей старше двух лет вносит заметно меньший вклад в поддержание численности популяции.

Очевидно, что оценки видимой выживаемости слетков ϕ_0 ниже, чем их возможная истинная выживаемость (что отражено в низких значениях λ_m и λ_f), т.к. именно в этом возрастном классе происходит основное расселение особей и часть из них безвозвратно эмигрирует из популяции (см. “Связь особей с территорией гнездования и рождения” в “Материалах и методах”). Поэтому мы попытались оценить истинную выживаемость слетков. Конечная скорость роста λ^* , оцененная по динамике численности популяции, была равна 0.95. Для поддержания такой λ^* истинная выживаемость слетков мужского пола $\phi_{0,m}^*$ должна быть 0.252, а слетков женского пола $\phi_{0,f}^* = 0.317$. Такие обобщающие характеристики популяции как стабильное возрастное распределение и продолжительность поколения зависят от всех демографических параметров, включая параметр, оценивающий выживаемость слетков. Стабильное возрастное распределение, полученное на основе ϕ_0^* , для самцов 0.651, 0.173, 0.098, 0.047, 0.019, 0.008, 0.004, 0.0009, 0.0005 и самок 0.594, 0.198, 0.113, 0.059, 0.026, 0.007, 0.002, 0.001 (доли возрастных классов от слетков до особей максимального возраста). Продолжительность поколения, рассчитанная на основе истинной выживаемости слетков, равна 3.13 и 3.18 года, соответственно для самцов и самок. Ожидаемая средняя продолжительность жизни слетков при этом увеличилась до 1.49 ($\sigma_m^2 = 5.1$) и 1.62 ($\sigma_f^2 = 4.3$) года соответственно для слетков-самцов и слетков-самок.

ОБСУЖДЕНИЕ

В представленном исследовании описаны наиболее важные демографические характеристики изученной группировки мухоловки-пеструшки. Некоторые из полученных оценок очень сильно отличаются от аналогичных демографических показателей, полученных для этого вида в других частях гнездового ареала.

Пожалуй, одной из самых заметных особенностей западносибирской популяции мухоловки-пеструшки является способность формировать сверхплотные поселения. Трудно найти другую такую популяцию, в которой заселенность искусственных укрытий для гнезд доходила бы до рекордных величин в 97% при плотности гнездования до 13.1 пар/га. Даже минимальные зарегистрированные значения заселенности гнездовых домиков ~ 40% и плотности гнездования ~ 4 гнезд/га

в исследованной группировке соответствуют средним и даже максимальным значениям аналогичных показателей в некоторых других популяциях мухоловки-пеструшки в других частях ее гнездового ареала (Артемьев, 2008). Например, в Приладожье за 26 лет исследований (с 1979 по 2004 годы) заселенность искусственных гнездовых мест менялась от 9.9 до 41.8%, составляя в среднем примерно 31% (Артемьев, 2008). Формированию сверхплотных поселений мухоловки-пеструшки на юго-востоке Западной Сибири отчасти способствует практически полное отсутствие межвидовой конкуренции за искусственные места гнездования. В Германии в Нижней Саксонии, например, мухоловка-пеструшка занимает лишь 50% гнездовых домиков (Sternberg et al., 2002), в то время как оставшаяся половина искусственных укрытий для гнезд заселяется другими видами птиц-дуплогнезdnиков, преимущественно синицами.

Очень высокой и мало отличающейся от успешности гнездования мухоловки-пеструшки в других частях ареала (64.3–93.9%) остается результативность попыток размножения в исследованной группировке (Артемьев, 2008), несмотря на очень высокую плотность гнездования.

Статичное возрастное распределение исследуемой группировки птиц укладывается в границы очень высокой изменчивости состава населения птиц по соотношению возрастных классов, описанному для других популяций на обширном пространстве видового ареала (Артемьев, 2008; Соколов, 1991). В целом, по соотношению возрастных классов западносибирская популяция вида ближе к центрально-европейским популяциям, в которых доля иммигрантов несколько ниже, чем в североευропейских (Артемьев, 2008). Например, иммигранты в зависимости от пола составляют в Карелии 65–80% гнездового населения, на Куршской косе 50–70%, в северо-западной Германии 40–60% (Артемьев, 2008). Количество иммигрантов зависит от того, насколько хорошо в локальную популяцию возвращаются как птицы местного происхождения (рекрутирование), так и взрослые птицы после первого гнездования (автохтоны и иммигранты, становящиеся резидентами). Соотношение иммигрантов, резидентов и автохтонов таким образом отражает разную степень верности птиц территории гнездования и рождения в разных популяциях вида (Артемьев, 2008).

Работ, в которых для характеристики выживаемости особей мухоловки-пеструшки использовались вероятностные модели, очень мало (Артемьев, 2008; Chernetsov et al., 2009). По этой причине в представленном исследовании приводятся расчеты различных оценок выживаемости особей с использованием как таблиц дожития, так и ве-

роятностных моделей, чтобы расширить возможности для сравнения популяций.

Любой из этих методов в случае открытых популяций не позволяет оценить истинную выживаемость особей только на основе мечения и повторного отлова меченых особей на ограниченных участках. Такой подход не позволяет регистрировать безвозвратно эмигрировавших птиц и занижает тем самым показатели выживаемости особей. Оба способа оценки выживаемости особей — и вероятность дожития (s_x), и видимая выживаемость (ϕ_x) — являются результатом двух вероятностных процессов: вероятности выживания (истинной выживаемости) особей и вероятности их возврата на контролируемую территорию (site fidelity) (Lebreton et al., 1992). Вероятность регистрации птицы на конкретной территории при отлове особей на гнездах также зависит от способности особи войти в репродуктивную часть популяции (отстранение от гнездования из-за конкуренции за места для гнезд), вероятности гибели гнезд (хищники и неблагоприятные условия погоды) и собственно вероятности быть пойманной исследователем (определяется усилиями, направленными на отлов птиц, и используемыми методиками). Все эти факторы будут оказывать влияние на оценки выживаемости особей. Однако, как отмечалось выше, только способность птиц войти в репродуктивную часть популяции будет вносить основной вклад в вариацию вероятности регистрации птиц в репродуктивный период в зависимости от возраста особей. Вероятность гибели гнезд до отлова птицы на гнезде в целом низка, вероятность поимки очень высокая, и обе вероятности примерно одинаковы для всех возрастов и относительно постоянны в ходе исследования. Безусловно, некоторые птицы могут гнездиться за пределами контролируемого участка, а потом возвращаться на него (например, Высоцкий, 2000). Поэтому получаемые оценки доли неразмножающихся птиц с помощью расчета возрастной вероятности отлова определяют их максимальные возможные значения.

При построении таблиц дожития для некоторых групп особей, повторно отлавливаемых после мечения лишь через несколько лет, фактически предполагается нулевая смертность, что эквивалентно 100% возрастной выживаемости. В расчетах видимой выживаемости на основе истории встреч делается попытка оценить долю реально живших особей, но так и не зарегистрированных в данном возрасте. Поэтому чем менее заполнены истории встреч (определяется меньшей вероятностью регистрации особи в том или ином возрасте), тем существеннее будут различия в s_x и ϕ_x при прочих равных условиях. Однако верно и обратное: чем более заполнены истории встреч (выше вероятность регистрации особи в том или

ином возрасте), тем ближе будут значения s_x и ϕ_x . Результаты, приведенные в настоящем исследовании, напрямую демонстрируют оба варианта.

В историях встреч птиц неизвестного происхождения не отражена их жизнь от вылупления до первого гнездования. Истории встреч аллохтонов не содержат сведений о тех особях, которые не смогли гнездиться в течение первых лет их жизни. После первого же гнездования истории встреч автохтонов и особей неизвестного происхождения становятся очень близкими. Это приводит к тому, что вероятность их дожития и видимая выживаемость фактически совпадают. Следовательно, в тех популяциях, в которых большинство населения мухоловки-пеструшки представлено особями неизвестного происхождения (например, в североευропейских), процент возврата может давать хорошую и мало смещенную оценку возрастной выживаемости особей для данной группы птиц (особенно для самцов, у которых верность территории гнездования максимальна). Среди автохтонов, напротив, имеется значительное число особей, приступающих к гнездованию лишь через несколько лет после своего рождения. Среди них именно особи, не гнездящиеся в течение первых лет жизни, вносят основной вклад в несовпадение оценок вероятности дожития и видимой выживаемости.

В первые годы жизни птиц в изучаемой популяции, как среди самцов, так и среди самок, доля негнездящихся особей очень существенна, и тем не менее она остается в пределах минимальных и максимальных значений этого показателя, отмеченных для вида в целом: 51–91% самцов и 44–74% самок могут не гнездиться в возрасте года (Both et al., 2017). Однако, в отличие от большинства других популяций, на юго-востоке Западной Сибири доля негнездящихся самок существенно выше доли негнездящихся самцов (Both et al., 2017). Косвенно это может указывать на то, что конкуренция за самца между самками может быть не менее сильной, чем конкуренция между самцами за места для гнездования и за самок.

Характеристики выживаемости половозрелых особей мухоловки-пеструшки в западносибирской популяции, в целом, также расположены в пределах границ изменчивости данных показателей, известных для других популяций вида (Артемьев, 2008; Соколов, 1991). Доля возврата птиц при очень большой изменчивости (4.3–50.8% для самок и 19.6–58.9% для самцов), в целом, снижается от южных к северным популяциям (Sanz, 2001; Артемьев, 2008). Однако вероятность дожития и видимая выживаемость особей для некоторых возрастных классов в исследуемой популяции достигают очень высоких значений. Так, среди автохтонов для самок-первогодков вероятность дожития достигала 66.1% и для самцов-первогод-

ков — 59.5% (рис. 4). Эти значения приближаются к максимальным оценкам выживаемости, известным для мухоловки-пеструшки: в оптимальных лесных местообитаниях в зимовочном ареале в Западной Африке доля возврата мухоловок-пеструшек в некоторые годы может достигать до 67% (Salewski et al., 2000). По-видимому, оценки видимой выживаемости особей, полученные в настоящем исследовании, очень близки к истинной физической выживаемости птиц (Chernetsov et al., 2009).

Известно, что самцы мухоловки-пеструшки верны территории гнездования: практически все выжившие особи возвращаются на прежние места гнездования (Артемьев, 2008). В популяции мухоловки-пеструшки на юго-востоке Западной Сибири среди автохтонов и самцы, и самки демонстрируют одинаковую видимую выживаемость. Таким образом, в данной части ареала у самок меняется отношение к территории гнездования: по степени верности территории гнездования они приближаются к самцам (Гашков, 2003а). Верность территории гнездования самок является второй наиболее заметной особенностью изучаемой популяции мухоловки-пеструшки.

В исследовании, в котором применялся аналогичный метод оценки видимой выживаемости особей на Кушской косе Балтийского моря, было показано существенное различие в видимой выживаемости как между самцами и самками, так и между автохтонами и птицами неизвестного происхождения (Chernetsov et al., 2009). Авторами сделан вывод о том, что основной вклад в различия видимой выживаемости между особями разного пола и происхождения вносят не разные истинные выживаемости особей, а различия в верности птиц территории. Результаты нашего исследования можно рассматривать в качестве подтверждения их выводов: в тех популяциях, в которых верность территории гнездования для самцов и для самок одинаковы и средние значения гнездовой дисперсии равны (Гашков, 2003а), видимая выживаемость должна быть одинакова для самцов и самок (Chernetsov et al., 2009). Самкам неизвестного происхождения могут быть известны места для гнездования как на контролируемых нами участках, так и за их пределами, поэтому они могут менять их в течение жизни (Berndt, Sternberg, 1969), что в итоге выражается в несколько более низких значениях их видимой выживаемости.

Различные оценки выживаемости неполовозрелых особей для западносибирской популяции мухоловки-пеструшки также в целом не выходят за пределы варьирования этих показателей, оцененных в других популяциях: для самцов доля возврата ювенильных особей могла меняться от 0 до 16.6%, для самок — от 0.3 до 15% (Артемьев,

2008; Соколов, 1991; Nater et al., 2023). Видимая выживаемость слетков на юго-востоке Западной Сибири одна из самых высоких среди всех изученных популяций вида (Артемьев, 2008; Nater et al., 2023). В целом, возрастное распределение половозрелых и неполовозрелых особей в исследованной популяции ближе к центральноевропейским популяциям мухоловки-пеструшки, нежели к североευропейским (Артемьев, 2008).

Совокупный (за всю жизнь) репродуктивный успех особей можно сравнить только с аналогичным показателем нижнесаксонской популяции мухоловки-пеструшки в Германии, для которой подобные оценки были опубликованы (Sternberg, 1989). Западносибирская популяция мухоловки-пеструшки превосходит нижнесаксонскую по многим характеристикам совокупного репродуктивного успеха особей: в первой выше максимальное (в 1.1–1.4 раза), среднее и медианное число слетков. Вероятно, за счет менее сильной межвидовой конкуренции за места гнездования большая доля птиц западносибирской популяции может приступить к размножению раньше и практически непрерывно реализовывать попытки размножения в течение всей жизни, что и приводит к увеличению показателей совокупного репродуктивного успеха.

Проекционные матрицы популяций позволяют рассчитывать практически все демографические характеристики. Ожидаемая средняя продолжительность жизни особей в западносибирской популяции вида выше, чем в североευропейских популяциях (Артемьев, 2008). Мухоловка-пеструшка юго-востока Западной Сибири демонстрирует менее “быстрый” жизненный цикл по сравнению с многими другими видами мелких воробьиных птиц. Средняя продолжительность поколения мухоловки-пеструшки оказалась больше продолжительности поколения 61% видов птиц (Bird et al., 2020), причем нередко более крупных (в публикации продолжительность поколения мухоловки-пеструшки оценена в 4.1 года). Проекционные матрицы также позволяют рассчитывать необходимую истинную выживаемость неполовозрелых особей. По нашим расчетам, для поддержания наблюдавшейся динамики численности популяции истинная выживаемость слетков должна быть в пределах от 25.2 до 31.7% в зависимости от пола особей. По имеющимся оценкам, в стабильных европейских популяциях мухоловки-пеструшки от 23 до 29% слетков должны доживать до второго календарного года, т.е. до возраста первого гнездования (Lundberg, Alatalo, 1992). Считается, что для мелких воробьиных птиц в целом выживаемость неполовозрелых особей в пределах от 25 до 30% должна обеспечивать стабильное поддержание численности их популяций (Паевский, 1985). Если наши оценки истинной выживаемости верны, то это означает, что

55–56% самцов и 65–66% самок, вылетевших из гнезд на контролируемой территории, безвозвратно эмигрируют из локальной популяции и живут за ее пределами.

Чувствительность и эластичность конечной скорости роста, рассчитанные по проекционным матрицам популяции, позволили получить нетривиальный результат. Оказалось, что плодовитость и участие птиц в размножении (первая строка проекционных матриц P_m и P_f) не вносят основной вклад в λ . Наиболее влиятельными параметрами проекционных матриц популяции оказались только показатели возрастной выживаемости особей не старше двух лет. Самым влиятельным из этих демографических параметров популяции мухоловки-пеструшки на юго-востоке Западной Сибири является выживаемость неполовозрелых особей в период от вылета из гнезда до первого года жизни. Аналогичный вывод был сделан на основе анализа данных, полученных при многолетнем (34–64 года) мониторинге семи популяций мухоловки-пеструшки в Великобритании (Nater et al., 2023). В исследовании изменения в краткосрочных и долгосрочных темпах роста популяции в основном объяснялись вариациями в ежегодной выживаемости особей и их дисперсией (Nater et al., 2023). По-видимому, выживаемость слетков и особей в возрасте от одного до двух лет являются одними из самых существенных демографических параметров, определяющих динамику численности популяций мухоловки-пеструшки в целом во всех частях ее ареала (Артемьев, 2008; Паевский, 1985).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В популяционных исследованиях часто возникает потребность сравнить состояния популяций, как в разные периоды наблюдений и в разных частях ареала, так и в разных местообитаниях в пределах одной популяции. Для Томской обл. имеются данные о гнездовании мухоловки-пеструшки в городе и санитарно-защитной зоне Сибирского химического комбината (Гашков, 2003а; Куранов, 2017, 2018). Некоторые демографические характеристики данных группировок на урбанизированных и подверженных техногенному влиянию территориях резко отличаются от демографических параметров, полученных в настоящем исследовании (Гашков, 2003а; Куранов, 2017, 2018). Основные показатели выживаемости особей на этих территориях значительно ниже показателей выживаемости птиц в естественных местообитаниях. Возврат самок составлял 23–24%, самцов — 29–31%. Эти величины даже ниже доли возврата иммигрантов на нашей территории (35–40%). Возврат птенцов варьировал в пределах 2.4–8.4%, т.е. был в 1.3–4.6 раз ниже возврата птенцов в нашем исследовании. В итоге, в популяции на долю

автохтонов могло приходиться всего 6% самок и 15% самцов, в 2.9–5.5 раз меньше этих показателей, полученных в нашем исследовании. Имеющиеся в настоящее время данные не позволяют сделать однозначные выводы о состоянии этих группировок, поскольку демографические параметры характеризуют их состояние в конкретный момент времени, для которого они и были получены. Для того чтобы сделать обоснованные выводы о том, оказывают ли влияние антропогенные местообитания на состояние живущих в них группировок птиц, необходимо иметь количественную оценку состояния популяции, вычисляемую по общей методике. Такой методикой может служить матричное моделирование динамики популяций, и эта методика позволяет получить необходимый количественный показатель — меру приспособленности локальной популяции (Логофет, Уланова, 2021). Мы считаем, что приведенные в настоящей публикации сведения и использованные методы могут быть с успехом применены для решения подобных и аналогичных задач.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны С.С. Москвитину, Н.С. Москвитиной и С.И. Гашкову за постоянную помощь и поддержку при организации и проведении полевых работ в Томской области, Н.С. Москвитиной за обсуждение текста рукописи и ценные замечания к нему.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование в период с 2001 по 2021 годы проводилось в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121031600198-2. Первичные данные 2022 года и результаты исследований, представленные в данной публикации, получены за счет средств Российского научного фонда, РНФ (проект № 22-24-00468).

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 все птицы немедленно возвращались в природу. Исследуемый нами вид не включен в Список угрожаемых видов птиц Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП). Соответствие исследования меж-

дународным этическим стандартам подтверждено Комиссией МГУ по биоэтике (выписка из протокола заседания Комиссии № 89-о от 22 марта 2018 года).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемов А.В., 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала / под ред. В.Б. Зимины. М.: Наука. 266 с.
- Высоцкий В.Г., 2000. Структура локальной популяции у птиц на примере мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 27 с.
- Гашков С.И., 2003. Динамика миграционного процесса и характеристика индивидуальных сроков прилета в популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Популяционная экология животных. Материалы Международной конференции “Проблемы популяционной экологии животных”, посвященной памяти академика И.А. Шиловой / редкол.: Н.С. Москвитина (глав. ред.) и др. Томск: ТГУ. С. 219–222.
- Гашков С.И., 2003а. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Биолого-почвенный факультет: прошлое, настоящее и будущее. Материалы научной конференции, посвященной 125-летию основания ТГУ и 70-летию биолого-почвенного факультета, 23–24 апреля 2003 г. / редкол.: В.И. Гриднева (науч. ред.) и др. / под ред. С.П. Кулижского (науч. ред.) Томск: ТГУ. С. 34–39. (Вестн. Том. гос. ун-та. Серия “Биологические науки”. Приложение № 8. Материалы научных конференций, симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ).
- Гашков С.И., Бланк Е.В., 2003. Политерриториальность и полигиния мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) восточной периферии ареала // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Материалы 2 Междунар. орнитол. конф., (Россия, Улан-Удэ, 16–19 мая 2003 г.): [в 2 ч. / редкол.: Ц.З. Доржиев (отв. ред.) и др.] Ч. 1. Улан-Удэ: Бурят. гос. ун-т. С. 161–166.
- Зимин В.Б., 1988. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР / под ред. Э. В. Ивантера. Л.: Наука. 184 с.
- Куранов Б.Д., 2017. Сохраняемость мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* у восточной границы распространения // Русский орнитологический журнал. Т. 26. № 1425. С. 1291–1300.
- Куранов Б.Д., 2018. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscipidae) в юго-восточной части ареала // Зоологический журнал. Т. 97. № 3. С. 321–336. <https://doi.org/10.7868/S0044513418030066>
- Лихачёв Г.Н., 1955. Мухоловка-пеструшка (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) и её связь с гнездовой территорией // Труды Бюро кольцевания. Вып. 8. М.: Министерство сельского хозяйства СССР. С. 123–156.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2021. От мониторинга популяции к математической модели: новая парадигма популяционного исследования // Журнал общей биологии. Т. 82. № 4. С. 243–269. <https://doi.org/10.31857/s0044459621040035>
- Натыканец В.В., 2019. Встречи мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* и чернозобого дрозда *Turdus atrogularis* в окрестностях г. Братска (Иркутской обл.) в мае 2019 г. // Байкальский зоологический журнал. Т. 25. № 2. С. 123–124.
- Натыканец В.В., 2022. Дополненный список видов птиц в г. Братске (Иркутская обл.) и его окрестностях, встреченных в конце мая–первой половине июня (2019, 2021 и 2022 гг.) // Байкальский зоологический журнал. Т. 32. № 2. С. 51–57.
- Паевский В.А., 1985. Демография птиц. Т. 125 / под ред. О.А. Скарлато. Л.: Наука. 285 с. (Труды Зоол. ин-та АН СССР).
- Паевский В.А., 2020. Половая структура и поло-специфическая выживаемость в популяциях птиц (обзор) // Журнал общей биологии. Т. 81. № 4. С. 272–284.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. Т. 230 / под ред. В.А. Паевского. Л.: Наука. 233 с. (Труды Зоол. ин-та АН СССР).
- Чаун М.Г., 1958. Состав и динамика местных популяций мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях // Привлечение полезных птиц-дуплогнезников в лесах Латвийской ССР. Рига: АН ЛатвССР. С. 73–99.
- Anderson D.R., Burnham K.P., 1976. Population ecology of the mallard: VI. The effect of exploitation on survival: Report / U.S. Fish; Wildlife Service. 66 p. № 128.
- Berndt R., Sternberg H., 1969. Alters- und Geschlechtsunterschiede in der Dispersion des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) // Journal für Ornithologie. V. 110. № 1. P. 22–26. <https://doi.org/10.1007/BF01671133>
- Bird J.P., Martin R., Akçakaya H.R., Gilroy J., Burfield I.J., Garnett S.T., Symes A., Taylor J., Şekercioglu Ç.H., Butchart S.H.M., 2020. Generation lengths of the world's birds and their implications for extinction risk // Conservation Biology. V. 34. № 5. P. 1252–1261. <https://doi.org/10.1111/cobi.13486>
- Both C., Burger C., Ouweland J., Samplonius J.M., Ubels R., Bijlsma R.G., 2017. Delayed age at first breeding and experimental removals show large non-breeding surplus in Pied Flycatchers // Ardea. V. 105. № 1. P. 43–60. <https://doi.org/10.5253/arde.v105i1.a2>
- Bowers E. K., Munclinger P., Bureš S., Kučerová L., Nádvorník P., Krist M., 2013. Cross-fostering eggs reveals that female collared flycatchers adjust clutch sex ratios according to parental ability to invest in offspring // Molecular Ecology. V. 22. № 1. P. 215–228. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/mec.12106>
- Caswell H., 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Second edition. Sinauer Associates, Inc. 722 p.
- Chernetsov N., Kishkinev D., Gashkov S., Kosarev V., Bolshakov C.V., 2008. Migratory programme of juvenile pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, from Siberia implies a detour around Central Asia // Animal Behaviour. V. 75. № 2. P. 539–545. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007>
- Chernetsov N., Sokolov L.V., Kosarev V., 2009. Local survival rates of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* depend on

- their immigration status // *Avian Ecology & Behaviour*. V. 16. P. 11–20.
- Cormack R.M., 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals // *Biometrika*. V. 51. № 3/4. P. 429–438.
<https://doi.org/10.1093/biomet/51.3-4.429>
- Dennis B., Munholland P.L., Scott J.M., 1991. Estimation of growth and extinction parameters for endangered species // *Ecological Monographs*. June. V. 61. № 2. P. 115–143.
<https://doi.org/10.2307/1943004>
- Goodman L.A., 1969. The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors // *Biometrics*. V. 25. № 4. P. 659–681.
<https://doi.org/10.2307/2528566>
- Grant P.R., Grant B.R., 1992. Demography and the genetically effective sizes of two populations of Darwin's finches // *Ecology*. V. 73. № 3. P. 766–784.
<https://doi.org/10.2307/1940156>
- Grinkov V.G., Bauer A., Gashkov S.I., Sternberg H., Wink M., 2018. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia // *PeerJ*. V. 6. № 8. e6059.
<https://doi.org/10.7717/peerj.6059>
- Grinkov V.G., Bauer A., Sternberg H., Wink M., 2020. Heritability of the extra-pair mating behaviour of the pied flycatcher in Western Siberia // *PeerJ*. V. 8. e9571.
<https://doi.org/10.7717/peerj.9571>
- Grinkov V.G., Bauer A., Sternberg H., Wink M., 2022. Understanding extra-pair mating behaviour: a case study of socially monogamous European Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Western Siberia // *Diversity*. V. 14. № 4. P. 283.
<https://doi.org/10.3390/d14040283>
- Grinkov V.G., Sternberg H., 2018. Delayed start of first-time breeding and non-breeders surplus in the Western Siberian population of the European Pied Flycatcher // *bioRxiv*.
<https://doi.org/10.1101/387829>
- Hjernquist M.B., Thuman Hjernquist K.A., Forsman J.T., Gustafsson L., 2009. Sex allocation in response to local resource competition over breeding territories // *Behavioral Ecology*. V. 20. № 2. P. 335–339.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arp002>
- Järvinen A., 1989. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ibis*. V. 131, no. 4. P. 572–577.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1989.tb04792.x>
- Jolly G.M., 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration stochastic model // *Biometrika*. June. V. 52. № 1/2. P. 225–248.
<https://doi.org/10.1093/biomet/52.1-2.225>
- Jones O.R., Barks P., Stott I., James T.D., Levin S., Petry W.K., Capdevila P., Che-Castaldo J., Jackson J., Römer G., Schuette C., Thomas C.C., Salguero-Gómez R., 2022. Rcompadre and Rage – Two R packages to facilitate the use of the COMPADRE and COMADRE databases and calculation of life-history traits from matrix population models // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 13. № 4. P. 770–781.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13792>
- Laake J.L., 2013. RMark: An R interface for analysis of capture-recapture data with MARK: AFSC Processed Rep. / Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv. Seattle, WA. 25 p. № 2013-01.
- Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R., 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // *Ecological Monographs*. V. 62. № 1. P. 67–118.
<https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lifetime Reproduction in Birds, 1989. / Ed. by I. Newton. London: Academic Press Ltd. 480 p.
- Lundberg A., Alatalo R.V., 1992. The pied flycatcher. London: T & AD Poyser Ltd. 267 p.
- Morris W., Doak D., Groom M., Kareiva P., Fieberg J., Gerber L., Murphy P., Thomson D., 1999. A practical handbook for population viability analysis. The Nature Conservancy. 80 p.
- Nater C.R., Burgess M.D., Coffey P., Harris B., Lander F., Price D., Reed M., Robinson R.A., 2023. Spatial consistency in drivers of population dynamics of a declining migratory bird // *Journal of Animal Ecology*. V. 92. № 1. P. 97–111.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13834>
- Noon B.R., Sauer J.R., 1992. Population models for passerine birds: structure, parameterization, and analysis // *Wildlife 2001: Populations*. Springer Netherlands. P. 441–464.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-2868-1_34
- Program MARK: A gentle introduction, 2019. / Ed. by E.G. Cooch, G.C. White. 1201 p.
- R Core Team, 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for Statistical Computing. Vienna: Austria.
- RStudio Team, 2022. RStudio: Integrated Development Environment for R / RStudio, PBC. Boston, MA.
- Salewski V., Bairlein F., Leisler B., 2000. Recurrence of some palaearctic migrant passerine species in West Africa // *Ringed & Migration*. V. 20. № 1. P. 29–30.
<https://doi.org/10.1080/03078698.2000.9674224>
- Sanz J.J., 1997. Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ibis*. V. 139, # 1. P. 107–114.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04509.x>
- Sanz J.J., 2001. Latitudinal variation in female local return rate in the philopatric pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // *The Auk*. V. 118. № 2. P. 539–543.
<https://doi.org/10.1093/auk/118.2.539>
- Seber G.A.F., 1965. A note on the multiple-recapture census // *Biometrika*. V. 52. № 1/2. P. 249–260.
<https://doi.org/10.1093/biomet/52.1-2.249>
- Signorell A., et al., 2022. DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99.47.
- Slagsvold T., Roskaft E., Engen S., 1986. Sex ratio, differential cost of rearing young, and differential mortality between the sexes during the period of parental care: Fisher's theory applied to birds // *Ornis Scandinavica*. V. 17. № 2. P. 117–125.
<https://doi.org/10.2307/3676860>

- Sternberg H., 1989. Pied flycatcher // Lifetime reproduction in birds / ed. by I. Newton. London: Academic Press Ltd. Chap. Pied flycatcher. P. 55–74.
- Sternberg H., Grinkov V.G., Ivankina E.V., Ilyina T.A., Kermov A.B., Schwarz A., 2002. Evaluation of the size and composition of nonbreeding surplus in a pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* population: removal experiments in Germany and Russia // *Ardea*. V. 90. № 3. P. 461–470.
- Stubben C., Milligan B., 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R // *Journal of Statistical Software*. V. 22. № 11. P. 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i11>
- Therneau T.M., 2022. A package for survival analysis in R. R package version 3.4-0.
- Wagenmakers E.-J., Farrell S., 2004. AIC model selection using Akaike weights // *Psychonomic bulletin & review*. V. 11. № 1. P. 192–196. <https://doi.org/10.3758/bf03206482>
- White G.C., Burnham K.P., 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study*. V. 46, suppl. S120–S139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Wickham H., 2009. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. First edition. New York: Springer New York. 213 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-98141-3>

FROM POPULATIONAL OBSERVATIONS TO AN ASSESSMENT OF THEIR STATE: EXPERIENCE FROM A COMPREHENSIVE STUDY ON THE DEMOGRAPHIC PARAMETERS OF THE WESTERN SIBERIAN POPULATION OF THE EUROPEAN PIED FLYCATCHER, *FICEDULA HYPOLEUCA* (MUSCICAPIDAE, PASSERIFORMES)

V. G. Grinkov^{1, 2, *}, H. Sternberg^{3, **}

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory, 1, p. 12, Moscow, 119234 Russia

²Biology Institute, Tomsk State University, Leninsky prospekt, 36, Tomsk, 634050 Russia

³Ornithologische Arbeitsgemeinschaft für Populationsforschung Braunschweig, Braunschweig, 38104 Germany

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

**e-mail: helmut.sternberg@t-online.de

Key demographic parameters were calculated using the European pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) as a model species for the study of bird population ecology. In the Tomsk Region, southeastern part of western Siberia, birds nesting in nest boxes situated in natural forests for 22 years were continuously studied. Where possible, life tables, probability models (CJS), and population matrix models were employed in the calculation of demographics. A comprehensive study of population characteristics made it possible to compare them with the results of other research and to demonstrate the degree of divergence in the estimation of demographic parameters obtained using different methods. On average, nestlings successfully left their nests in 87.6% of breeding attempts. The percentage of immigrants, residents, and autochthons in the static age distribution of females amounted to 41.7, 25.3, and 33.0%, respectively, vs 30.8, 25.3, and 43.9% in males. The maximum age for female autochthons was 7 years, compared to 8 years for male autochthons. Male residents lived to be $x + 5$ years old, while female residents lived to be $x + 7$ years old. Autochthonous males and females showed about the same local survival rates. These were the highest in yearlings (0.54) and gradually decreased with the age of individuals. The local survival rate of males of unknown origins is comparable to that of autochthonous males. Females of unknown origins had the lowest local survival rates. Birds could start nesting as young as one year old and as old as six years. Ringing revealed that 68.9% of males started breeding in their first year of life, compared to 59.9% of females that started in their first year. Only 39.2% of females and 46.3% of males among the birds that survived and returned to our control sites started breeding as yearlings, vs 66.9% of two-year-old females and 71.1% of males. The proportion of the birds that returned to their birth place amounted to 11.1%. Females produced 9.1 fledglings on average per lifetime, vs 9.6 fledglings for males. The minimum life expectancy for fledglings was 1.2–1.49 and 1.2–1.62 years, vs the maximum life expectancy for individuals that survived for one year, which was 1.94 and 1.96 years for males and females, respectively. For males and females, the generation time was 3.13–3.32 and 3.18–3.39 years, respectively. The sensitivity and elasticity analysis of the population growth rate based on the constructed projection matrix revealed that it was the survival rate of juvenile and sexually mature individuals between one and two years of age that primarily drove the population growth rate. Using the demographic data obtained for the species' population in natural habitats in the Southeast of western Siberia and the population matrix model constructed on its basis, we believe it is possible to compare the state of populations inhabiting ecosystems, both unspoiled and disturbed (transformed), in various areas across the distribution range of the European pied flycatcher.

Keywords: population ecology, matrix model, demographic parameters, *Ficedula hypoleuca*, pied flycatcher, Western Siberia.

УДК 591.582.2:598.842.3

ВОКАЛИЗАЦИЯ ЧЕРНОГОЛОВОЙ ИВОЛГИ (*ORIOLOUS XANTHORUS*, *ORIOLOIDAE*, PASSERIFORMES): ПЕНИЕ САМОК И ДУЭТЫ

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

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

^bСовместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский
и технологический центр, Южное Отделение, Хошимин, 70000 Вьетнам

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

Поступила в редакцию 10.02.2023 г.

После доработки 07.04.2023 г.

Принята к публикации 20.04.2023 г.

Пение играет важную роль в коммуникации певчих воробьиных птиц. Долгое время считалось, что пение — это атрибут самцов, а редкие эпизоды пения самок рассматривались как отклонение. Однако в последнее время появляется все больше исследований пения самок, в связи с чем можно предположить, что это отнюдь не редкое явление. В данной работе изучали вокализацию черноголовой иволги (*Oriolus xanthornus*) в национальном парке Каттхен (Вьетнам). Выявили два варианта пения, достоверно различающихся по максимальной частоте и ширине частотного диапазона (у варианта 2 эти параметры выше). Вариант 1 птицы использовали чаще и в разных ситуациях: при спонтанном пении, в территориальных взаимодействиях, в дуэтах. Вариант 2 можно было услышать только в дуэтах либо при территориальных взаимодействиях, когда фокальная пара птиц также пела дуэтом. В разных вариантах пения не удалось выявить различий в синтаксисе и прочих параметрах песенных последовательностей. Также не выявили различий в синтаксисе варианта 1 при пении в разных ситуациях (спонтанное пение и дуэты). В одном случае удалось достоверно установить, что вариант 1 использует самец, а вариант 2 — самка. Предположительно, вариант 1 в целом свойствен самцам, а вариант 2 — самкам. Помимо этого, выявили 2 типа позывок данного вида.

Ключевые слова: иволги, *Oriolus*, дуэты, пение самок

DOI: 10.31857/S004451342307005X, **EDN:** SSLOIY

Акустическая сигнализация играет важнейшую роль в коммуникации птиц. Наибольшей сложности и разнообразия вокализация достигает у певчих воробьиных птиц (подотряд Passeri). Пение является многофункциональным сигналом, используемым для саморекламирования, привлечения партнера, территориальных взаимодействий и т.д. (Todt, Naguib, 2000; Forstmeier et al., 2001; Forstmeier, Balsby, 2002). Репертуары многих видов птиц содержат более одного типа песен (Krebs et al., 1981; Kramer et al., 1985; Иваницкий и др., 2011). Песни разных типов отличаются друг от друга набором вокальных элементов (нот, слогов, фраз и т.д.) (Catchpole, Slater, 2008). При этом границы между названными категориями могут быть условными (Podos et al., 1992). Пение традиционно считали атрибутом самцов и рассматривали с эволюционной точки зрения как проявление полового отбора (Andersson, 1994; Tobias et al., 2011). Способность самцов к пению считалось обусловленным, в числе прочего, неврологическими различиями между самцами и самками (Catchpole, Slater, 2008). Пение же самок счита-

лось редким явлением, причинами которого назывались гормональные нарушения (Byers, King, 2000; Catchpole, Slater, 2008).

Однако современные исследования показали, что пение распространено гораздо шире, чем считалось ранее, и, по всей видимости, поющие самки были у общего предка современных певчих птиц (Odom et al., 2014). Более того, пение самок известно не только у певчих, но также и у кричащих воробьиных (подотряд Tyranni) (Беме, Горещкая, 2016). В настоящий момент известно пение самок у таких видов, как: акациевый кустарниковый крапивник (*Thryophilus pleurostictus*) (Hall et al., 2015), кипрская каменка (*Oenanthe cypriaca*) (Patchett et al., 2021), обыкновенная лазоревка (*Cyanistes caeruleus*) (Sierro et al., 2021), садовый цветной трупиял (*Icterus spurius*) (Moyer et al., 2022) и т.д. Растущее количество исследований говорит о том, что ранние предположения об отсутствии пения у самок могли возникнуть из-за невозможности обнаружить этот паттерн (Riebel, 2003; Odom et al., 2014).

При этом особенности организации пения самок и его функциональное значение различаются от вида к виду. Пение самок обыкновенной лазоревки по акустической структуре очень похоже на пение самцов, но при этом у самок меньше размер репертуара и меньше длительность песен (Sierro et al., 2021). Репертуар самок восточной сialis (*Sialia sialis*) шире и преимущественно состоит из песен, общих с песнями партнеров этих самок (Sikora et al., 2020). Песенная вокализация самок акациевого крапивника, так же как и у самок лазоревки, отличается меньшим репертуаром и более короткими песнями (Hall et al., 2015). Кроме того, доля видов, у которых поют самки, широко варьирует от семейства к семейству: от 3% у славковых (Sylviidae) до 73% у кустарниковых сорокопутов (Malaconotidae) и 100% у птиц-лир (Menuridae) (Беме, Горещкая, 2016).

Таким образом, дальнейшее изучение пения самок важно для полного понимания роли вокализации в поведении и эволюции певчих воробьиных птиц. В качестве модельного вида для данного исследования выбрали представителя семейства иволговых.

Иволговые (Oriolidae) — монофилетичное семейство певчих воробьиных (Oscines) (Jonsson et al., 2010). Они распространены в восточном полушарии, преимущественно в Африке, тропической Южной Азии и Австралии (del Hoyo et al., 2016). Многие виды этого семейства имеют яркую окраску, обусловленную каротиноидами (LaFountain et al., 2013). Авторам не удалось найти литературных данных, которые бы детально описывали пение птиц данного семейства. Известно только, что эволюция пения и эволюция окраски иволг, по-видимому, шли независимо друг от друга (Matysioková et al., 2017). Поэтому целью данной работы является изучение вокального репертуара черноголовой иволги (*Oriolus xanthornus*) и, в частности, вокализации самок этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые исследования

Черноголовая иволга (*Oriolus xanthornus*) обитает в Индии, Южной и Юго-Восточной Азии, на Суматре и Борнео (Robson, 2005). В некоторых частях ареала этот вид мигрирует на зиму, но в Юго-Восточной Азии живет оседло (Wells, 2010). Гнездится с февраля по август (Wells, 2010). Самки и самцы этого вида окрашены сходно: самки имеют чуть меньшую по размеру черную “мантию” и легкий оливковый оттенок в оперении (Robson, 2005; Wells, 2010). Вид населяет мангры и леса, а также прилегающие к ним полуоткрытые биотопы и сады (Wells, 2010).

Полевые исследования проводили в национальном парке Каттхен (провинция Донгнай, Вьетнам). Даты проведения наблюдений: 13.01—18.03, 30.03—19.05.2022. Наблюдения проводили утром, в период с 6.00 до 11:00.

Местоположение каждой особи отмечали на навигаторе Garmin 66s. Всего было отмечено 23 точки. Расстояния между точками варьировали от 350 до 3000 м (среднее 1000, медиана 800, $n = 21$ (исключены крайние точки маршрутов)). В 10 точках были замечены только одиночные птицы, в остальных 13 были отмечены пары. Расстояние между точками позволяет сделать предположение о том, что в разных точках были записаны разные особи.

При каждой встрече отмечали количество одновременно наблюдаемых птиц, их возраст и пол (по возможности), тип вокализации (если птицы издавали какие-либо звуки). Вокализацию птиц записывали одновременно с визуальными наблюдениями с помощью магнитофона Marantz PMD-660 и микрофона Sennheiser ME66-K6. Суммарная длительность записей составила 4 ч 30 мин. При записи совместного пения вокализацию каждой особи комментировали голосом, для того чтобы при последующей обработке определять на записи, где чья вокализация.

Акустическая обработка

Акустический анализ записей голосов птиц проводили в ПО Raven Light 2.0.4 (Cornell Lab of Ornithology). При построении спектрограмм использовали окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье равную 256 точек.

Для анализа синтаксиса песенных последовательностей спонтанного пения использовали только те записи, которые содержали не менее 10 песен. Записи совместного пения брали с любым количеством песен по причине небольшого количества материала. Длительности записей спонтанного пения, включенных в анализ: 45—458 с (среднее 244 с, медиана 230 с, $n = 15$). Длительности записей совместного пения, включенных в анализ: 21—773 с (среднее 359 с, медиана 312 с, $n = 11$).

Первоначально для каждой фонограммы составляли каталог типов песен. Суммарно проанализировали 1286 песен. Тип песни у данного вида — это стереотипная комбинация звуков (нот) длительностью около 1—2 с, практически в неизменном виде повторяемая птицей по ходу пения. Количество типов песен — это (1) наблюдаемый размер репертуара (показатель структурной сложности пения).

Каждый тип песни был обозначен цифрой, а пение было суммарно представлено в виде последовательности цифр. Для дальнейшего анализа мы написали скрипт на языке Python 3 (Van Rossum, Drake, 2009), автоматически рассчитывающий следующие параметры песенных последовательностей и синтаксиса: (2) индекс линейности (S_{LIN}), (3) индекс постоянства (S_{CONS}) (Scharff, Nottebohm, 1991), (4) относительную энтропию первого порядка RE_1 (Briefer et al., 2010), (5) разнообразие пения (медианное количество разных типов песен на каждом отрезке из 10 песен),

(6) частоту смены напева (отношение переходов между песнями разных типов к общему числу переходов), (7) частоту пения (количество песен в минуту), (8) медианную длительность песен и (9) медианную длительность пауз между песнями.

На слух пение черноголовых иволг довольно отчетливо разделялось на 2 разных варианта, один из которых обладал более высокими частотами по сравнению с другим. Кроме того, эти 2 варианта использовались в разных ситуациях: вариант 1 можно было услышать как от одиночно поющей птицы, так и при различных вокальных взаимодействиях, в то время как вариант 2 исполнялся только при совместном пении пары птиц или при более сложных взаимодействиях. Чтобы выяснить, действительно ли пение распадается на 2 кластера по частотно-временным параметрам, мы проводили следующий анализ. Первоначально составили 2 общих популяционных каталога всех типов песен: один каталог содержал песни, относящиеся к варианту пения 1, а второй каталог — песни, относящиеся к варианту пения 2. Пение классифицировали на слух. Всего проанализировано 50 песен варианта 1 и 30 песен варианта 2. Далее измеряли параметры каждой отдельной песни (длительность, минимальную частоту, максимальную частоту, ширину частотного диапазона (т.е. глубину частотной модуляции), количество слогов, наличие/отсутствие вступления) и проводили статистическую обработку.

Статистическая обработка

Статистическую обработку осуществляли с помощью языка программирования Python 3.9.12 (Van Rossum, Drake, 2009) в среде разработки Jupyter notebook (Kluyver et al., 2016) с использованием библиотек Pandas 1.4.4 (McKinney et al., 2010), NumPy (Harris et al., 2020), Pingouin 0.5.3 (Vallat, 2018), Statsmodels (Seabold, Perktold, 2010), Scikit-learn (Pedregosa et al., 2011).

Для того чтобы выяснить, действительно ли пение черноголовых иволг распадается на несколько вариантов, проводили кластерный анализ (K-means, количество анализируемых кластеров: 1–10) с использованием библиотеки Scikit-learn. Выбор оптимального количества кластеров осуществляли методом локтя (elbow method).

Для анализа частотно-временных параметров песен, относящихся к двум разным вариантам пения, использовали метод логистической регрессии библиотеки Statsmodels. В данной модели вариант пения выступал бинарной зависимой переменной, а параметры отдельных песен — количественными предикторами. При построении модели в качестве зависимой переменной использовали только номер варианта, определенный на слух. Номер кластера для данной модели не использовали, т.к. подобный анализ фактически привел бы к дубликации результатов кластерного анализа. Первоначально провели тест на

мультиколлинеарность, по итогам которого максимальная частота оказалась в значительной степени скоррелирована с шириной частотного диапазона (корреляция Пирсона, $r = 0.69$, $p < 0.001$). Поэтому в дальнейшем при построении моделей одновременно использовали только один из этих параметров. В качестве пост-хок теста для значимых переменных использовали критерии Стьюдента и Манн–Уитни.

Анализ песенных последовательностей разных вариантов пения в дуэтах также проводили методом логистической регрессии. В этом анализе вариант пения выступал зависимой переменной, а вышеперечисленные параметры (индексы, энтропия, частота смены напева и т.д.) — предикторами. При построении моделей также сначала провели тест на корреляцию предикторов между собой, после чего из анализа удалили переменные, чей модуль коэффициента корреляции (корреляция Пирсона) составил 0.7 и более. Таким образом, остался следующий набор переменных: размер репертуара, медианная длительность песен, частота пения, частота смены напева, S_{LIN} , RE_1 . Для сравнения варианта пения 1 в условиях спонтанного и совместного пения провели аналогичный анализ.

Визуализацию результатов осуществляли с помощью библиотеки Matplotlib (Hunter, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Птицы пели на протяжении всего периода наблюдений, без заметной привязки к гнездовому сезону. Это касается и спонтанного, и совместного пения. 15.04.2022 была замечена пара из взрослой и молодой птиц, 22.04.2022 — семья из двух взрослых птиц и одной молодой, при этом одна из взрослых птиц пела вариантом пения 1.

Вокальный репертуар черноголовой иволги включает 2 типа позывок и пение, которое, в свою очередь, можно разделить на 2 варианта.

Первый тип позывок (“кошачьи крики”, рис. 1А) — резкий, “скрипучий” крик, напоминающий “кошачьи крики” обыкновенной иволги (*O. oriolus*) (Опаев, 2021). Птицы издают этот крик, как правило, отдельно от пения, без заметного внешнего воздействия.

Второй тип позывок (“свисты”, рис. 1В) представляет собой однообразные свисты с нисходящей частотной модуляцией, на слух похожий на “пиу”. Данный тип сигналов птицы издают одиночными криками либо довольно длительными сериями по несколько десятков звуков. Кроме того, этот тип криков может вклиниваться в песенную последовательность. У особи 1 в спонтанном пении были одиночные свисты, в то время как у особи 6 спонтанное пение закончилось последовательностью из более чем 20 свистов. Также этот тип криков птицы могут издавать во время дуэтов.

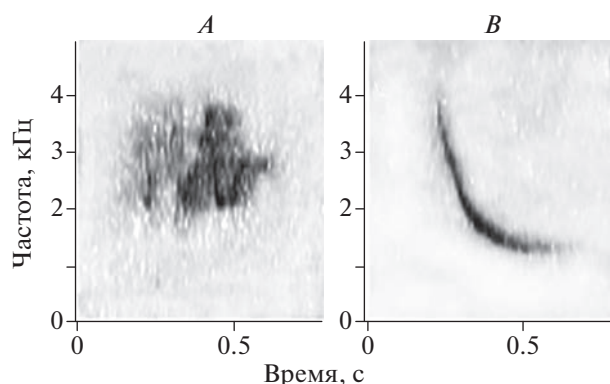


Рис. 1. Два типа позывок черноголовой иволги: *A* — тип 1 (“кошачьи крики”), *B* — тип 2 (“свисты”).

Пение черноголовых иволг представлено двумя вариантами, довольно легко различающимися на слух. Вариант 1 (“обычное” пение, рис. 2) используется птицами в разнообразных ситуациях: в спонтанном и совместном пении и во взаимодействиях с соседями. Данное пение зарегистрировано для 23 особей. Репертуары изученных особей включают от 1 до 14 типов песен пения данного варианта (среднее 3.9, медиана 3, $n = 23$). Каждая песня состоит из 1–4 слогов, в некоторых песнях может присутствовать вступление — короткий слог, отличающийся по структуре от остальных слогов. Как правило, вступление выше по частоте, чем остальная песня, и в нем может присутствовать зашумленность. Расстояние между вступлением и остальной песней больше, чем между остальными слогами песни. Большинство слогов в песнях не имеет заметной частотной модуляции, однако встречаются также слоги с восходящим, нисходящим и V-образным рисунками частотной модуляции.

Для спонтанного пения характерен режим редкой вариативности, о чем говорит низкие значения частоты смены напева и разнообразия. Всего было проанализировано 15 записей спонтанного пения от 10 разных особей. В 5 записях (4 разных особи) птицы использовали только 1 тип песни. В такой ситуации RE_1 стремится к нулю.

Метод логистической регрессии не позволил разделить вариант пения 1 в условиях спонтанного и совместного пения. Синтаксис и прочие параметры песенной последовательности этого варианта пения не меняются в зависимости от данного контекста.

Вариант 2 можно было услышать только в совместном пении либо при множественном взаимодействии (см. ниже). Иными словами, вариант 2 нельзя было услышать отдельно от варианта 1. Этот вариант пения в составе совместного пения удалось записать у 10 пар. Структурно он похож на вариант 1 (рис. 3). Репертуары каждой записанной особи включают 1–14 песен варианта 2 (среднее 2.3, медиана 2, $n = 10$). По рисунку частотной модуляции можно выделить восходящие, нисходящие, V-образные и П-образные слоги.

Частотно-временные параметры обоих вариантов пения приведены в табл. 1. На рис. 4 приведен график результатов кластерного анализа (график локтя). Внутрикластерная сумма квадратов сильнее всего понижается при переходе от одного к двум кластерам. На основании этого можно сделать вывод, что пение черноголовой иволги действительно распадается на 2 кластера. Центроиды для обоих кластеров приведены в табл. 2. При этом соотношение количества песен, отнесенных к одному и тому же кластеру на слух и с помощью K-means, и общего количества песен составило 0.86. Иными словами, в 86% случаев результаты машинного и ручного разделения совпадают.

Для того чтобы определить, какие из акустических параметров, перечисленных в методах, позволяют разделить отдельные песни на 2 разных варианта, применяли логистическую регрессию. По итогам регрессионного анализа была выбрана наилучшая (с максимальным параметром Pseudo R-square) модель, включающая 5 переменных, одна из которых (ширина частотного диапазона) статистически значимо ($p < 0.01$) влияет на классификацию песен к одному из двух вариантов (табл. 3). Иными словами, на основании значения ширины частотного диапазона можно с определенной уверенностью отнести конкретную песню к тому или иному варианту. Ширина частотного диапазона имеет нормальное распреде-

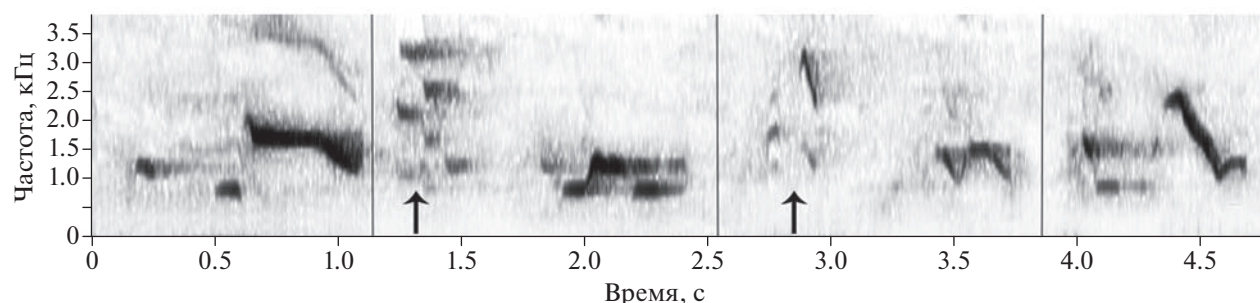


Рис. 2. Пение черноголовой иволги: 4 песни варианта 1. Стрелками указано вступление.

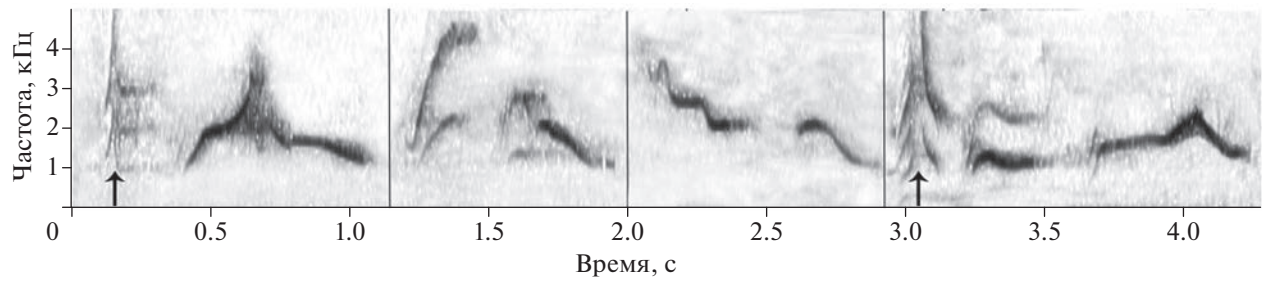


Рис. 3. Пение черноголовой иволги: 4 песни варианта 2. Стрелками указано вступление.

ление (тест Шапиро-Уилкса, $p = 0.23$), и критерий Стьюдента выявил различие между песнями разных вариантов в этом параметре ($t = -8.05$, $p < 0.001$). Аналогичные результаты получены для скоррелированного параметра максимальной частоты (тест Шапиро-Уилкса: $p = 0.45$, тест Стьюдента: $t = -9.06$, $p < 0.001$) (рис. 5). Однако для минимальной частоты достоверные различия (с учетом поправки Бонферрони на множественное сравнение) не выявлены (тест Манна-Уитни, $U = 549.5$, $p = 0.047$).

Совместное пение (в дальнейшем тексте для удобства мы называем этот тип взаимодействия дуэтом) было отмечено у 12 пар иволг (из них записаны дуэты у 10 пар). Во время дуэтов птицы могут находиться как в непосредственной близости одна от другой, так и на расстоянии нескольких десятков метров (например, с разных сторон дороги, проходящей через лес). Птицы также могут перемещаться, перекликаясь с помощью дуэтов. При этом птицы четко разделяются по вариантам пения: одна из них издает вариант пения 1, а вторая – вариант 2 (рис. 6). Однако установить, птицы какого пола используют каждый из вариантов, в большинстве случаев не представлялось возможным (кроме одного случая, см. ниже), т.к., во-первых, птицы чаще всего были скрыты лист-

вой, а во-вторых, половой диморфизм у данного вида выражен весьма слабо (Wells, 2010).

В табл. 4 приведены параметры песенных последовательностей обоих вариантов пения, а в табл. 5 – результаты логистической регрессии (лучшая модель не включает S_{lin}). Обнаружены различия только в RE_1 (тест Манна-Уитни, $U = 24$, $p = 0.01$). Общее количество песен разных вариантов в записях дуэтов было различным: песен варианта 1 было 5–97 штук на запись (среднее 29.9, медиана 17, $n = 10$), а песен варианта 2 было 2–71 штука на запись (среднее 13.1, медиана 4.5, $n = 10$). Между этими значениями есть статистическая разница (тест Манна-Уитни, $U = 22$, $p = 0.02$). При этом частота пения в разных вариантах не различалась (тест Манна-Уитни, $U = 46$, $p = 0.4$).

Восемь дуэтных записей начинались песней варианта 1. Из них в шести записях первоначальная последовательность песен варианта 1 составила 1–5 песен (среднее 3.2, медиана 3). Две записи начинались последовательностями из 14 и 21 песни варианта 1 соответственно, прежде чем появилась первая песня варианта 2. В оставшихся двух записях, начинавшихся с песен варианта 2, первоначальные последовательности состояли из одной и четырех песен этого варианта, после чего появилась песня варианта 1. Из всех записей только одна окончилась одной песней варианта 2;

Таблица 1. Частотно-временные параметры песен, относящихся к двум вариантам пения

Вариант пения	Описательная статистика	Частота, Гц		Длительность, с	Ширина частотного диапазона, Гц
		минимальная	максимальная		
1	min	423.53	1212.18	0.20	570.44
	max	1340.53	2944.54	1.11	2339.50
	mean	722.01	1963.04	0.57	1241.04
	std	168.15	424.35	0.23	429.61
	median	670.27	1882.45	0.57	1155.14
2	min	504.20	2218.49	0.29	1371.43
	max	1875.63	5122.69	1.38	4598.32
	mean	877.31	3396.30	0.66	2518.99
	std	350.55	801.80	0.23	804.41
	median	806.72	3378.15	0.65	2480.67

Примечание. Параметр “наличие вступления” опущен, т.к. является категориальным.

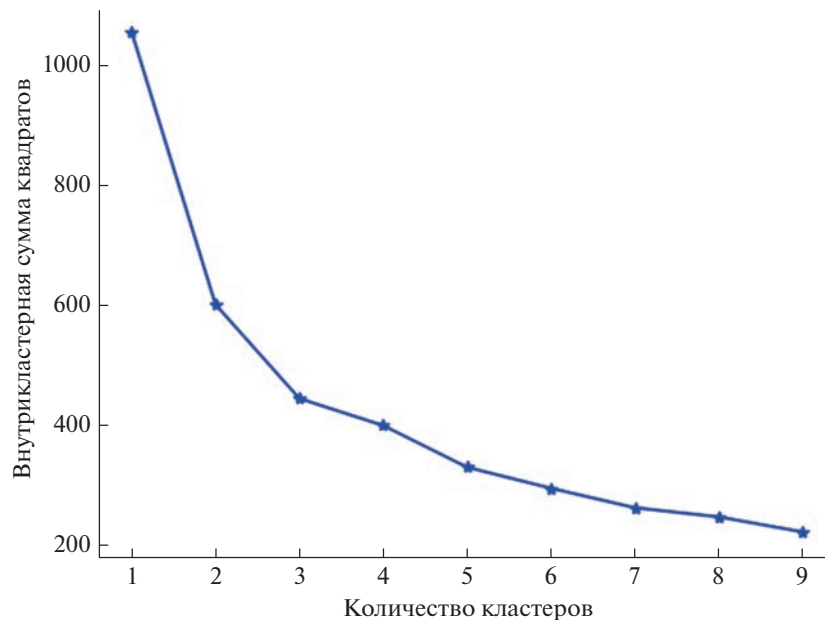


Рис. 4. График локтя для K-means кластеризации песен черноголовой иволги.

это была одна из записей, начавшихся с песни этого варианта пения. Остальные 9 завершились песней варианта 1. При этом в семи песнях длина завершающих последовательностей песен варианта 1 была 1–5 песен (среднее 2.4, медиана 2), а две оставшиеся песни закончились длительными последовательностями из варианта 1 (13 и 28 песен соответственно). При этом записи, которые начинались с длительных последовательностей песен варианта 1, и записи, которые оканчивались длительными последовательностями, — разные.

В восьми случаях были замечены вокальные взаимодействия между птицами с соседних участков. В трех случаях это были взаимодействия, напоминающие песенные дуэты (Searcy, Beecher, 2009): птицы (вероятно, самцы) находились на расстоянии примерно 50–100 м друг от друга и по очереди исполняли вариант пения 1. Еще в одном случае во взаимодействии принимали участие три соседние птицы. Такие взаимодействия длились несколько минут, после чего одна из птиц удалялась в глубь леса и постепенно пропадала из зоны слышимости.

Остальные пять случаев были более интересными, т.к. они, по-видимому, включали вокали-

зацию самок. В четырех ситуациях фокальные птицы пели дуэтом, а соседняя птица отвечала им 1 вариантом пения. Взаимодействие также длилось несколько минут, после чего одиночная птица удалялась и замолкала, а фокальная пара продолжала петь некоторое время. Еще в одной ситуации отмечено взаимодействие “пара на пару”: в каждой паре одна птица пела вариантом 1, а вторая — вариантом 2; изначальное расстояние между парами было около 100 м. В данной ситуации удалось установить пол птиц из фокальной пары. Пары постепенно сближались, продолжая петь, пока между ними не осталось около 30 м. После этого одна из пар замолчала, а фокальная пара продолжила петь какое-то время: при этом сначала с одного дерева пел самец вариантом 1, после чего самка с другого дерева ответила вариантом пения 2, и далее самец перелетел на дерево к самке и продолжил петь вариантом 1, в то время как самка замолчала.

ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе впервые детально описаны вокальный репертуар и акустическое поведение

Таблица 2. Параметры центроидов для двух кластеров песен, полученных в результате K-means

Кластер	Частота, Гц		Длительность, с	Ширина частотного диапазона, Гц
	минимальная	максимальная		
1	732.19	2033.11	0.59	1300.92
2	915.25	3813.69	0.64	2898.44

Примечание. Параметр “наличие вступления” опущен, т.к. является категориальным.

черноголовой иволги. Нам удалось выявить 2 варианта пения этого вида, используемых в разных ситуациях. Мы предполагаем, что данные варианты используют птицы разных полов, а именно вариант 1 поют самцы, а вариант 2 – самки. Обоснования этого вывода (помимо имеющегося единичного наблюдения) следующие. Вариант 1 используется птицами заметно чаще и в большем количестве ситуаций. Именно этот вариант пения более всего похож на классическое пение территориальных видов, когда самец поет в одиночестве и без заметных внешних воздействий (спонтанное пение) для обозначения территории и саморекламиривания (Catchpole, Slater, 2008). Поскольку такое вокальное поведение, согласно ранее накопленным данным, свойственно именно самцам (по крайней мере, в сложившейся парадигме пения птиц, Catchpole, Slater, 2008), то и мы делаем вывод, что вариант 1, вероятнее всего, исполняют самцы черноголовой иволги.

Вариант 2 можно было услышать только вместе с вариантом 1 (в дуэте либо при более сложном взаимодействии). При этом птицы, исполняющие дуэт, держались вместе (перемещались совместно, находились неподалеку друг от друга) и при этом не демонстрировали заметной агрессии друг к другу. На основании этого мы сделали вывод, что птицы, исполняющие дуэт, являются парой. При этом, если предположить, что вариант 1 поют самцы, то, вероятно, вариант 2 исполняют самки. Однако, в силу растущего количества информации об акустическом поведении самок самых разных видов певчих воробьиных птиц, мы не отрицаем обратной ситуации, когда более активная акустическая роль (т.е. вариант 1) на са-

Таблица 3. Параметры наилучшей модели логистической регрессии, описывающей различие песен в вариантах пения 1 и 2

Параметр	coef	z	p
Количество слогов	−1.18	−1.54	0.12
Ширина частотного диапазона, Гц	0.00	3.51	0.00
Длительность, с	3.76	1.55	0.12
Минимальная частота, Гц	0.00	1.63	0.10
Вступление	−1.87	−1.36	0.17
Pseudo R-square	0.63		
LLR p-value	0.00		

Примечания. Вступление – категориальный предиктор (уровни фактора: 0 и 1). coef – значения коэффициентов, z – значение Z-статистики, p – уровень значимости.

мом деле принадлежит самкам, а вариант 2 – самцам. Тем не менее для более удобного восприятия текста в дальнейшем мы будем называть вариант 1 пением самцов, а вариант 2 – пением самок.

По структуре отдельных песен (количество слогов, длительность, наличие вступления) пение самцов и пение самок очень похожи. Однако песни самок имеют в целом более высокую максимальную частоту, что, в свою очередь, приводит к более широкому частотному диапазону. За счет этой частотной разницы пение самцов и самок достаточно легко идентифицируется на слух после некоторой тренировки. Нам удалось выявить различия между параметрами песенных последовательностей в совместном пении самцов и самок. Модель показывает достоверное различие

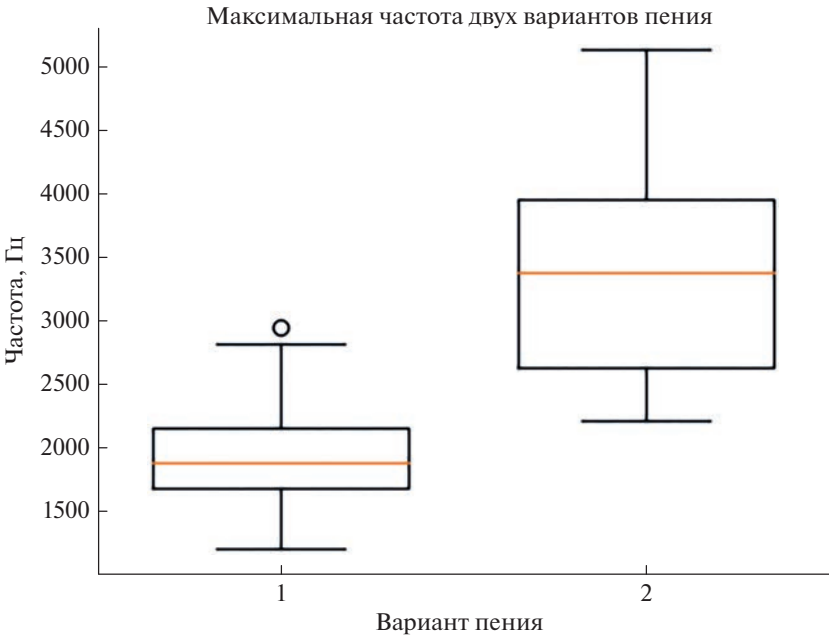


Рис. 5. Сравнение максимальных частот песен, относящихся к разным вариантам пения.

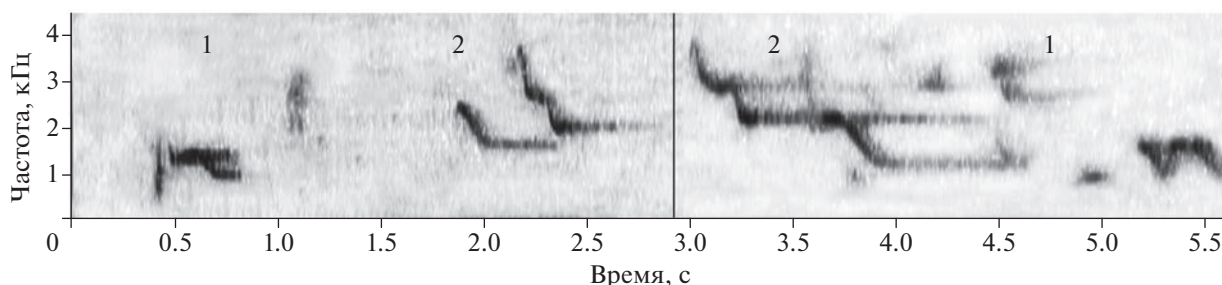


Рис. 6. Два примера совместного пения черноголовой иволги. 1, 2 — варианты пения.

двух вариантов пения, но при этом объясняет всего 52% дисперсии. При этом единственный параметр, который достоверно различается для двух вариантов пения, это относительная энтропия (RE_1). Однако различие в энтропии может быть следствием того, что песен самок в дуэтных записях достоверно меньше, чем песен самцов. Поскольку в нашем случае выборка недостаточно большая, такое различие в количестве песен самцов и самок на записях при недостаточной длительности каждой отдельной последовательности может сильно повлиять на значение энтропии. Поэтому данный результат мы склонны считать артефактом. При этом частота пения у самцов и самок не различается. Поскольку при расчете частоты пения учитывается длительность от первой до последней вокализации, а не полная длительность записи, то выходит, что самки поют более короткими по времени последовательностями, чем самцы. Мы также не выявили ситуативной изменчивости в синтаксисе и прочих параметрах песенных последовательностей у самцов (при спонтанном и совместном пении). Но, возможно, эту изменчивость не удалось обнаружить по причине маленькой выборки.

Большинство дуэтных записей начиналось и оканчивалось пением самцов, в т.ч. длительными последовательностями их песен. Учитывая этот

факт, а также изложенное в предыдущем абзаце, можно сделать следующее предположение. Вероятно, у самцов черноголовой иволги нет разделения пения по режимам (спонтанное и совместное), и дуэты формируются как “наложение” пения самок на спонтанное пение самцов. Иными словами, самец поет в обычном для него режиме, и периодически к его пению подключается самка, результатом чего становится совместное пение.

Самцы черноголовой иволги демонстрируют вполне типичную картину использования пения при территориальных взаимодействиях (Catchpole, Slater, 2008; Searcy, Beecher, 2009). К сожалению, удалось записать всего три межсамцовых взаимодействия, и поэтому статистический анализ в настоящее время невозможен.

Дуэтное пение известно для многих видов птиц (Hall, 2004). Согласно одной из гипотез, дуэт может выполнять функцию синхронизации и взаимной стимуляции партнеров перед размножением (Kunkel, 1974; Опаев и др., 2017). Однако гнездовой сезон у тропических птиц растянут (Kunkel, 1974), поэтому мы не можем четко установить приуроченность дуэтов к гнездованию. Тем более что дуэты фиксировались с самого начала наблюдений (т.е. с января), а гнездовой сезон, согласно литературным данным, начинается в феврале (Wells, 2010). К тому же у одной из пар

Таблица 4. Параметры песенных последовательностей для двух вариантов пения

Вариант пения	Описательная статистика	Размер репертуара	Длительность песен (median), с	Длительность пауз (median), с	Частота пения	Частота смены напева	S_{LIN}	S_{CONS}	RE_1	Разнообразие пения
1	min	1.00	0.29	0.29	2.27	0.00	0.43	0.57	0.00	1.00
	max	6.00	1.17	1.17	14.26	0.43	1.00	1.00	0.22	3.00
	mean	2.70	0.74	0.74	6.04	0.17	0.66	0.86	0.08	1.80
	std	1.64	0.30	0.30	3.59	0.16	0.24	0.14	0.09	0.67
	median	2.50	0.80	0.80	5.01	0.17	0.55	0.88	0.04	2.00
2	min	1.00	0.58	0.58	0.72	0.00	0.40	0.54	0.00	1.00
	max	4.00	0.98	0.98	23.08	0.54	1.00	1.00	0.06	3.00
	mean	1.90	0.80	0.80	6.46	0.18	0.87	0.92	0.01	1.65
	std	1.20	0.13	0.13	6.40	0.21	0.22	0.15	0.02	0.75
	median	1.50	0.82	0.82	4.94	0.16	1.00	1.00	0.00	1.50

Таблица 5. Параметры наилучшей модели логистической регрессии, описывающей различие в синтаксисе и прочих параметрах песенных последовательностей в вариантах пения 1 и 2

Параметр	coef	z	p
Размер репертуара	−4.15	−0.72	0.47
Длительность песен (median), с	−1.95	−0.63	0.53
Частота пения	0.03	0.21	0.83
Частота смены напева	40.54	0.77	0.44
RE ₁	−101.74	−0.78	0.43
Pseudo R-square	0.52		
LLR p-value	0.01		

Примечания. coef — значения коэффициентов, z — значение Z-статистики, p — уровень значимости.

иволг 22.04.2022 был замечен слеток, и у этой же пары 17.05 было отмечено вокальное взаимодействие дуэт + самец с соседнего участка, т.е. совместное пение в конкретном данном случае явно не было связано с копуляцией.

Отдельный интерес представляет роль совместного пения в территориальных взаимодействиях черноголовых иволг. По всей видимости, самки принимают активное участие в территориальных конфликтах, используя пение наравне с самцами. Согласно одной из гипотез, дуэты служат для совместной демонстрации в защиту какого-либо ресурса (Hall, 2004). Для тропических птиц, с их большой продолжительностью жизни, гнездовые участки зачастую являются дефицитным ресурсом (Stutchbury, Morton, 2001). Птицы могут защищать свою территорию дуэтом, потому что совместная защита является более эффективной, чем защита в одиночку, или потому что каждый член пары защищает территорию от соперников своего пола (Langmore, 1998). Птица любого пола, в случае гибели партнера, может сохранить свой участок и привлечь сюда нового партнера. Следовательно, самцы и самки одинаково заинтересованы в защите своих гнездовых участков (Stutchbury, Morton, 2001). Это положение вполне согласуется с наблюдаемой у черноголовых иволг ситуацией, когда самки не только поют совместно с самцами, но и принимают участие во взаимодействиях с соседними птицами. По всей видимости, вокализация обоих полов играет важную роль в коммуникации и территориальном поведении данного вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беме И.Р., Горещкая М.Я., 2016. Пение самок воробьинообразных птиц: исключение или закономерность? // Журнал общей биологии. Т. 77 (3). С. 239–246.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Малых И.М., 2011. Кон-трасты синтаксиса в рекламном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, Sylviidae) // Докл. Акад. наук. Т. 438. С. 570–573.
- Онаев А.С., 2021. Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации. Дис. ... докт. биол. наук. М.: ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 337 с.
- Онаев А.С., Лю М., Кан Д., 2017. Поведенческая экология желтокрылой кустарницы (*Trochalopteron* (*Garrulax*) *elliottii*, Timaliidae, Aves). 2. Вокальный репертуар // Зоологический журнал. Т. 96 (7). С. 805–817.
- Andersson M., 1994. Sexual Selection. Princeton: Princeton University Press. 624 p.
- Briefer E., Osiejuk T., Rybak F., Aubin T., 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach // J. Theor. Biol. V. 262. P. 151–164.
- Byers B.E., King D.I., 2000. Singing by female Chestnut-sided Warblers // Wilson Bulletin. V. 112. P. 547–550.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B., 2008. Bird song. Cambridge: Cambridge University Press. 2nd ed.
- del Hoyo J., Collar N.J., Christie D.A., Elliott A., Fishpool L.D.C., Boesman P., et al., 2016. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. V. 2: Passerines. Barcelona: Lynx Edicions and Cambridge: BirdLife International. 904 p.
- Forstmeier W., Balsby T.J.S., 2002. Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement // Behaviour. V. 139. P. 89–111.
- Forstmeier W., Kuijper D.P.J., Leisler B., 2001. Polygyny in the dusky warbler, *Phylloscopus fuscaus*: the importance of female qualities // Anim. Behav. V. 62. P. 1097–1108.
- Hall M.L., 2004. A review of hypothesis for the function of avian duetting // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 55. P. 415–430.
- Hall M.L., Rittenbach M.R.D., Vehrencamp S.L., 2015. Female song and vocal interactions with males in a neotropical wren // Front. Ecol. Evol. V. 3. P. 1–13.
- Harris C.R., Millman K.J., van der Walt S.J., et al., 2020. Array programming with NumPy // Nature. V. 585. P. 357–362.
- Hunter J.D., 2007. Matplotlib: A 2D Graphics Environment // Comput. in Science & Engin. V. 9. I. 3. P. 90–95.
- Jönsson K.A., Bowie R.C.K., Moyle R.G., Irestedt M., Christidis L., Norman J.A., et al., 2010. Phylogeny and biogeography of Oriolidae (Aves: Passeriformes) // Ecography. V. 33. P. 232–241.
- Kluyver T., Ragan-Kelley B., Pérez F., Granger B.E., Bussonnier M., Frederic J., et al., 2016. Jupyter Notebooks — a publishing format for reproducible computational workflows // International Conference on Electronic Publishing.
- Kramer H.G., Lemon R.E., Morris M.J., 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests // Anim. Behav. V. 33. P. 135–149.
- Krebs J.R., Ashcroft R., Orsdol K.V., 1981. Song matching in the great tit *Parus major* L. // Anim. Behav. V. 29. P. 918–923.
- Kunkel P., 1974. Mating systems of tropical birds: the effects of weakness or absence of external reproduction-timing

- factors with special reference to prolonged pair bonds // *Zeitsch. für Tierpsych.* V. 34. P. 265–307.
- LaFountain A.M., Frank H.A., Prum R.O., 2013. Carotenoids from the crimson and maroon plumages of Old World orioles (Oriolidae) // *Arch. Biochem. Bioph.* V. 539 (2). P. 126–132.
- Langmore N.E., 1998. Functions of duet and solo songs of female birds // *Trends in Ecol. and Evol.* V. 13. P. 136–140.
- Matysioková B., Friedman N., Turčoková L., Remeš V., 2017. The evolution of feather coloration and song in Old World orioles (genus *Oriolus*) // *Journal of Avian Biology*. V. 48, P. 1015–1024.
- McKinney et al., 2010. Data Structures for Statistical Computing in Python // *Proceedings of the 9th Python in Science Conference*. V. 445. P. 56–61.
- Moyer M.J., Rose E.M., Moreland D.J.A., Raza A., Brown S.M., Scarselletta A.L., et al., 2022. Female song is structurally different from male song in Orchard Orioles, a temperate-breeding songbird with delayed plumage maturation // *Journ. Field Ornith.* V. 93 (1). A. 3. <https://doi.org/10.5751/JFO-00073-930103>
- Odom K.J., Hall M.L., Riebel K., Omland K.E., Langmore N.E., 2014. Female song is widespread and ancestral in songbirds // *Nature Commun.* V. 5 (3379).
- Patchett R., Kirschel A.N.G., Robins King J., Styles P., Cresswell W., 2021. Female song in the Cyprus Wheatear *Oenanthe cyprica* // *Journ. of Ornith.* V. 162. P. 1199–1204.
- Pedregosa F., Varoquaux G., Gramfort A., Michel V., Thirion B., Grisel O., et al., 2011. Scikit-learn: Machine learning in Python // *Journ. of Mach. Learn. Research*. V. 12 (Oct). P. 2825–2830.
- Podos J., Peters S., Rudnicki T., Marler P., Nowicki S., 1992. The organization of song repertoire in song sparrows: themes and variation // *Ethology*. V. 90. P. 89–106.
- Riebel K., 2003. The “mute” sex revisited: vocal production and perception learning in female songbirds // *Advan. in the Study of Behav.* V. 33. P. 49–86.
- Robson C., 2005. Field Guide to the Birds of South-East Asia // Auckland: New Holland. Concise Ed. Edition. 544 p.
- Scharff C., Nottebohm F., 1991. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the Zebra Finch song system: implication for vocal learning // *J. Neurosci.* V. 11 (9). P. 2896–2913.
- Seabold S., Perktold J., 2010. Statsmodels: Econometric and statistical modeling with python. // *Proceedings of the 9th Python in Science Conference*. P. 92–96.
- Searcy W.A., Beecher M.D., 2009. Song as an aggressive signal in songbirds // *Anim. Behav.* V. 78. P. 1281–1292.
- Sierro J., de Kort S.R., Riebel K., Hartley I.R., 2021. Frequent female song in blue tits: behavioural context suggests a role in intrasexual competition // *Behav. Ecol.* <https://doi.org/10.1093/beheco/arak044>
- Sikora J.G., Moyer M.J., Omland K.E., Rose E.M., 2020. Large female song repertoires and within-pair song type sharing in a temperate breeding songbird // *Ethology*. V. 127. P. 166–175.
- Stutchbury B.J.M., Morton E.S., 2001. Behavioral Ecology of Tropical Birds. Cambridge: Academic Press. 165 p.
- Tobias J.A., Gamarra-Toledo V., García-Olaechea D., Pulgarín P.C., Seddon N., 2011. Year-round resource defence and the evolution of male and female song in suboscine birds: social armaments are mutual ornaments // *Journ. of Evolut. Biol.* V. 24. P. 2118–2138.
- Todt D., Naguib M., 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication // *Advances in the Study of Behavior*. V. 29. P. 247–296.
- Vallat R., 2018. Pingouin: statistics in Python // *Journal of Open Source Software*. V. 3 (31). P. 1026.
- Van Rossum G., Drake F.L., 2009. Python 3 Reference Manual. South Carolina: CreateSpace Independent Publishing Platform. 242 p.
- Wells D.R., 2010. The Birds of the Thai-Malay Peninsula. V. 2: Passerines. London: Christopher Helm. 1st edition. 848 p.

VOCALIZATION OF BLACK-HOODED ORIOLE (*ORIOULUS XANTHORUS*, ORIOULIDAE, PASSERIFORMES, AVES): FEMALE SINGING AND DUETTING

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

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

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

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

Singing is known to play significant roles in songbird communication. For a long time, singing was believed to be a male attribute, whereas rare episodes of female singing were seen as deviations. However, there has been more and more research on female vocals in recent times, suggesting this in no way to be a rare event. In this study, we investigated the vocalization of the Black-hooded oriole (*Oriolus xanthornus*) in the Nam Cat Tien National Park, southern Vietnam. We identified two singing variants significantly differing in both maximum frequency and frequency range, these parameters being higher in variant 2. Variant 1 appeared to be more often, being performed in various situations: spontaneous singing, territorial interactions, and duets. Variant 2 occurred only in duets or in territorial interactions where the bird focal pair also performed in duets. No syntax variation was found between the different singing variants. In addition, no variation was revealed in the syntax of variant 1 in the different situations (spontaneous singing and duets). In one observation, we reliably discovered that the male used variant 1, vs the female that used variant 2. Variant 1 is likely to usually be used by males, vs variant 2 usually being used by females. We also identified two types of calls for this species.

Keywords: orioles, *Oriolus*, duetting, female singing

УДК 569.614;551.89;550.84:551.87

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ И ИЗОТОПНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСТАТКОВ МАМОНТА *MAMMUTHUS PRIMIGENIUS* (PROBOSCIDEA, ELEPHANTIDAE) В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ (ЮЖНАЯ СИБИРЬ)

© 2023 г. Д. Г. Маликов^{a, *}, С. В. Святко^{b, **}, А. Н. Пыряев^{a, ***},
К. А. Колобова^{c, ****}, И. Ю. Овчинников^{a, *****}, Е. Л. Маликова^{a, *****}

^aИнститут геологии и минералогии имени В.С. Соболева СО РАН,
пр. Академика Коптюга, 3, Новосибирск, 630090 Россия

^b¹⁴CHRONO Centre for Climate, the Environment & Chronology, School of Natural and Built Environment,
Queen's University Belfast, Belfast BT7 1NN, Northern Ireland, UK

^cИнститут археологии и этнографии СО РАН,
пр. Лаврентьева, 17, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: dgmalikov@igm.nsc.ru

**e-mail: s.svyatko@qub.ac.uk

***e-mail: pyrayev@igm.nsc.ru

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

*****e-mail: ivovchinnikov@igm.nsc.ru

*****e-mail: malikovael@igm.nsc.ru

Поступила в редакцию 01.03.2023 г.

После доработки 23.05.2023 г.

Принята к публикации 26.05.2023 г.

Радиоуглеродное датирование остатков шерстистых мамонтов Минусинской котловины позволило уточнить особенности и сроки распространения вида на юге Сибири в позднем плейстоцене. В данной работе показано, что на юге Сибири мамонты были наиболее многочисленны в холодные периоды, а максимальной численности этот вид достиг в период последнего ледникового максимума. На данный момент нет ни одной находки мамонта, которую можно было бы с уверенностью отнести к теплому временному интервалу. Возможно, в теплые интервалы позднего плейстоцена условия на юге Сибири были неблагоприятны для постоянного обитания вида *Mammuthus primigenius*. В целом, мамонты Минусинской котловины сохраняют видоспецифические особенности содержания стабильных изотопов углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) в коллагене костей по сравнению с другими крупными травоядными. Для них отмечены максимально высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ с самыми низкими $\delta^{13}\text{C}$; северные олени, напротив, показывают самые низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ и высокие $\delta^{13}\text{C}$. Изотопный сигнал других видов растительноядных млекопитающих располагается между показателями мамонтов и северных оленей. Сравнение полученных данных стабильных изотопов углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) остатков шерстистых мамонтов Минусинской котловины с аналогичными показателями у животных севера Восточной Сибири выявляет существенные различия. Одна из возможных причин такого явления — различия в рационе животных Минусинской котловины и мамонтов других популяций. Однако сходные тенденции (относительно более низкое содержание $\delta^{15}\text{N}$ и более высокое содержание $\delta^{13}\text{C}$) в позднем плейстоцене характерны и для северных оленей, и для шерстистых носорогов Минусинской котловины. Это позволяет предполагать, что различия остатков мамонтов Минусинской котловины и мамонтов северных территорий по изотопному составу углерода и азота связаны не только с типом питания, но и с несколько разным изотопным фоном регионов, обусловленным местной средой.

Ключевые слова: шерстистый мамонт, Южная Сибирь, радиоуглеродное датирование, стабильные изотопы, поздний плейстоцен

DOI: 10.31857/S004451342308007X, **EDN:** GPQLHM

Уточнение времени вымирания различных видов мамонтовой фауны является одной из основных задач в изучении позднего плейстоцена Сибири. Понимание особенностей процесса

вымирания возможно только на основе систематического радиоуглеродного (^{14}C) датирования остатков вымерших видов животных. Среди всех представителей плейстоценовой фауны одним из самых интересных видов является шерстистый мамонт (*Mammuthus primigenius* (Blumenbach 1799)). Вопросу времени вымирания мамонтов посвящено множество работ (Кузьмин и др., 2001; Lister, Stuart, 2008; Puzachenko et al., 2017 и др.), в которых прослежена детальная хронология изменения ареала этого вида и процесса его вымирания. Окончательное вымирание вида произошло на о-ве Врангеля в голоцене — 3685 ± 60 ^{14}C л. н. (Kuitens et al., 2019).

К настоящему времени известно более полутора тысяч ^{14}C дат остатков шерстистого мамонта (Puzachenko et al., 2017). Однако географическое распределение датированных остатков весьма неравномерно. Основная масса ^{14}C дат получена для арктических регионов Сибири и территории Европы, тогда как для южных регионов Сибири радиоуглеродных датировок остатков мамонтов все еще мало. В сравнении с другими регионами Сибири, история фауны Минусинской котловины в целом, и мамонтов в частности, плохо освещена. Для данного региона получено десять ^{14}C дат остатков мамонта, находящихся в пределах 20100–18600 и 12160–11980 ^{14}C лет до н. в. (Кузьмин и др., 2001; Акимова, 2010). Это количество ^{14}C дат существенно меньше, чем для большинства других регионов Сибири.

Для уточнения истории *M. primigenius* в регионе нами было получено четырнадцать новых ^{14}C датировок по костным остаткам этого вида из девяти местонахождений, расположенных в разных частях Минусинской котловины. Тем самым мы смогли существенно увеличить количество ^{14}C определений остатков мамонта и уточнить историю присутствия этого вида на территории котловины. Также был проанализирован состав стабильных изотопов азота и углерода ($\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) костного коллагена шерстистого мамонта данного региона.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования был собран Д.Г. Маликовым в ходе экспедиционных работ 2011–2021 гг., а также частично получен в фондах Зоологического музея Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова (ЗМ ХГУ) и Хакасского национального краеведческого музея им. Л.Р. Кызласова (ХНКМ). Для радиоуглеродного и изотопного ($\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) анализа костного коллагена шерстистого мамонта были отобраны образцы от 12 костных остатков (табл. 1), собранных в различных местонахождениях Минусинской котловины (рис. 1А).

Для распределения радиоуглеродных датировок калиброванный возраст соотносился с климатическими событиями, зафиксированными на климатической кривой керна NGRIP Гренландии (Rasmussen et al., 2014). В данной работе к периоду последнего ледникового максимума (далее LGM) мы относим временной интервал 28660–20520 лет до нашего времени (н. в.) (Kuitens et al., 2019). Чтобы отобразить пространственное распределение находок на территории, авторами была построена карта, основой которой послужила цифровая модель рельефа (ЦМР) с сайта Геологической службы США (USGS) (<https://earthexplorer.usgs.gov/>). Вся обработка материалов дистанционного зондирования и оформление карты были выполнены в программном комплексе ArcGIS Pro.

Все ^{14}C даты, за исключением трех, были получены бензольно-сцинтилляционным методом; три даты были сделаны методом ускорительной масс-спектрометрии. Бензольно-сцинтилляционное датирование проводилось в лаборатории геологии кайнозоя, палеоклиматологии и минералогических индикаторов климата Института геологии и минералогии им. В.С. Соболева (ИГМ) СО РАН. Для выделения и очистки коллагена за основу была взята соляно-кислотная методика (Сулержицкий, 1987). Кость обрабатывали раствором HCl 1 : 1 до полного растворения минеральной части, в холодных условиях. Раствор коллагена отфильтровывали от примесей, а затем упаривали на водяной бане. Чтобы избежать омыления гуминовыми кислотами, коллаген обрабатывали раствором 0.1 M NaOH (Арсланов, Громова, 1970). Далее образцы высушивали, при этом они обугливались без доступа кислорода при температуре 800°C. Из угля был получен счетный препарат — бензол. Определение остаточной активности углерода выполнено на ультра-низкофоновом жидко-сцинтилляционном спектрометре-радиометре QUANTULUS-1220 (код СОАН).

Датирование методом ускорительной масс-спектрометрии выполнялось: на экспериментальной установке Ускорительный масс-спектрометр Института ядерной физики им. Г.И. Будкера (ИЯФ) СО РАН (код NSKA). Одна дата (код UBA) была выполнена в лаборатории ^{14}C CHRONO Centre for Climate, the Environment & Chronology (Queen's University Belfast, UK) на установке MICADAS (Ionplus Mini Carbon Dating System). Пробоподготовка образцов проводилась в соответствии с протоколами данной лаборатории (<http://14chrono.org/radiocarbon-dating/pre-treatment-analysis/>). Для вычисления возраста использован период полураспада ^{14}C , равный 5570 годам, возраст рассчитан от 1950 г. Радиоуглеродные даты были откалиброваны с использованием программы OxCal 4.4 (<https://c14.arch.ox.ac.uk/ox->

Таблица 1. Результаты ^{14}C датирования и анализа стабильных изотопов ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) остатков *Mammuthus primigenius* Минусинской котловины

Местонахождение	Координаты		№ на рис. 1	Коллекционный №	Кость	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	C/N _{at}	Лаб. шифр	^{14}C возраст, ВР	Cal ВР 95.4%	Источник
	с. ш.	в. д.										
Матур	~52.64	~89.44	1	ХНКМ 1719/6	Costa	-21.1	8.4	3.3	UBA-45634	36608 ± 1306	43256–39265	Данная работа
Река Оя*	?	?	2	ЗМ ХГУ 6344	Humerus	-22.0	7.2	3.1	NSKA-02215	41440 ± 358	44949–43422	Данная работа
						–	–	–	COAH-9548	27505 ± 240	31881–31121	
Кондаловская	54.17	91.41	3	ЗМ ХГУ 20015	Tibia	–	–	–	COAH-9983	30320 ± 600	34168–31797	Данная работа
Усть-Ерба	54.43	91.18	4	ЗМ ХГУ 6556	Tibia	–	–	–	COAH-9984	24485 ± 300	27297–25925	Данная работа
Новоселово аллювиальное	55.04	91.02	5	ЗМ ХГУ 6429	Scapula	–	–	–	COAH-9550	20490 ± 170	25125–24201	Данная работа
Новоселово аллювиальное	55.04	91.02	5	ЗМ ХГУ 6404	Pelvis	-21.2	5.9	3.1	NSKA-02212	20420 ± 169	25078–24130	Данная работа
						–	–	–	COAH-9549	16710 ± 110	20465–19910	
Река Чулым*	?	?	6	–	–	–	–	–	ГИН-2860	20200 ± 100	24578–23930	Сулержикский, 1997
Первомайское	54.61	90.94	7	**	Vertebra	–	–	–	COAH-9656	20110 ± 280	25020–23427	Данная работа
Средний Енисей*	?	?	8	–	–	–	–	–	ГИН-3017	20100 ± 300	25058–23396	Сулержикский, 1997
Шленка	~55.21	~91.92	9	–	Incisivi	–	–	–	ГИН-2863	20100 ± 100	24419–23838	Свеженцев и др., 1992
Река Чулым*	?	?	6	–	–	–	–	–	ГИН-3016	19960 ± 80	24191–23810	Сулержикский, 1997
Шленка	~55.21	~91.92	9	–	–	–	–	–	ГИН-2861	19700 ± 200	24182–23164	Сулержикский, 1997
Средний Енисей*	?	?	8	–	–	–	–	–	ГИН-2859	19500 ± 200	23845–23015	Сулержикский, 1997
Тарачиха	~55.05	~91.07	10	–	–	–	–	–	ЛЕ-3834	18930 ± 320	23741–22307	Лисицын, 1997
Шленка	~55.21	~91.92	9	–	Incisivi	–	–	–	ГИН-2862	18660 ± 2000	29060–18362	Свеженцев и др., 1992
Первомайское	54.61	90.94	7	**	Vertebra	-20.6	7.3	3.3	COAH-9729	18365 ± 230	22916–21800	Данная работа
Изыхский разрез	53.56	91.49	11	ХНКМ ВФ-1208	Incisivi	-19.7	10.0	3.2	COAH-9783	17955 ± 280	22395–21005	Данная работа
Черноусов лог	54.67	90.75	12	**	Costa	–	–	–	COAH-9673	16760 ± 135	20551–19893	Данная работа
Сартов Улус	54.10	91.50	13	ИГМ б/н	Scapula	-20.2	6.6	3.3	COAH-9890	14220 ± 160	17866–16920	Данная работа
Сартов Улус	54.10	91.50	13	**	Femur	-20.1	6.6	3.3	COAH-9891	14050 ± 145	17435–16610	Данная работа
Конжул	55.33	92.46	14	–	–	–	–	–	COAH-4954	12160 ± 175	14902–13611	Акимов, 2010
Конжул	55.33	92.46	14	–	–	–	–	–	COAH-4953	11980 ± 155	14297–13495	Акимов, 2010

* Точное место находки неизвестно.

** После проведения анализа образец не сохранился.

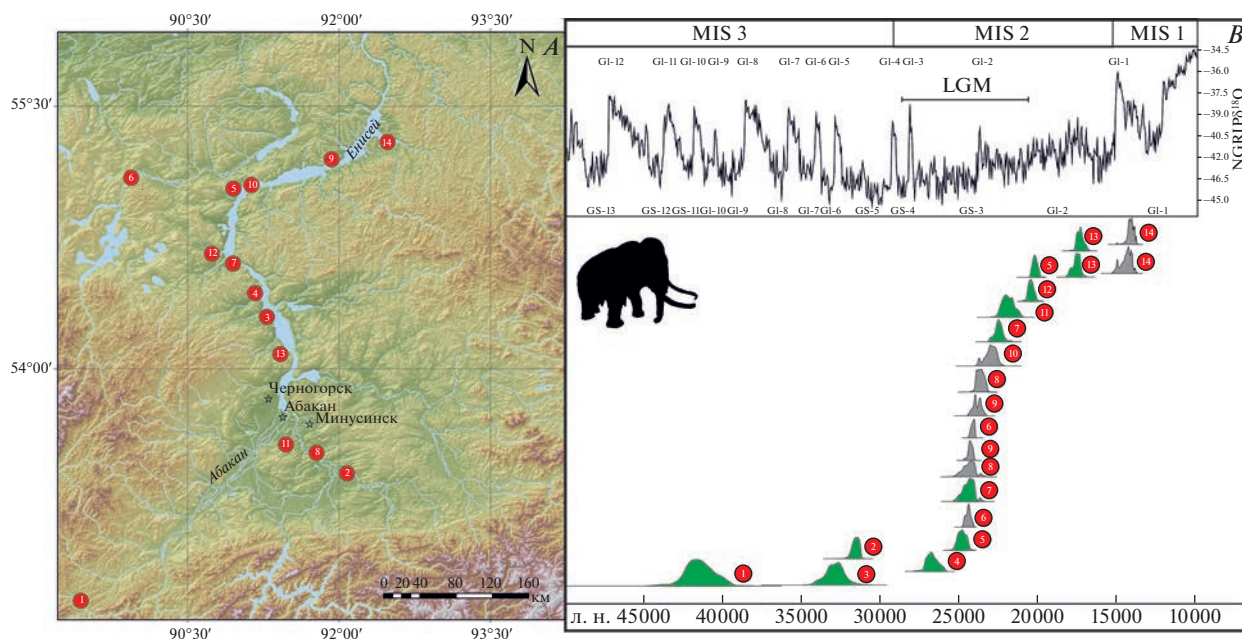


Рис. 1. Карта местонахождений (А) и распределения калиброванных возрастов (В) остатков шерстистых мамонтов *Mammuthus primigenius* из Минусинской котловины вдоль кривой $\delta^{18}\text{O}$ ледяного ядра NGRIP GICC05 (Rasmussen et al., 2014). Графики выражают распределение возраста в калиброванных годах при двух стандартных отклонениях (95.4%), зеленым цветом отмечены новые результаты, серым цветом — ранее опубликованные результаты. Местонахождения (красные кружки) отмечены цифрами, которые соответствуют номерам в табл. 1.

cal/OxCal.html) и калибровочной кривой IntCal20 (Reimer et al., 2020). IntCal20 — одна из трех современных калибровочных кривых, предназначенная для калибровки датировок проб Северного полушария. Радиоуглеродная калибровка необходима для сравнения ^{14}C возраста с хронологическими записями, полученными другими методами. Расчет возраста по ^{14}C предполагает, что содержание ^{14}C в атмосфере было постоянным, однако это не так. В атмосфере происходят колебания концентрации ^{14}C , поэтому калибровочная кривая имеет характерный вид с многочисленными вариациями, а график распределения калиброванного возраста может отличаться от нормального распределения (Reimer et al., 2009, 2020). Полученные кривые распределения калиброванных возрастов нанесены на климатическую кривую ядра NGRIP Гренландии (рис. 1В).

Данные о составе стабильных изотопов были получены в Аналитическом центре МИИ ИГМ СО РАН с помощью масс-спектрометра изотопных отношений IRMS FinniganTM MAT 253, снабженного приставкой пробоподготовки Flash EA 1112, работающей в комплексе с интерфейсом проточного режима Conflo III. В качестве газа-носителя использовался гелий марки 6.0. Образцы для масс-спектрометрии изготавливали из коллагена датированных образцов по вышеописанной методике.

Подготовленные пробы были измельчены и гомогенизированы. Полученный порошок заворачивался в оловянные капсулы (Thermo ScientificTM) в массе около 5 мкг, капсулы плотно сжимались для удаления воздуха и затем помещались в предварительную камеру автосемплера, где происходило замещение воздуха гелием. Произошло ли полное замещение воздуха, что было необходимо для анализа изотопного состава углерода и азота в коллагене, при заданных условиях эксперимента проверялось “холостым” запуском последовательности измерения. В качестве реактивов для заполнения реакторов использовались оксид меди и посеребренный оксид кобальта — в окислительном реакторе (900°C), восстановленная медная проволока — в восстановительном реакторе (680°C). Все реактивы были приобретены в Thermo ScientificTM. Температура хроматографической колонки поддерживалась постоянно на уровне 45°C. Изотопный состав углерода и азота определяли как отдельными измерениями, так и единовременным измерением с использованием “прыжка по массам” (mass jump), осуществляемым программными средствами. Измерения для каждого образца осуществляли как минимум до двух сходящихся значений. Все измерения проводились относительно материалов сравнения МАГАТЭ (International Atomic Energy Agency — IAEA): NBS-22 и IAEA-CH-7 для $\delta^{13}\text{C}$, и комплекса стандартов IAEA-N-1, IAEA-N-2,

USGS-25 для $\delta^{15}\text{N}$. Результаты представлены относительно международных стандартов VPDB для $\delta^{13}\text{C}$ и AIR для $\delta^{15}\text{N}$. Погрешность измерения стандартов не превышала 0.1‰ при определении $\delta^{13}\text{C}$ и 0.2‰ при определении $\delta^{15}\text{N}$.

Изотопный анализ образцов, датированных методом ускорительной масс-спектрометрии, проводился в соответствующих лабораториях по принятым в них методикам: в $^{14}\text{CHRONO}$ Centre for Climate, the Environment & Chronology (код UBA) методом EA-IRMS на установке Thermo Delta V Advantage IRMS с элементным анализатором Flash 112 (<http://14chrono.org/stable-isotopes/stable-isotopes-background/>). Аналитические работы проводились в Институте ядерной физики им. Г.И. Будкера (ИЯФ) СО РАН (код NSKA) в соответствии с методикой (Parkhomchuk, Rastigeev, 2011).

Байесовское моделирование представляет собой статистический вероятностный метод, с помощью которого возможно объединение различных геологических/археологических данных (стратиграфических, контекстуальных, культурных и т.д.) для оценки абсолютных определений возраста событий прошлого и для количественного измерения неопределенности этой оценки. Данный подход позволяет:

1. учитывать связи между отдельными датировками в процессе калибровки;
2. генерировать статистически уточненные даты, которые часто точнее, чем индивидуальные датировки;
3. построить надежные распределения вероятностей для определенных последовательных (этапы, фазы, перерывы) событий в контексте построенных моделей;
4. комбинировать абсолютные датировки, полученные различными методами для построения единых моделей.

В ходе построения моделей серии абсолютных дат дополняются контекстуальной (предварительной) информацией, например, взаимной стратиграфической позицией. Затем генерируются вероятности, с учетом введенных дополнительных данных. Полученная модель может включать в себя определение количества этапов (например, этапов функционирования археологического памятника), определение их последовательности, определение “выбросов”, т.е. определения абсолютного возраста, не согласующиеся с моделью.

Важной частью байесовских моделей является индивидуальный индекс согласия, который определяет, насколько хорошо согласуются апостериорные распределения (распределение дат, учитывающее дополнительные данные) со стандартизированной вероятностью (калиброванными датами в модели). Значения индивидуальных индексов со-

гласия конкретных дат должны превышать 60. Те даты, которые имеют индекс согласия ниже, являются статистическими выбросами либо требуют пересмотра построенной модели (Bronk Ramsey, 1995).

Байесовское статистическое моделирование выполнено в программе OxCal 4.4 и калибровочной кривой IntCal20. Поскольку исследуемые даты происходят из различных местонахождений и их невозможно включить в стратиграфические события, то применялось простое моделирование в рамках последовательности для статистического определения начала и конца исследуемого периода, определения выбросов среди дат (функция Sequence). В байесовской модели даты калибровались в рамках двух доверительных интервалов — 68.2 и 95.4% (Bronk Ramsey, 2009; Higham et al., 2014).

Для сравнения изотопных составов мы применяли непараметрические статистические тесты в силу малого количества элементов в выборках, разности дисперсий и ненормального распределения данных в некоторых выборках по тесту Шапиро—Уилка. Две выборки по одной переменной сравнивались с помощью непараметрического критерия Манна—Уитни. Три выборки по одному критерию сравнивались по непараметрическому ранговому тесту Краскела—Уоллиса. Мультивариантный тест PERMANOVA применялся для сравнения трех выборок по двум переменным, поскольку не все выборки продемонстрировали нормальное распределение. PERMANOVA является непараметрическим аналогом MANOVA, который определяет значимые различия между двумя и более группами на основе любой меры расстояния. Тест измеряет сумму квадратов внутри и между группами и использует F-тест для сравнения группы с межгрупповой дисперсией. Этот тест сравнивает результат F-теста с результатом случайных перестановок объектов между группами. В программе PAST учитывается среднее от 9999 перестановок (Anderson, 2001; Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Корректность полученных радиоуглеродных дат

Для двух остатков мамонта (экз. ЗМ ХГУ 6344, 6404) было получено по две ^{14}C даты в СОАН и NSKA. В обоих случаях были выявлены существенные расхождения в радиоуглеродном возрасте (табл. 1). Для экз. ЗМ ХГУ 6344 разница в возрасте составила 13935 лет. Разброс возраста для экз. ЗМ ХГУ 6404 не столь существенный, но также заметный и составляет 3710 лет. В обоих случаях даты, полученные в СОАН, оказались моложе в сравнении с датировками NSKA. В настоящее время мы не можем оценить, в которой

из лабораторий получен наиболее корректный результат. При этом данные, полученные в каждой лаборатории, неоднократно верифицировались и сравнивались как с данными других лабораторий, так и между собой.

Так, для верхней ископаемой почвы искитимского педокомплекса разреза Белово (Приобское лёссовое плато) в обеих лабораториях были получены ^{14}C даты — $23\,160 \pm 550$ л. н. (СОАН-2499) и $23\,114 \pm 793$ л. н. (NSKA-s821), показавшие одинаковый возраст (Сизикова и др., 2015). Датирование голоценового могильника Воденниково-1 в обеих лабораториях (лаборатория NSKA в этом исследовании отмечена как GV) показало вполне сопоставимые результаты для различного материала — древесины и кости (Матвеева и др., 2022). Проведение датирования 4 образцов ископаемой древесины из долины Актру в лаборатории СОАН и Института географии РАН (ИГАН) также показало достаточно близкий возраст (Назаров и др., 2016). Результаты радиоуглеродного датирования образцов ранненеолитических комплексов памятника Тартас-1 (Среднее Приморье) в лаборатории ИЯФ СО РАН практически полностью совпали с датами, полученными ранее в Центре археометрии им. К. Энгельхорна (Молодин и др., 2019). Таким образом, обе лаборатории (СОАН и NSKA) показывают сходные результаты. Поскольку подавляющее большинство датировок мамонтов в регионе были получены бензольно-сцинтилляционным методом, то для дальнейших хронологических построений для экз. ЗМ ХГУ 6344 и 6404 выбраны даты, сделанные в СОАН.

Распространение шерстистого мамонта в регионе

Для уточнения хронологии обитания шерстистого мамонта на территории Минусинской котловины нами было получено 14 датировок по 12 костям из девяти местонахождений (рис. 1А). Шесть дат были получены по остаткам мамонта из трех местонахождений Северо-Минусинской впадины, четыре даты — из местонахождений Саргов Улус, гора Кондаловская и Усть-Ерба в Сыдо-Ербинской впадине, и четыре — по остаткам из Изыхского карьера, р. Оя и р. Матур в Южно-Минусинской впадине. Таким образом, общее количество ^{14}C дат по остаткам *M. primigenius* (с учетом ранее опубликованных) Минусинской котловины составляет 25 дат по 21 образцу (табл. 1).

Полученная серия новых ^{14}C дат позволяет уточнить время обитания *M. primigenius* в Минусинской котловине (рис. 1В). Датировки, полученные по кости мамонта с р. Оя, фрагменту скелета мамонта с р. Матур, бивню из карьера Изых, а также данные предыдущих исследований по костям мамонта из окрестностей г. Минусинска (Кузьмин и др., 2001) подтверждают, что *M. primi-*

genius населяли всю территорию Минусинской котловины на протяжении второй половины позднего плейстоцена (рис. 1А). К каргинскому горизонту региональной стратиграфической схемы (соответствует морской изотопной стадии MIS 3) относятся три образца. Для образца с р. Оя получено две ^{14}C датировки, которые имеют существенные различия: $41\,440 \pm 358$ ^{14}C л. н. (NSKA-02215) и $27\,505 \pm 240$ ^{14}C л. н. (СОАН-9548). Пока нет возможности определить, какая из этих датировок более вероятная. Однако, несмотря на разницу в этих датах, в обоих случаях они соответствуют холодному интервалу внутри MIS 3: либо стадии GS-12 (NSKA-02215), либо стадии GS-5.2 (СОАН-9548) на NGRIP. Еще одна датировка, относящаяся к MIS 3, получена по ребру мамонта с р. Матур: $36\,608 \pm 1306$ ^{14}C л. н. (UBA-45634), что соответствует границе между GI-10 и GS-11. Последняя дата сделана по большой берцовой кости с пляжного местонахождения гора Кондаловская. Возраст кости составляет $30\,320 \pm 600$ ^{14}C л. н. (СОАН-9983), что соответствует калиброванному возрасту $34\,168\text{--}31\,797$ л. н. В этом временном интервале на кривой NGRIP зафиксировано два теплых события GI-5.2 и GI-6, но медианное значение калиброванного возраста $32\,882$ л. н. приходится на наиболее холодную часть события GS-6 (рис. 1В).

Все остальные даты относятся к MIS 2, при этом практически все (за исключением четырех) соответствуют LGM, причем от самого его начала (СОАН-9984) до финальной стадии (СОАН-9637). Все даты, относимые к периоду LGM, последовательно сменяют друг друга, не допуская существенных разрывов (рис. 1В); это позволяет предполагать постоянное присутствие вида *M. primigenius* в регионе. Еще две датировки по мамонтам с пляжного местонахождения Саргов Улус относятся к холодному этапу, соответствующему GS-2.1a на NGRIP. Самые молодые ^{14}C даты (СОАН-4953, $11\,980 \pm 155$ лет до н. в.; СОАН-4954, $12\,160 \pm 175$ лет до н. в.) получены по одной кости мамонта со стоянки Конжул в предгорьях Восточного Саяна (Акимова, 2010). Эти даты статистически неразличимы на уровне 95% доверительного интервала (статистическая близость была рассчитана с помощью критерия χ -квадрата в программе CALIB 8.1 (Stuiver et al., 2021)). Эти датировки соответствуют европейскому потеплению белинг в интервале от $14\,100$ до $14\,700$ лет до н. в. (Величко и др., 2017). Хотя не исключено, что данная особь проникла в регион в непродолжительный эпизод похолодания, соответствующий GI-1d кривой NGRIP ($13\,954\text{--}14\,075$ л. н. (Rasmussen et al., 2014)).

Несмотря на огромное количество памятников позднего палеолита в Минусинской котловине, обращает на себя внимание отсутствие в этом

регионе остатков мамонта на стоянках палеолитического человека моложе LGM. Единственным исключением является стоянка Кокорево 2, радиоуглеродный возраст которой по древесному углю из культурного горизонта — 13330 ± 110 ^{14}C л. н. Однако исследователи, изучавшие данный объект, считают, что данная датировка некорректна и возраст стоянки определяется в рамках 20000–21000 л. н. (Абрамова и др., 1991). Такая интерпретация была основана на находках орудий афонтовской культуры и на том основании, что на данном памятнике в большом количестве найдены остатки *M. primigenius*. Ранее считалось, что в Минусинской котловине мамонты вымерли не позже 15000 ^{14}C л. н. (18500 кал. л. н.), под влиянием охоты палеолитического человека (Ермолова, 1977). При этом согласно датировкам по мамонтам из местонахождения Саргов Улус (17900–16600 кал. л. н.) и со стоянки Конжул (14900–13500 кал. л. н.), представители этого вида продолжали встречаться в регионе и после LGM. Таким образом, новые данные по распространению мамонта в регионе допускают корректность ^{14}C даты для стоянки Кокорево 2.

Полученные данные указывают на присутствие *M. primigenius* в Минусинской котловине в финале плейстоцена, однако сколь долгим оно было — пока не ясно. Наибольшее количество датированных остатков мамонта относится к LGM, что, по всей видимости, указывает на наиболее подходящие условия для обитания вида в регионе. Небольшое количество остатков пост-LGM, возможно, свидетельствует о меньшей численности популяции или не столь частых миграциях из соседних регионов. Пока нет находок мамонта, которые можно с уверенностью отнести к теплomu временному интервалу. Возможно, в теплые интервалы позднего плейстоцена условия на юге Сибири были неблагоприятны для постоянного обитания вида *M. primigenius*. В то же время, применение байесовского моделирования показало несколько отличные результаты, которые приведены ниже.

Байесовское моделирование

Все имеющиеся даты мы включили в байесовскую модель в качестве единичной продолжительной фазы в рамках одной последовательности. В ходе создания модели все даты были откалиброваны с двумя доверительными интервалами (68.2 и 95.4%). На их основе была построена байесовская последовательность (рис. 2). Как мы видим, начало периода существования мамонта укладывается в промежутки: 1) от 41036 до 38798 л. н. (при доверительном интервале 68.2%), 2) от 42991 до 35841 л. н. (при доверительном интервале 95.4%). Все имеющиеся даты продемонстрировали высокие индивидуальные индексы

согласованности, что способствовало успешному созданию модели не было зафиксировано ни одного выброса. Как видно, наибольшей модификации подверглась дата из Шленки 18660 ± 2000 (ГИН-2862). Очевидно, это связано с большой погрешностью измерения, которая существенно выше, чем у большинства других образцов. Но, даже с учетом высокой погрешности измерения, данный экземпляр был корректно встроен в полученную модель. Конец исследуемого периода определяется периодами: 1) от 12013 до 10496 л. н. (68.2%), 2) от 12219 до 8107 л. н. (95.4%).

Таким образом, проведение байесовского моделирования показало практически непрерывный интервал обитания шерстистых мамонтов в Минусинской котловине на протяжении второй половины позднего плейстоцена. Причем применение данной методики не исключает сохранение популяции вида в регионе даже в начале раннего голоцена (около 10–8 т. л. н.). Такая интерпретация хотя и не может быть полностью исключена, но все фактические данные о распространении шерстистых мамонтов на Юге Сибири говорят об их более раннем вымирании, не позднее 12.5 т. л. н. (Кузьмин и др., 2001; Puzachenko et al., 2017 и др.). Немногочисленная информация из археологических объектов финала плейстоцена—начала голоцена в регионе (Акимова и др., 2017; Поляков и др., 2018) не дает свидетельств обитания вида в регионе в раннем голоцене. Поэтому присутствие мамонта в регионе после наиболее молодой (14.9–13.5 т. л. н.) находки со стоянки Конжул (Акимова, 2010) представляется маловероятным.

Анализ стабильных изотопов

Отличия мамонтов от других млекопитающих региона

Впервые для остатков шерстистых мамонтов Минусинской котловины были проведены измерения состава стабильных изотопов углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) костного коллагена. Для анализа было использовано семь датированных образцов, три из которых относятся к LGM и по два — к периоду пре-LGM и пост-LGM (табл. 1). Для сравнения были взяты собственные и опубликованные данные по $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для других млекопитающих этого региона, в том числе для северных оленей (*Rangifer tarandus* L. 1758) LGM (Iacumin et al., 2000), сайги (*Saiga tatarica* L. 1766) LGM (Jürgensen et al., 2017) и шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach 1799) пре-LGM (Malikov et al., 2020; Malikov, Pyrayev, 2021; Rey-Iglesia et al., 2021) и LGM (Rey-Iglesia et al., 2021).

Полученные значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для всех четырех отмеченных видов животных показали существенные различия, позволяющие на данный

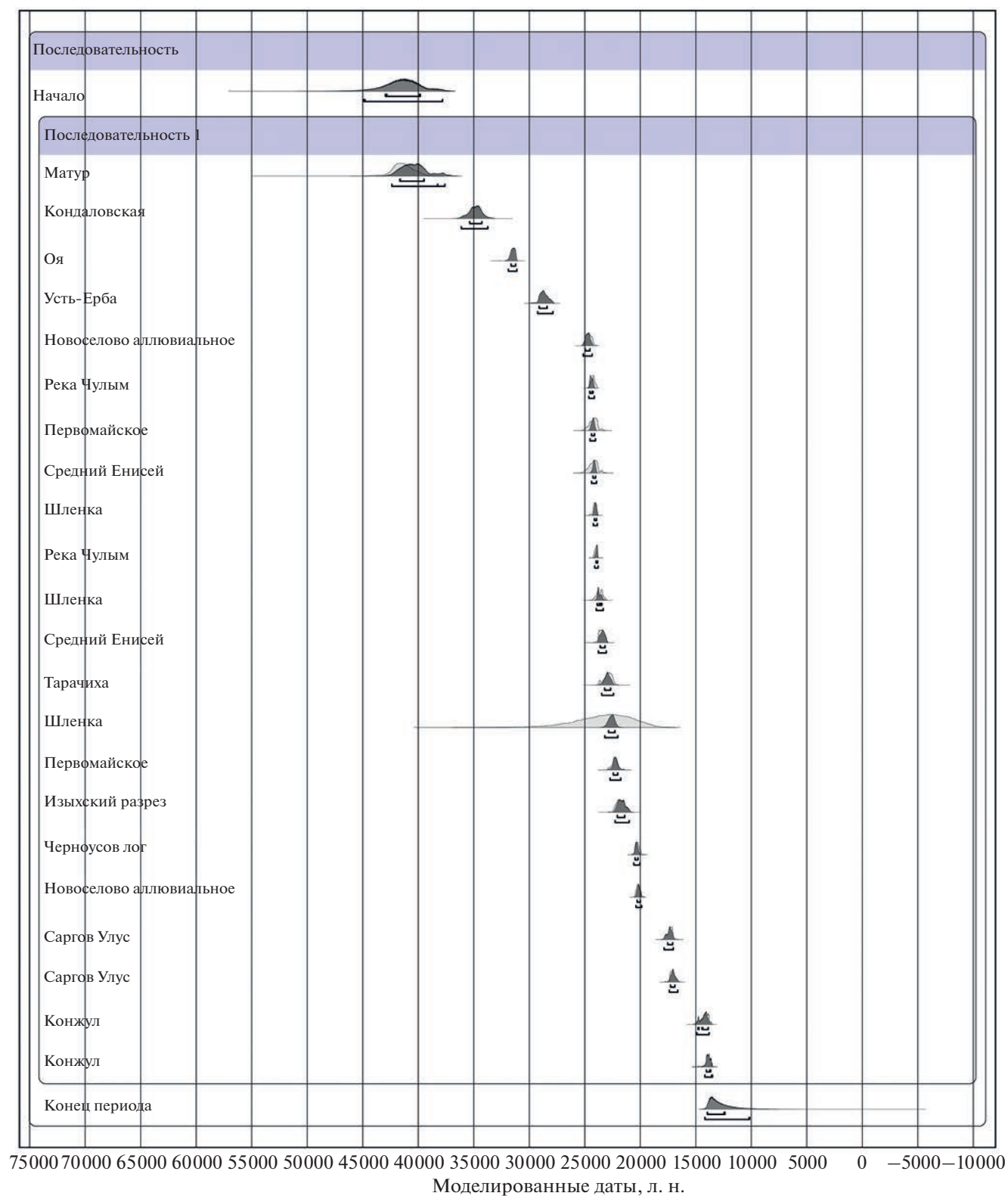


Рис. 2. Байесовская модель для определения хронологических границ обитания мамонтов в Минусинской котловине (создана в программе OxCal 4.4 с использованием калибровочной кривой IntCal20). Светло-серым цветом обозначены калиброванные не моделированные распределения возраста для каждого образца. Темно-серым цветом — моделированные возраста.

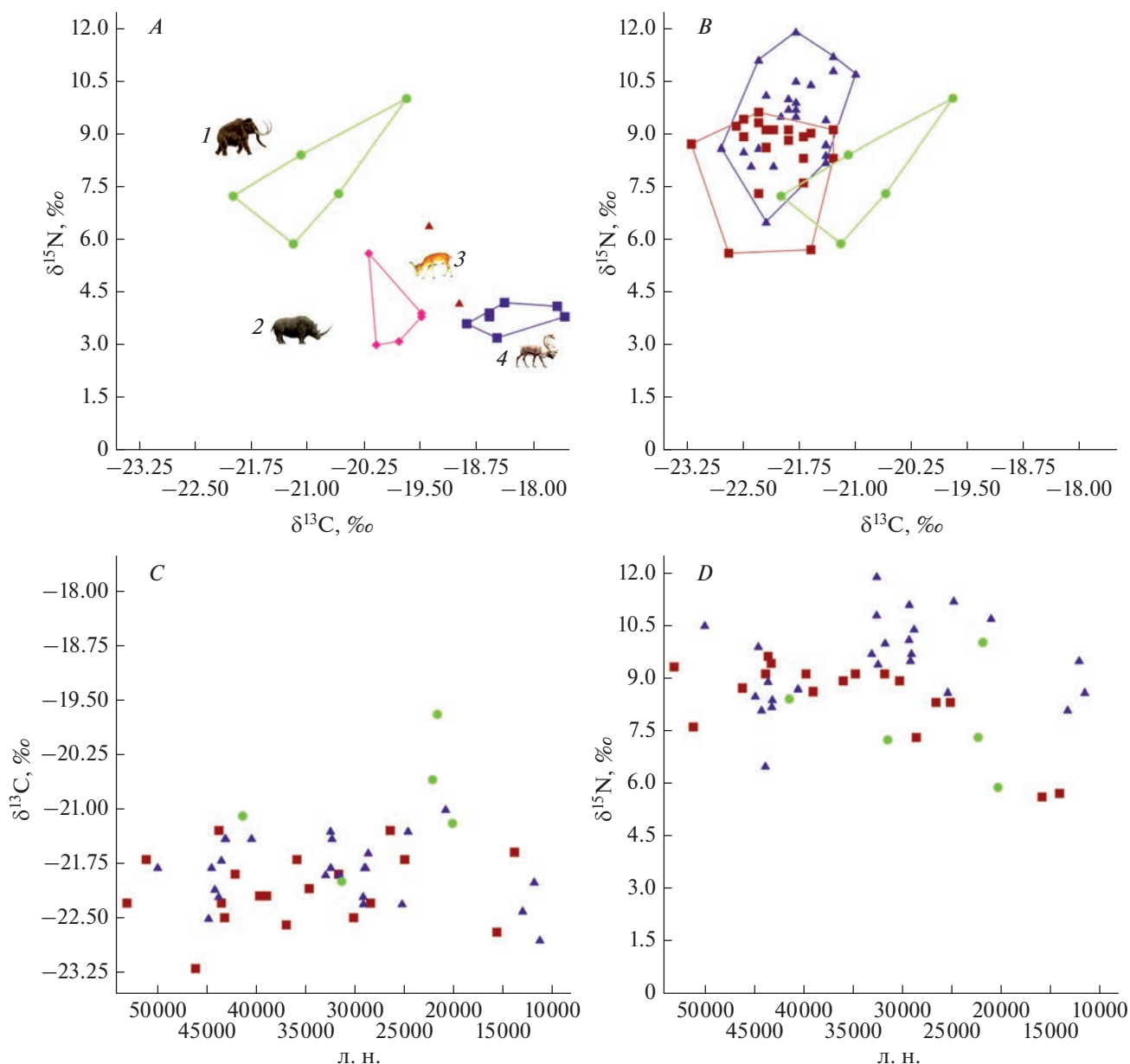


Рис. 3. Изотопный состав ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) коллагена мамонтов и других животных мамонтовой фауны. Изотопные показатели некоторых видов ископаемых млекопитающих Минусинской котловины (A): 1 – *Mammuthus primigenius*, 2 – *Coelodonta antiquitatis* (Malikov et al., 2020; Rey-Iglesia et al., 2021), 3 – *Saiga tatarica* (Jürgensen et al., 2017), 4 – *Rangifer tarandus* (Iacumin et al., 2000). Показатели $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ *M. primigenius* различных регионов Сибири (B). Изменение показателей $\delta^{13}\text{C}$ (C) и $\delta^{15}\text{N}$ (D) *M. primigenius* во времени. Для рисунков B–D зеленым кружком отмечены образцы из Минусинской котловины, синим треугольником – с Таймыра, коричневым квадратом – из бассейна р. Лена (Kuitens et al., 2019; Rey-Iglesia et al., 2021).

момент однозначно дифференцировать их на основании изотопных данных (рис. 3A). Так, у костного коллагена шерстистых мамонтов Минусинской котловины самые высокие показатели $\delta^{15}\text{N}$ – от 5.9 до 10‰. При этом значения $\delta^{13}\text{C}$, напротив, самые низкие, от –19.7 до –21.6‰. Полную противоположность показателям мамонта представляют данные по северному оленю (Iacumin et al., 2000): от 3.2 до 4.2‰ для $\delta^{15}\text{N}$ и от –18.9 до –17.6‰

для $\delta^{13}\text{C}$. Сайга и шерстистый носорог имеют промежуточные значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между шерстистым мамонтом и северным оленем.

Похожая картина, а именно крайние высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ и крайние низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ у мамонтов, по сравнению с другими травоядными видами (в т.ч. лошадьми, северными оленями, бычьими и носорогами, несмотря на существова-

ние этих животных в одних и тех же климатических условиях, а также факт того, что некоторые из них являются нежвачными животными), характерна и для других регионов “мамонтовой степи”, к примеру для памятников Моравии (Bocherens et al., 2015), юго-западной Франции (Bocherens et al., 2005), Якутии, Аляски и Бельгии (Bocherens, 2003), Восточной Берингии (Fox-Dobbs et al., 2008) и др. Таким образом, данное изотопное отличие мамонтов является не результатом местной специфики, а их видовой особенностью, что и было не раз отмечено исследователями (Szpak et al., 2010; Schwartz-Narbonne et al., 2015).

По современным представлениям, мамонты занимали определенную пищевую нишу среди других крупных травоядных “мамонтовой фауны”. Рацион мамонта включал преимущественно злаки и разнотравье, что подтверждается как анализом экскрементов мамонтов, так и изотопными данными, полученными при анализе костного коллагена (Kirillova et al., 2016; Schwartz-Narbonne et al., 2015; Puzachenko et al., 2017). Резкие изменения климата и ландшафтов в конце плейстоцена привели к изменению диеты мамонтов. Животные оказались вынуждены перейти с питания растениями засушливых биотопов, насыщенных минералами и питательными веществами, к растениям более влажных биотопов, имеющим меньшую питательную ценность. Изменения в рационе считаются одним из решающих факторов, вызвавших сокращение ареала и в итоге приведших к вымиранию мамонта (Kirillova et al., 2016; Puzachenko et al., 2017).

Сравнение мамонтов Минусинской котловины с мамонтами Севера Сибири

Проведено сравнение значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ мамонтов Минусинской котловины с аналогичными показателями у животных севера Восточной Сибири (п-ов Таймыр и долины р. Лена (Kuitens et al., 2019; Rey-Iglesia et al., 2021)). Для сравнения изотопного состава образцов мамонтов из трех регионов был применен непараметрический тест PERMANOVA ($F = 10.67$, $p = 0.0002$), который продемонстрировал существенную статистическую разницу между этими выборками. Апостериорный анализ (post-hoc) попарного сравнения выборок с поправкой Бонферрони показал, что все три группы существенно отличаются друг от друга.

Для определения характера этого различия нами было проведено еще несколько тестов. Распределение значений $\delta^{13}\text{C}$ на диаграмме размаха (рис. 4, значения 1–3) визуально демонстрирует сходство между выборками п-ова Таймыр и долины р. Лена, а также отличие этих выборок от вы-

борок мамонтов Минусинской котловины. Критерий Краскела–Уоллиса снова показал значительную разницу между всеми выборками по этой переменной ($H = 13.87$, $p = 0.0009$). Тем не менее, учитывая визуальное сходство значений выборок на диаграмме размаха, мы провели их попарное сравнение с помощью критерия Манна–Уитни. При этом были выявлены сходство выборок мамонтов с п-ова Таймыр и из долины р. Лена ($U = 187$, $p = 0.15$), а также значительное различие между выборками мамонтов Минусинской котловины, мамонтов п-ова Таймыр ($U = 18.5$, $p = 0.0017$) и мамонтов долины р. Лена ($U = 9$, $p = 0.0007$). Те же сравнения были проведены между выборками по показателям $\delta^{15}\text{N}$. На диаграмме размаха все три выборки выглядят различными. По критерию Краскела–Уоллиса все три выборки различны ($F = 11.5$, $p = 0.003$). При этом попарное сравнение по непараметрическому тесту Манна–Уитни показало значительную разницу между выборками п-ова Таймыр и долины р. Лена ($U = 147$, $p = 0.019$), между Минусинской котловиной и п-ова Таймыр ($U = 25$, $p = 0.004$), а также подобие выборок Минусинской котловины и долины р. Лена ($U = 36.5$, $p = 0.07$).

Таким образом, Минусинская котловина отличается от выборок п-ова Таймыр и долины р. Лена по переменной $\delta^{13}\text{C}$, в то время как последние выборки подобны одна другой. По $\delta^{15}\text{N}$ мамонты Минусинской котловины подобны мамонтам долины р. Лена, но отличаются от мамонтов п-ова Таймыр.

Как показало статистическое и визуальное сравнение, наиболее значительны различия в изотопных значениях углерода, в меньшей степени эти различия наблюдаются для азота (рис. 3B–3D). При этом, если крайние значения диапазонов вариаций во всех трех выборках перекрываются, то медианные значения и межквартильный размах значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ мамонтов Минусинской котловины не перекрываются с таковыми у особей севера Восточной Сибири (рис. 4, 1–3). Высокое перекрытие значений $\delta^{15}\text{N}$, вероятно, обусловлено большей зависимостью непосредственно от климатических колебаний, в первую очередь увлажнения (Iacumin et al., 2006). Признавая существенное перекрытие в значениях $\delta^{15}\text{N}$ указанных выборок мамонтов, мы все же предполагаем, что на уровне тенденции для *M. primigenius* Минусинской котловины характерны более низкие значения $\delta^{15}\text{N}$, чем для животных севера Восточной Сибири. Возможно, достоверность этих различий удастся показать в дальнейшем.

Только у одного образца (мамонт с р. Оя) значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ полностью совпадают с зоной вариации этих показателей у северных популяций. При этом наибольшие с северными популяциями отличия наблюдаются у особей (Новосе-

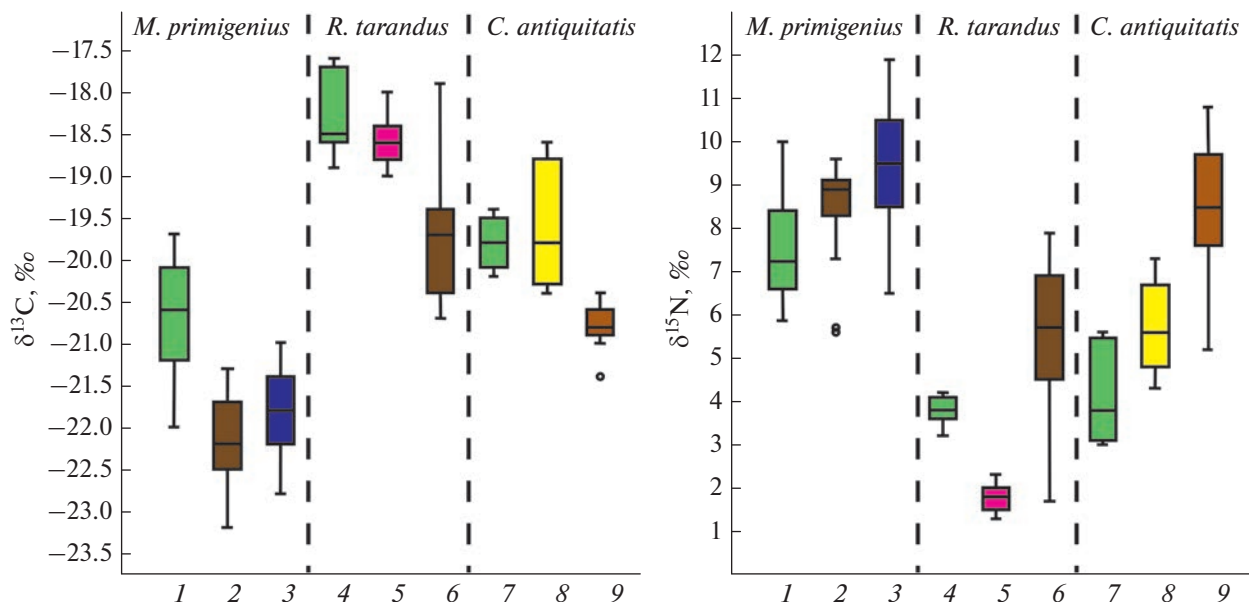


Рис. 4. Диаграммы размаха значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллагена мамонтов, северных оленей и шерстистых носорогов различных регионов. Минусинская котловина (1, 4, 7): 1 – *M. primigenius* (эта статья); *R. tarandus* (Iacumin et al., 2000); *C. antiquitatis* (Malikov et al., 2020; Rey-Iglesia et al., 2021). Север Восточной Сибири (р. Лена – 2, р. Малый Анюй – 6, 9): *M. primigenius* (Kuitens et al., 2019; Rey-Iglesia et al., 2021); *R. tarandus* и *C. antiquitatis* (Kirillova et al., 2015). Полуостров Таймыр (3): *M. primigenius* (Kuitens et al., 2019; Rey-Iglesia et al., 2021). Рыбинская впадина (5): *R. tarandus* (Iacumin et al., 2000). Забайкалье (8): *C. antiquitatis* (Rey-Iglesia et al., 2021).

лово, Первомайское и Изых), живших в LGM. Это позволяет предполагать, что либо условия жизни (совокупность климатических и геохимических факторов среды), либо рацион мамонтов Минусинской котловины были иными, чем у северных популяций этого вида.

Известно, что ниши питания и среды обитания для любого вида были относительно стабильны для всей территории мамонтовой степи (Schwartz-Narbonne et al., 2015, 2019, и др.). Однако между некоторыми регионами и временными интервалами изотопные ниши видов менялись, что предполагает адаптацию животных к местным климатическим условиям и/или изменения в структуре изотопов в основе пищевой сети.

В целом, существуют пространственные вариации $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ растений в зависимости от местных климатических и экологических условий, таких как температура и влажность. Наблюдаемые изотопные временные паттерны могут возникать по ряду различных причин, некоторые из которых могут быть одновременными (Iacumin et al., 2006): 1) сезонные и годовые изменения значений $\delta^{13}\text{C}$ растений; 2) сезонная смена типа растительности: в основном травы летом и больше мхов, лишайников и низкорослых кустарников зимой; 3) сезонные и годовые изменения значений $\delta^{15}\text{N}$ растений; 4) физиологическое воздействие, непосредственно связанное с наличием воды в экстремальных условиях окружающей среды (например,

в очень засушливых условиях). Известно, что у млекопитающих, испытывающих водный стресс, наблюдаются повышенные значения $\delta^{15}\text{N}$, за счет реутилизации мочевины при синтезе аминокислот, а также при потреблении растений, обогащенных $\delta^{15}\text{N}$ (обобщено в Hartman, 2011).

Более низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ могут указывать на увеличение количества атмосферных осадков, развитие лесного покрова и потребление растений, подверженных “эффекту полога” (Kohn, 2010; van der Merwe, Medina, 1991; Hofman-Kamińska et al., 2018). Например, современная мезофильная растительность имеет среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ –29.1‰, тогда как для растений сухих местообитаний это значение в среднем составляет около –26.9‰ (Wooller et al., 2007); поэтому травоядные, питающиеся последними, имеют более высокие соотношения $\delta^{13}\text{C}$. Таким образом, у животных, обитающих в засушливых условиях, наблюдается одновременное увеличение $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$. Соответственно, животные, питающиеся влажными кормами или лесной растительностью, имеют более низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$.

Для мамонтов Минусинской котловины повышенные значения $\delta^{13}\text{C}$ связаны с понижением $\delta^{15}\text{N}$, в сравнении с аналогичными показателями у мамонтов северных регионов. Согласно данным ряда исследований, доля лишайников в рационе животных была высока и возможно этим можно

объяснить наблюдаемые изменения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (Drucker et al., 2012; Hobbie, Högborg, 2012; Bocherens et al., 2015; Schwartz-Narbonne et al., 2019). В этих исследованиях показано, что грибы, перерабатывающие органический азот, могут вносить вклад в местную изотопную систему азота. Азот, выделяемый в почву после такой обработки, обеднен ^{15}N . Хотя, невозможно предположить, что основу рациона *M. primigenius* составляли только лишайниковые корма, особенно с учетом того, что схожие отклонения в изотопном составе отмечены и для других видов млекопитающих региона (рис. 4) (Malikov, Pyrayev, 2021). По-видимому, наблюдаемые особенности связаны с достаточно сложными процессами и не могут быть объяснены только климатическими особенностями произрастания растений и составом сопутствующих кормов животных. Данный аспект требует дальнейшего детального изучения на более представительном материале.

Возможно, различия в изотопном составе мамонтов Минусинской котловины и мамонтов северных территорий связаны не столько с рационом животных, сколько с иным изотопным фоном региона, обусловленным местной средой. Отличия в изотопном составе северных оленей, шерстистых носорогов и овцебыка, обитавших в Минусинской котловине, от популяций тех же видов из других областей уже отмечалось авторами (Malikov et al., 2020; Malikov, Pyrayev, 2021). Причем для южных районов Сибири (Минусинская котловина, Красноярская котловина, Забайкалье) наблюдаются высокое сходство показателей $\delta^{13}\text{C}$ и большая вариация в значениях $\delta^{15}\text{N}$ (рис. 4). Безусловно, имеющихся данных по изотопному составу углерода и азота костного коллагена мамонтов Южной Сибири пока недостаточно для однозначных выводов. Нельзя полностью исключать случайный характер отмеченных различий. В то же время, намечается общая тенденция снижения значений $\delta^{15}\text{N}$ с одновременным повышением $\delta^{13}\text{C}$ у представителей различных видов млекопитающих, проживавших на этой территории. Для уточнения данного предположения необходимо увеличение объема выборки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведение радиоуглеродного датирования остатков шерстистых мамонтов Минусинской котловины позволило не только вдвое увеличить количество ^{14}C дат для вида в целом, но и уточнить особенности распространения вида на юге Сибири в позднем плейстоцене. Данные ^{14}C указывают на то, что на юге Сибири мамонты были наиболее многочисленны в холодные периоды, а наибольшей численности вид достиг в LGM. В настоящее время для Минусинской котловины

нет свидетельств, указывающих на обитание мамонта в данном регионе в теплые интервалы позднего плейстоцена. Возможно, в теплые интервалы позднего плейстоцена условия на юге Сибири были менее благоприятны для постоянного обитания вида *M. primigenius*.

Сравнение состава стабильных изотопов углерода и азота ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) мамонтов Минусинской котловины с аналогичными показателями у животных севера Восточной Сибири показало их различия. Для мамонтов изучаемого региона (по сравнению с северными популяциями) наблюдаются более высокие значения углерода при одновременном снижении значений азота. Более значительные различия наблюдаются в изотопных значениях углерода, в меньшей степени — для азота. Одна из возможных причин такого явления — отличия в рационе животных Минусинской котловины от рациона мамонтов других регионов. В то же время, сравнение значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ мамонтов с аналогичными показателями других видов млекопитающих региона показали, что фауны регионов схожи по трофической структуре. Все это позволяет предполагать, что отличия в изотопном составе углерода и азота мамонтов Минусинской котловины от мамонтов северных территорий могут быть связаны не с типом питания, а с несколько иным изотопным фоном региона, обусловленным местной средой.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Зоологического музея Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова и Хакасского национального краеведческого музея им. Л.Р. Кызласова за возможность работы с материалами. За передачу материалов из местонахождения Саргов Улус благодарим Е.А. Миклашевич (ИА РАН). Авторы выражают благодарность рецензенту и редакции, за проработку статьи и замечания, которые позволили улучшить работу.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 21-77-00029, <https://rscf.ru/project/21-77-00029/>. Сбор материала осуществлялся в рамках государственного задания ИГМ СО РАН (122041400243-9; 122041400171-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова З.А., Астахов С.Н., Васильев С.А., Ермолова Н.М., Лисицын Н.Ф., 1991. Палеолит Енисея. Л.: Наука. 158 с.
- Акимов Е.В., 2010. Финальный палеолит залива Малтат Красноярского водохранилища (Дербинский Археологический район) // Вестник НГУ. Серия: История, филология. Т. 9. Вып. 5. С. 75–85.

- Акимов Е.В., Стасюк И.В., Харевич В.М., Горельченко О.А., Конохов В.А., Кукса Е.Н., Чащина Н.А., Чебыкин А.А., 2017. Памятники позднего плейстоцена–раннего голоцена Южно-Минусинской котловины // Междисциплинарные исследования в археологии, этнографии и истории Сибири: материалы Международной научной конференции, посвященной 125-летию со дня рождения ученого и общественного деятеля Николая Константиновича Ауэрбаха (1892–1930). Отв. ред. Вдовин А.С., Макаров Н.П. Красноярск. С. 112–118.
- Арсланов Х.А., Громова Л.И., 1970. Увеличение надежности определения возраста ископаемых костей радиоуглеродным методом // Труды Всесоюз. совещ. по проблемам “Астрофизические явления и радиоуглерод”. Тбилиси. С. 67–74.
- Величко А.А., Фаустова М.А., Писарева В.В., Карпухина Н.В., 2017. История Скандинавского ледникового покрова и окружающих ландшафтов в валдайскую ледниковую эпоху и начале голоцена // Лед и Снег. № 57(3). С. 391–416.
- Ермолова Н.М., 1977. Охота и природа Южной Сибири в каменном веке // Палеоэкология древнего человека: К X конгрессу ИНКВА (Великобритания, 1977 г.). Отв. ред. Иванова И.К., Парслов Н.Д. М.: Наука. С. 197–201.
- Кузьмин Я.В., Орлова Л.А., Зольников И.Д., Игольников Е.А., 2001. Динамика популяции мамонта (*Mammuthus primigenius* Blum.) в Северной Азии в позднем плейстоцене и голоцене (по радиоуглеродным данным) // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. Отв. ред. Розанов А.Ю. М.: ГЕОС. С. 124–138.
- Лисицын Н.Ф., 1997. Относительная и абсолютная хронология позднего палеолита Средней Сибири. СПб.: ИИМК РАН. 120 с.
- Матвеева Н.П., Третьяков Е.А., Зеленков А.С., Овчинников И.Ю., 2022. Могильник Воденниково-1 и проблема начального этапа мадьярского этногенеза // XXII Уральское археологическое совещание: материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 300-летию первых археологических раскопок в Сибири и 85-летию со дня рождения Тамилы Михайловны Потемкиной (Курган, 21–25 ноября 2022 г.). Отв. ред. Маслюженко Д. Н. Курган: Изд-во Курганского гос. ун-та. С. 271–274.
- Молодин В.И., Ненахов Д.А., Мыльникова Л.Н., Райнхольд С., Пархомчук Е.В. и др., 2019. Радиоуглеродное датирование комплекса эпохи раннего неолита памятника Тартас-1 (Среднее Приомье) с использованием установки “Ускоритель масс-спектрометр ИЯФ СО РАН” // Археология, этнография и антропология Евразии. Т. 47(1). С. 15–22.
- Назаров А.Н., Мыглан В.С., Орлова Л.А., Овчинников И.Ю., 2016. Активность ледника Малый Актру (Центральный Алтай) и изменения границы леса в бассейне Актру за исторический период // Лед и Снег. № 56(1). С. 103–118.
- Поляков А.В., Амзараков П.Б., Васильев С.А., Рыжов Ю.В., Корнева Т.В. и др., 2018. Стоянка финального палеолита Ирба-2 в предгорьях Саян (предварительные итоги исследований) // Stratum plus. № 1. С. 383–401.
- Свеженцев Ю.С., Лисицын Н.Ф., Васильев С.А., 1992. Радиоуглеродная хронология енисейского палеолита // Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной, Восточной Азии и Америки. Отв. ред. Деревянко А. П. Новосибирск: ИАЭТ СО РАН. С. 57–67.
- Сизикова А.О., Зыкина В.С., Овчинников И.Ю., Панов В.С., 2015. Комплексное изучение горизонтов лессов верхнего плейстоцена разреза Белово // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. № 4. С. 17–30.
- Сулержицкий Л.Д., 1987. Надежность ^{14}C дат по костям млекопитающих // Методы изотопной геологии // Тезисы докладов Всесоюзной школы-семинара. М. С. 291–293.
- Сулержицкий Л.Д., 1997. Черты радиоуглеродной хронологии мамонтов Сибири и севера Восточной Европы (как субстрата для расселения человека) // Человек заселяет планету Земля. Отв. ред. Величко А.А., Соффер О.А. М.: Институт географии РАН. С. 184–202.
- Anderson M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecology. V. 26. P. 32–46.
- Bocherens H., 2003. Isotopic biogeochemistry and the paleoecology of the mammoth steppe fauna // Mammoth research. Proceedings of the Second International Mammoth Conference, Rotterdam, May 16–20 1999. Reumer J.W.F., De Vos J., Mol D. (Ed.) DEINSEA 9. P. 57–76.
- Bocherens H., Drucker D.G., Billiou D., Patou-Mathis M., Vandermeersch B., 2005. Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Cesaire I Neanderthal: review and use of a multi-source mixing model // Journal of Human Evolution. V. 49. P. 71–87.
- Bocherens H., Drucker D.G., Germonpré M., Lázníčková-Galetová M., Naito Y.I. et al., 2015. Reconstruction of the Gravettian food-web at Předmostí I using multi-isotopic tracking (^{13}C , ^{15}N , ^{34}S) of bone collagen // Quaternary International. V. 359–360. P. 211–228.
- Bronk Ramsey C., 1995. Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy: the OxCal program // Radiocarbon. V. 36. P. 425–430.
- Bronk Ramsey C., 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates // Radiocarbon. V. 51(1). P. 337–360.
- Drucker D.G., Hobson K.A., Münzel S.C., Pike-Tay A., 2012. Intra-individual variation in stable carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotopes in mandibles of modern caribou of Qamanirjuaq (*Rangifer tarandus groenlandicus*) and Banks Island (*Rangifer tarandus pearyi*): Implications for tracing seasonal and temporal changes in diet // International Journal of Osteoarchaeology. V. 22 (4). P. 494–504.
- Fox-Dobbs K., Leonard J.A., Koch P.L., 2008. Pleistocene megafauna from eastern Beringia: paleoecological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. V. 261. P. 30–46.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4 (1). 9 p.

- Hartman G., 2011. Are elevated $\delta^{15}\text{N}$ values in herbivores in hot and arid environments caused by diet or animal physiology? // *Functional Ecology*. V. 25. P. 122–131.
- Higham T., Douka K., Wood R., Ramsey C.B., Brock F., et al., 2014. The timing and spatiotemporal patterning of Neanderthal disappearance // *Nature*. V. 512. P. 306–309.
- Hobbie E.A., Höglberg P., 2012. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics // *New Phytologist*. V. 196(2). P. 367–382.
- Hofman-Kamińska E., Bocherens H., Borowik T., Drucker D.G., Kowalczyk R., 2018. Stable isotope signatures of large herbivore foraging habitats across Europe // *PLoS One*. V. 13(1): e0190723.
- Iacumin P., Nikolaev V., Ramigni M., 2000. C and N stable isotope measurements on Eurasian fossil mammals, 40000 to 10000 years BP: Herbivore physiologies and palaeoenvironmental reconstruction // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 163. P. 33–47.
- Iacumin P., Davanzo S., Nikolaev V.I., 2006. Spatial and temporal variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios of mammoth hairs: Palaeodiet and palaeoclimatic implications // *Chemical Geology*. V. 231. P. 16–25.
- Jürgensen J., Drucker D.G., Stuart A.J., Schneider M., Buu-veibaatar B., Bocherens H., 2017. Diet and habitat of the saiga antelope during the late Quaternary using stable carbon and nitrogen isotope ratios // *Quaternary Science Reviews*. V. 160. P. 150–161.
- Kirillova I.V., Tiunov A.V., Levchenko V.A., Chernova O.F., Yudin V.G. et al., 2015. On the discovery of a cave lion from the Malyi Anyui River (Chukotka, Russia). *Quaternary Science Reviews*. V. 117. P. 135–151.
- Kirillova I.V., Argant J., Lapteva E.G., Korona O.M., van der Plicht J. et al., 2016. The diet and environment of mammoths in North-East Russia reconstructed from the contents of their feces // *Quaternary International*. V. 406. P. 147–161.
- Kohn M.J., 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. V. 107(46). P. 19691–19695.
- Kuitema M., van Kolfschoten T., Tikhonov A.N., van der Plicht J., 2019. Woolly mammoth $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values remained amazingly stable throughout the last ~50,000 years in north-eastern Siberia // *Quaternary International*. V. 500. P. 120–127.
- Lister A.M., Stuart A.J., 2008. The impact of climate change on large mammal distribution and extinction: Evidence from the last glacial/interglacial transition // *C. R. Geoscience*. V. 340. P. 615–620.
- Malikov D.G., Shpansky A.V., Svyatko S.V., 2020. New data on distribution of musk ox *Ovibos moschatus* in the Late Neopleistocene in the south-east of Western Siberia and the Minusinsk Depression // *Russian Journal of Theriology*. V. 19. № 2. P. 183–192.
- Malikov D., Pyrayev A., 2021. The paleoecology of large mammals of Minusinsk depression in Late Pleistocene by stable isotopes data // *Proceedings of INQUA SEQS 2021 Conference*, Wrocław, Poland. Ratajczak-Skrzatek U., Kovalchuk O., Stefaniak K. (Ed.). University of Wrocław & Polish Geological Society. P. 58–59.
- Parkhomchuk V.V., Rastigeev S.A., 2011. Accelerator mass spectrometer of the center for collective use of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences // *Journal of Surface Investigation*. V. 5 (6). P. 1068–1072.
- Puzachenko A.Yu., Markova A.K., Kosintsev P.A., van Kolfschoten T., van der Plicht J. et al., 2017. The Eurasian mammoth distribution during the second half of the Late Pleistocene and the Holocene: Regional aspects // *Quaternary International*. V. 445. P. 71–88.
- Rasmussen S.O., Bigler M., Blockley S.P., Blunier T., Bucharadt S.L. et al., 2014. A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: refining and extending the INTIMATE event stratigraphy // *Quaternary Science Reviews*. V. 106. P. 14–28.
- Reimer P.J., Baillie M.G.L., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., et al., 2009. IntCal09 and Marine09 radiocarbon age calibration curves, 0–50,000 years cal BP // *Radiocarbon*. V. 51(4). P. 1111–1150.
- Reimer P., Austin W., Bard E., Bayliss A., Blackwell P. et al., 2020. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP) // *Radiocarbon*. V. 62. P. 725–757.
- Rey-Iglesia A., Lister A.M., Stuart A.J., Bocherens H., Szpak P. et al., 2021. Late Pleistocene paleoecology and phylogeography of woolly rhinoceroses // *Quaternary Science Reviews*. V. 263. P. 106993.
- Schwartz-Narbonne R., Longstaffe F.J., Metcalfe J.Z., Zazula G., 2015. Solving the woolly mammoth conundrum: amino acid ^{15}N -enrichment suggests a distinct forage or habitat // *Scientific Reports*. V. 5. 9791.
- Schwartz-Narbonne R., Longstaffe F.J., Kardynal K.J., Druckenmiller P., Hobson K.A. et al., 2019. Reframing the mammoth steppe: insights from analysis of isotopic niches // *Quaternary Science Reviews*. V. 215. P. 1–21.
- Stuiver M., Reimer P.J., Reimer R.W., 2021. CALIB 8.2 [WWW program] at <http://calib.org>, accessed 2021-9-16
- Szpak P., Gröcke D.R., Debruyne R., MacPhee R.D.E., Guthrie R.D. et al., 2010. Regional differences in bone collagen $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of Pleistocene mammoths: Implications for paleoecology of the mammoth steppe // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 286. P. 88–96.
- Van der Merwe N.J., Medina E., 1991. The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia // *Journal of Archaeological Science*. V. 18. P. 249–259.
- Wooller M., Zazula G., Edwards M., Froese D.G., Boone R.D., et al., 2007. Stable carbon isotope compositions of eastern Beringian grasses and sedges: investigating their potential as paleoenvironmental indicators // *Arctic Antarctic and Alpine Research*. V. 39. P. 318–331.

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION AND ISOTOPIC CHARACTERISTICS OF WOOLLY MAMMOTH REMAINS, *MAMMUTHUS PRIMIGENIUS* (PROBOSCIDEA, ELEPHANTIDAE), IN THE LATE PLEISTOCENE OF THE MINUSINSK DEPRESSION (SOUTH SIBERIA)

D. G. Malikov^{1, *}, S. V. Svyatko^{2, **}, A. N. Pyrayev^{1, ***}, K. A. Kolobova^{3, ****},
I. Yu. Ovchinnikov^{1, *****}, E. L. Malikova^{1, *****}

¹Sobolev Institute of Geology and Mineralogy, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

^{2, 14}CHRONO Centre for Climate, the Environment & Chronology, School of Natural and Built Environment, Queen's University of Belfast, Belfast BT7 1NN, Northern Ireland, UK

³Institute of Archaeology and Ethnography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

*e-mail: dgmalikov@igm.nsc.ru

**e-mail: s.svyatko@qub.ac.uk

***e-mail: pyrayev@igm.nsc.ru

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

*****e-mail: ivovchinnikov@igm.nsc.ru

*****e-mail: malikovael@igm.nsc.ru

Radiocarbon dating of woolly mammoth remains from the Minusinsk Depression allows for the patterns of its distribution in southern Siberia in the Late Pleistocene to be specified. In the south of Siberia, mammoths are shown to have been most abundant in cold periods, the species having reached its maximum abundance in LGM. So far, there is no single mammoth record that would confidently refer to the warm time interval. During the warm intervals of the Late Pleistocene, the environment in southern Siberia could possibly have not favorable for the permanent habitation of the species *Mammuthus primigenius*. In general, the mammoths from the Minusinsk Depression retain species-specific features of the content of carbon and nitrogen stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) in bone collagen compared to other large herbivores. They show the highest $\delta^{15}\text{N}$ values with the lowest $\delta^{13}\text{C}$, vs reindeer that, on the contrary, demonstrate the lowest $\delta^{15}\text{N}$ values and a high $\delta^{13}\text{C}$. The isotopic signal of other herbivorous mammal species lies between the values of mammoths and reindeer. A comparison of the obtained data on carbon and nitrogen stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of the woolly mammoth remains from the Minusinsk Depression with similar parameters in animals from the north of eastern Siberia reveals significant differences. One of the possible reasons may lie in differences in the diet of animals of the Minusinsk Depression from mammoths of other populations. However, similar trends, i.e. a relatively lower $\delta^{15}\text{N}$ and higher $\delta^{13}\text{C}$ content in the Late Pleistocene, are characteristic of both reindeer and woolly rhinoceroses of the Minusinsk Depression. This suggests that the differences in the carbon and nitrogen isotope composition in the Minusinsk Depression mammoths from those from the northern territories are due not only to the type of food, but also to a slightly different isotopic background of the region, associated with the local environment.

Keywords: woolly mammoth, Southern Siberia, radiocarbon dating, stable isotopes, Late Pleistocene

УДК 599.51/.53

ОЦЕНКА ВСТРЕЧАЕМОСТИ И БЕРЕГОВАЯ СМЕРТНОСТЬ КИТООБРАЗНЫХ НА АРКТИЧЕСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ ЧУКОТКИ В АКВАТОРИИ МЫСА ВАНКАРЕМ В 2017–2021 гг.

© 2023 г. С. В. Загребельный*

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО),
Окружной проезд, 19, Москва, 105187 Россия

*e-mail: zagrebelniy@vniro.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 09.05.2023 г.

Принята к публикации 11.05.2023 г.

В ходе мониторинга встречаемости в акватории и береговой смертности китообразных в окрестностях берегового лежбища тихоокеанских моржей на мысе Ванкарем выявили 6 видов китообразных (серый, гренландский, горбатый киты, косатка, белуха, финвал). Отмечено, что горбатый кит в последние годы стал массовым обитателем Чукотского моря в летний период. Установлено, что на 100-километровом участке западной части ареала серого и гренландского китов береговая смертность серых китов в среднем составляет 1.66, гренландских — 0.3 (исходя из числа свежих трупов) за год. При этом одновременно со свежими останками китов на этом же участке в среднем в год может находиться 1 кит в полуразложившемся виде и 2.7 кита в виде скелетизированных останков, что является хорошей кормовой базой для наземных хищников. Установлено, что в основном гибнут молодые животные одно-двухлетнего возраста, главная причина гибели которых — хищничество косаток.

Ключевые слова: Чукотское море, гренландский кит, серый кит, горбатый кит, косатка, белуха

DOI: 10.31857/S0044513423080111, **EDN:** PBDHRQ

Серый (*Eschrichtius robustus* (Lilljeborg 1861)) и гренландский (*Balaena mysticetus* (Linnaeus 1758)) киты издавна являются одним из объектов традиционного природопользования местного коренного населения Чукотки и Аляски. Истоки промысла китов имеют более чем двухтысячелетнюю историю. Благодаря своей относительной доступности для традиционного и промышленного китобойного промысла популяции этих двух видов первой четверти XX века сильно сократились, и только принятие в 1946 г. Международной конвенции о китобойном промысле спасло калифорнийско-чукотское стадо серых китов и берингово-чукотско-бофортское стадо гренландских китов от исчезновения (Богословская и др., 2007; Блохин, Литовка, 2014; Коломиец, 2019).

Ранее полагали, что основные места нагула серого кита в Чукотском море расположены от мыса Уэлен до устья Колючинской губы и лагуны Нешкан; в Беринговом море — в Мечигменском заливе (Смирнов, 2001; Мельников, 2014). В этих районах и сосредоточен промысел серых китов на Чукотке: в с. Лорино (в среднем 65 китов в год, или около 50% от всего промысла), в 8 береговых поселках на побережье Мечигменского залива и

у Берингова пролива промыщляется примерно по 7 серых китов в год. В поселениях залива Креста, а также в населенных пунктах западной части Чукотского моря добывается примерно 1–2 кита в год (рис. 1) (Zagrebelnyy, 2018).

Согласно данным, полученным в начале 2000-х гг., область распространения серых китов находится гораздо западнее, чем считалось ранее и простирается вплоть до мыса Билингса, пролива Лонга и о-ва Врангеля (Богословская и др., 2007; Менюшина, Овсяников, 2012). Однако для коренного населения в поселениях западнее Колючинской губы серые киты не являются основой традиционного природопользования.

Гренландские киты в летний период обитают вдоль всего арктического побережья Чукотки и Аляски — от восточной части Восточно-Сибирского моря до залива Амундсена в море Бофорта, а северную границу определяет граница паковых льдов (Богословская, 2003; Мельников, 2014).

Помимо этих двух промысловых видов, в Чукотском море в летний сезон регулярно отмечаются косатки, белухи. Здесь также проходит северная граница распространения некоторых тихоокеанских видов — финвала (*Balaenoptera*

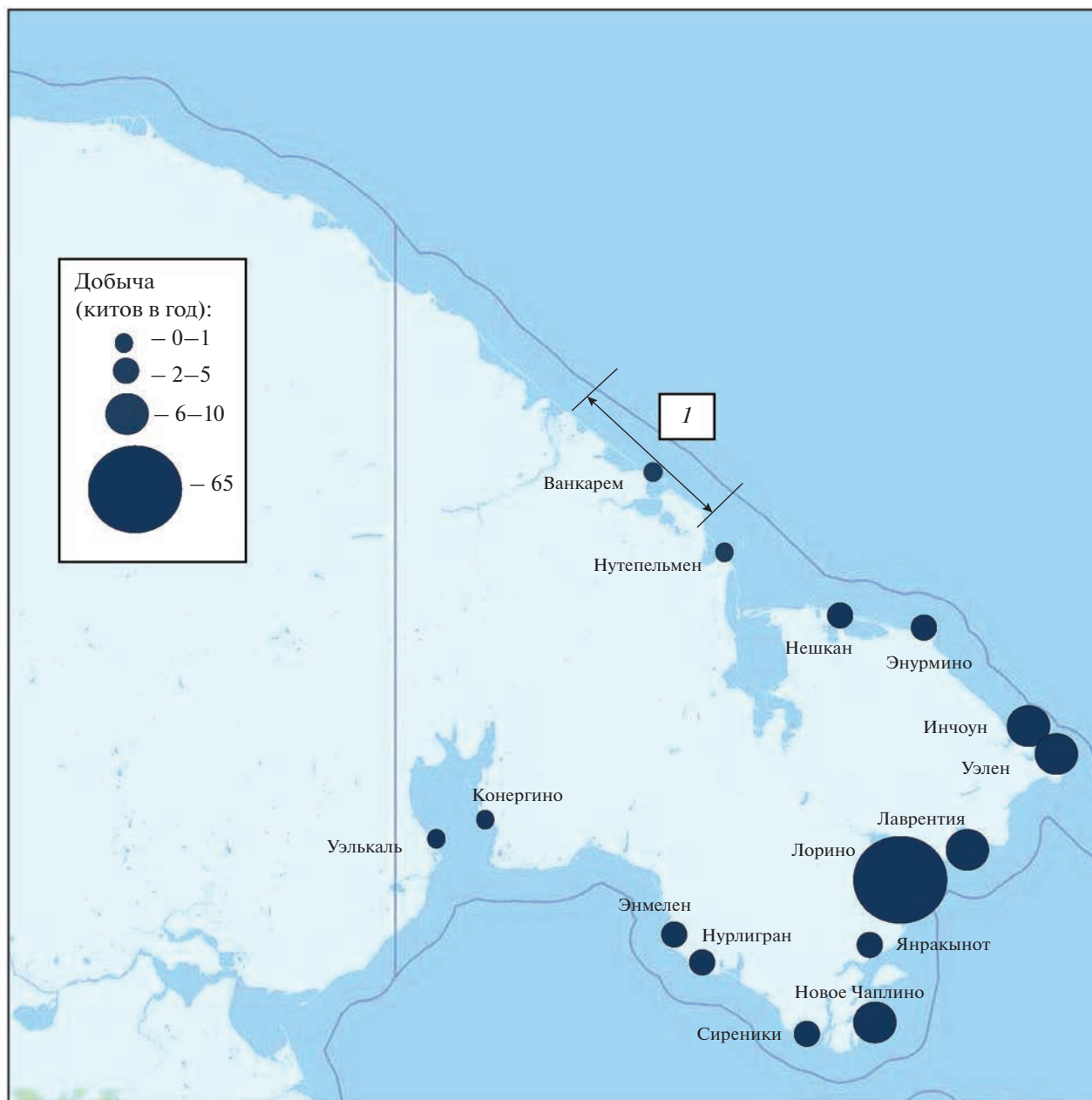


Рис. 1. Среднегодовая добыча серых китов на Чукотке и схема расположения морского учетного участка по оценке береговой смертности китообразных (I).

physalus), горбача (*Megaptera novaeangliae*), кашалота (*Physeter macrocephalus*), малого полосатика (*Balaenoptera acutorostrata*), но встречи представителей большинства из этих видов немногочисленны и нерегулярны (при этом горбатый кит летом образует значительные нагульные скопления в заливе Креста в Беринговом море) (Томилин, 1957; Берзин, Владимиров, 1986, 2000; Кочнев, 1998; Блохин и др., 2011; Отчет о НИР ..., 2012; Морские млекопитающие, 2017; Титова и др., 2020).

В западной части Чукотского моря практически отсутствуют интенсивный промысел китообразных, морское рыболовство, загрязнение морской акватории, интенсивное морское судоходство (Silber et al., 2021), т.е. отсутствует даже минимальная возможность столкновения с судами и запутывание в орудиях лова. Для популяций гренландского и серого китов эта часть Чукотского и восточная часть Восточно-Сибирского морей является крайней западной частью их ареала, поэтому исследование распределения китообраз-

ных в этой акватории, а также оценка уровня сезонной смертности могут дать новые данные для понимания процессов, происходящих в популяциях редких видов китообразных в условиях минимального антропогенного пресса.

Целью данной работы была оценка встречаемости китообразных в акватории Чукотского моря у берегового лежбища тихоокеанских моржей на мысе Ванкарем, а также оценка уровня береговой смертности и причин гибели животных на окраине ареала в условиях минимальной промысловой нагрузки и другого антропогенного воздействия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материалов по береговой смертности китообразных осуществлялся в августе–октябре 2017, 2018, 2020, 2021 гг. во время работ по мониторингу местной группировки тихоокеанских моржей на лежбище мыса Ванкарем. Работы велись на участке арктического побережья Чукотского моря на северо-запад от мыса Ванкарем до устья лагуны Нутаугэ (60 км) и на юго-восток до мыса Онмын (40 км), при этом морскими лодочными учетами охвачено около 100 км побережья (рис. 1). В среднем ежегодно за два месяца работы выполнялось 4–5 поездок на мототехнике на короткие дистанции по береговой полосе и две поездки на моторной лодке от мыса Ванкарем — для участков побережья, недоступных для наземных работ (на восток и на запад от мыса Ванкарем). В 2017, 2018, 2020 гг. велись как наземные, так и морские учетные работы по оценке уровня береговой смертности, а также визуальные наблюдения за китами в акватории с мыса Ванкарем с использованием бинокля. В 2021 г. в связи со сложной ледовой обстановкой велись только визуальные наблюдения с мыса Ванкарем за миграционной активностью китообразных в прилегающей акватории (полоса льда шириной 2–4 км постоянно была у мыса, однако море до горизонта просматривалось). Также использовались опросные данные от местных охотников по наблюдениям китов в акватории у мыса в летний сезон 2021 г.

Видовую и половую принадлежность павших китов определяли визуально по систематическим признакам (Watson, 1981; Бурдин и др., 2009), при этом у трупов хорошей физической сохранности фиксировали вид, пол (если позволяло положение тела), размерные характеристики (общая длина тела, ширина хвостового плавника, обхват тела за передними лапами), характерные повреждения; у сильно разложившихся трупов вид животного определяли по форме и размерам частей тела, по форме, размеру и цвету пластин усов. Причины гибели определялись только у наиболее сохранившихся трупов животных (отметины и шрамы на теле; рис. 2).

Для характеристики состояния трупов, степени их разложения и определения вероятного времени наступления смерти были использованы терминология, критерии и методики, применяемые в современной судебной медицине (Судебная медицина, 2000; Кан, Беликов, 2002; Самищенко, 2021).

Все найденные трупы по степени разложения были классифицированы на три группы: 1) свежие или относительно свежие (кожа с эпидермисом или без него, но все части тела сохранились, видовая принадлежность ясно определяется, время от момента гибели до четырех месяцев; рис. 2А); 2) сильно разложившиеся (часто без хвоста или головы, без кожных покровов или внутренних органов, время от момента гибели от 4 до 12 месяцев; рис. 2В); 3) скелетизированные в виде фрагментов скелета и кусков кожи, время от момента гибели более 1 года (рис. 2С). Некоторые останки (в основном группы 2 и 3) принадлежали животным, найденным нами в предыдущие сезоны, т.к. часть из них смывается штормами и переносится на другое место. Ввиду того что сильно разложившиеся и скелетизированные останки говорят лишь о “накопленной” береговой смертности китов за целый ряд лет, мы рассчитывали береговую смертность китообразных только по свежим и относительно свежим трупам животных (животные из группы 1). При этом для всех без исключения останков отмечали координаты, для большинства из них были изготовлены фотографии.

Наблюдения за миграционной активностью (встречаемостью) китов велись с использованием бинокля Nikon Action EX 8-40-х с северной оконечности мыса с высоты 30 м, при этом в условиях хорошей видимости море просматривалось до 20 км. В дневнике фиксировали дату, время наблюдений, вид (по характерной конфигурации фонтана, силуэту, ныркам), примерное удаление от наблюдателя и направление движения, активность животного. Также отмечали присутствие в акватории скоплений птиц, что говорило о высокой численности объектов их питания в день наблюдений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Береговая смертность китообразных

За три полевых сезона (2017, 2018, 2020 гг.) в общей сложности было зафиксировано 19 останков и фрагментов трупов китов, из них 6 свежих и относительно свежих трупа кита (один из них гренландский), 4 сильно разложившихся трупа (один из них гренландский), 8 трупов в виде фрагментов скелета (5 серых, 3 гренландских кита; рис. 3). При анализе останков по степени сохранности и по их месторасположению установлено, что свежий труп гренландского кита, выброшен-

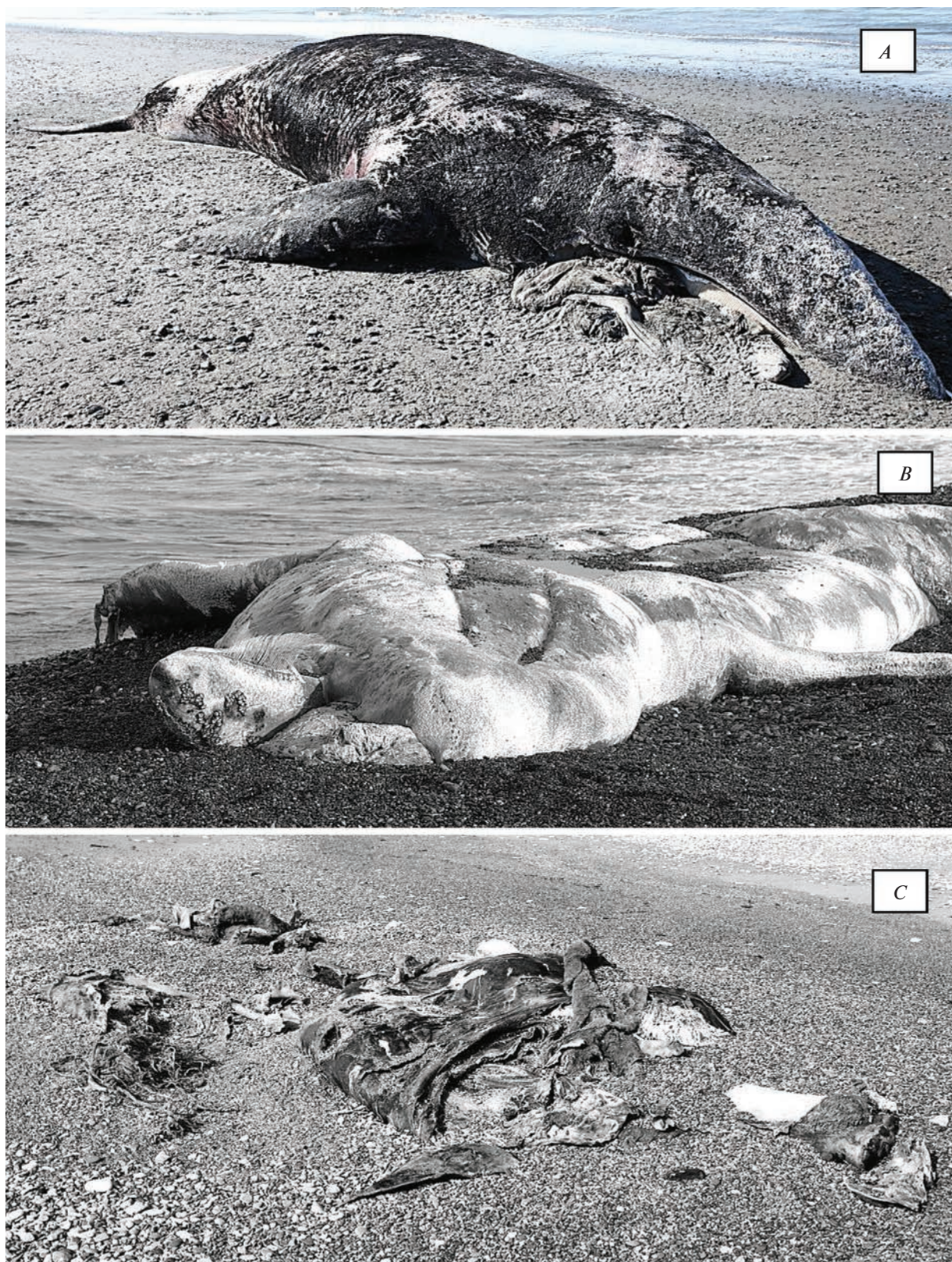


Рис. 2. Примеры классификации трупов китов: останки хорошей сохранности (первая группа — *A*); сильно поврежденные останки (вторая группа — *B*); фрагменты скелета или шкуры (третья группа — *C*).

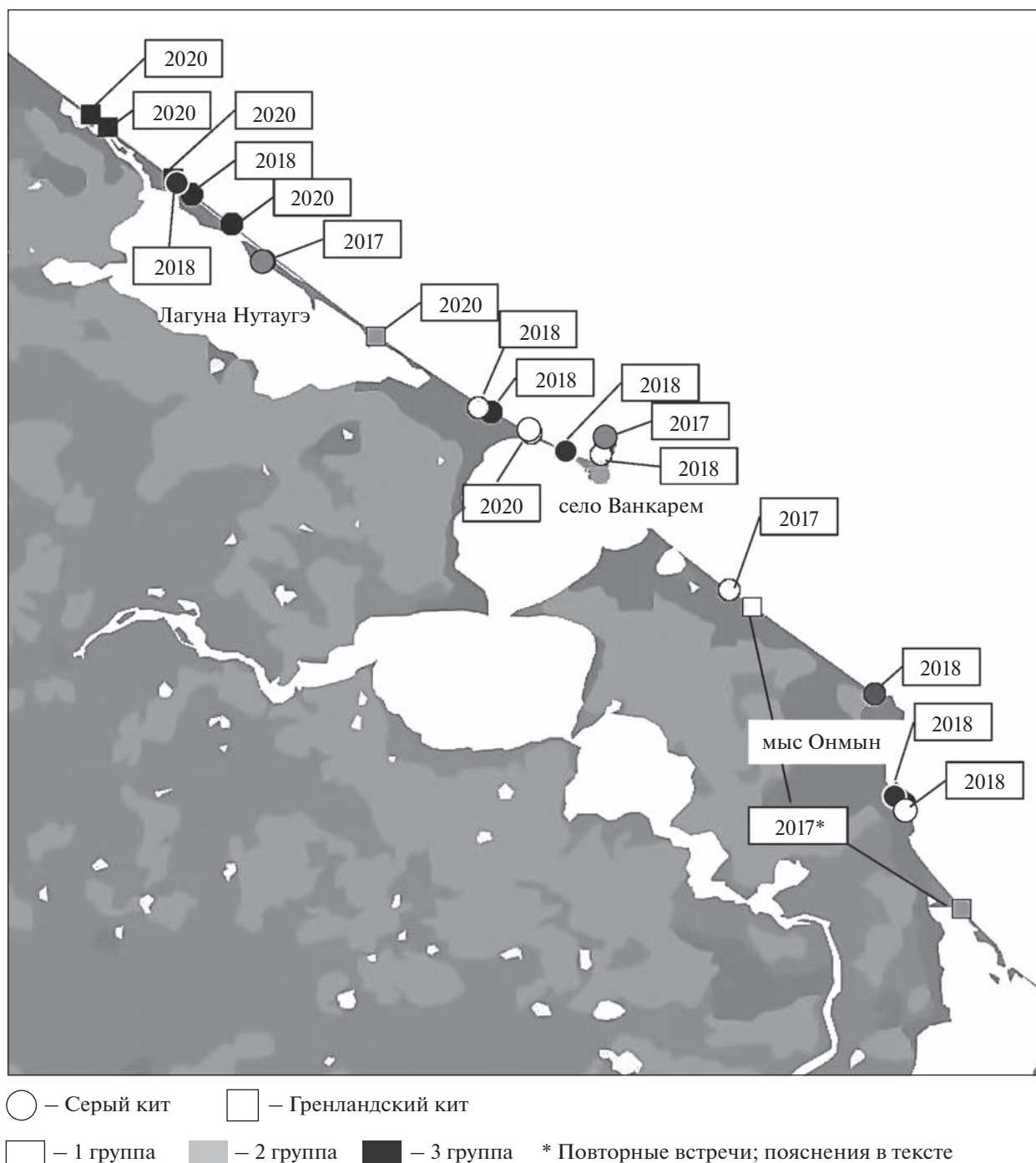


Рис. 3. Распределение останков серых и гренландских китов различной степени сохранности в районе работ в 2017–2020 гг.

ного на побережье в 2017 г., в 2018 г. отнесло на расстояние около 25 км на восток от первоначального места выброса, состояние трупа – вторая группа по степени разложения, с сохранением основных частей тела.

Установлено, что в основном гибнут одно-двухлетние особи, т.к. средняя длина серых китов

(по данным от 5 относительно свежих трупов и одного полуразложившегося трупа кита, но с сохранившимися основными частями тела) составляла 8.9 м (от 7.2 до 11 м). Это наиболее уязвимые в плане болезней и хищников животные, т.к. половой зрелости серые киты достигают при размерах самцов от 11.5, самок от 12 м (Богословская

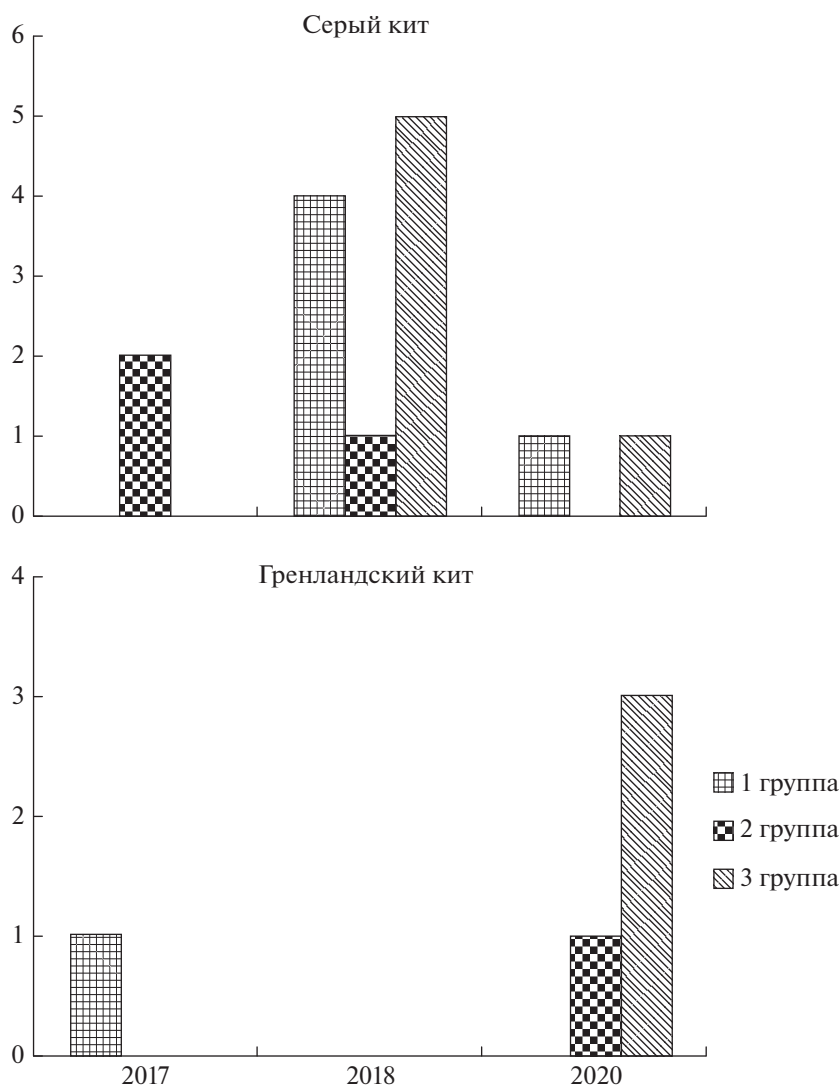


Рис. 4. Береговая смертность (особей) серых и гренландских китов в окрестностях мыса Ванкарем в 2017, 2018, 2020 гг.

и др., 2007; Блохин и др., 2011). Длина двух гренландских китов составила 16 и 18 м (размеры второго животного оценивались по размерам скелета, т.к. труп был сильно разложившийся). Пол определен только у двух серых и одного гренландского китов — все животные оказались самками.

Для серого кита сезонная смертность в 2018 г. по сравнению с 2017 г. была несколько выше. Для гренландского кита зафиксировано только увеличение встречаемости старых фрагментов скелетов. Эти останки мы скорее всего не зафиксировали ранее, т.к. они находились на верхней террасе и были незаметны для наблюдателя с лодки, поэтому мы не можем свидетельствовать о высокой смертности этого вида (рис. 4).

В среднем береговая смертность китообразных на участке протяженностью 100 км обследованного нами побережья составляет 1.66 серых и

0.3 гренландских кита (исходя из числа свежих трупов) за год. При этом одновременно со свежими останками китов на этом же участке по нашим расчетам может находиться 1 кит в полуразложившемся виде и 2.7 кита в виде скелетизированных останков, что является хорошей кормовой базой наземных хищников, в т.ч. белых медведей, условия обитания которых из-за изменений параметров окружающей среды в последние годы значительно ухудшились (Laidre et al., 2018). Эти показатели мы не можем сравнить с данными по береговой смертности китообразных Кочнева (1998) на этом же участке, т.к. автор в своей работе указал только накопленную фактическую смертность на побережье Чукотки за ряд лет (с 1963 по 1993).

По данным Кочнева (1998), гибель китообразных на Чукотке обуславливают три основные причины: 1) резкие изменения сплоченности льдов

(в западном секторе Чукотского моря и в Восточно-Сибирском море у о-ва Врангеля отмечались вмерзшие в лед серые киты); 2) хищничество косаток; 3) антропогенное воздействие (смертельные ранения в ходе охоты местных жителей, столкновения с судами, случайное заглатывание рыболовной сети).

У отмеченных нами на побережье трех свежих трупов серого кита были явные признаки встреч с косатками — нижняя челюсть китов была объедена, отсутствовал язык (рис. 2А). Как уже отмечалось, судя по размерам этих китов, можно сделать вывод, что нападению подверглись молодые особи.

Высокую смертность серых китов от хищничества косаток признают и другие исследователи. Например, в 2000–2001 гг. на побережье Чукотки зарегистрировано 32 трупа серых кита и один труп гренландского кита, причиной смерти 30 из них было нападение косаток, при этом 26 из них были возрастом до трех лет (Грачев и др., 2002). Аналогичную причину гибели (нападение косаток) отмечают американские коллеги у 41 павшего серого кита из 59 по результатам специальных исследований, проведенных в 2009–2019 гг. на участке побережья от мыса Барроу до мыса Лисберн (хотя методическая часть данной работы выполнена, возможно, недостаточно корректно: оценка причин гибели животных осуществлялась по фотоснимкам, сделанным с самолета) (Wiloughby et al., 2022).

В ходе обследования 189 павших серых китов, выброшенных на побережье штатов Калифорния, Орегон, Вашингтон в местах зимнего нагула с 1952 по 1981 гг., установлено, что 10 из них погибли от рыболовных орудий лова, у 6 китов на теле отмечены повреждения от хищников (шрамы от укусов акул и косаток), 2 кита погибли от столкновения с судном, один кит погиб, вероятно, от инфекции. При этом примерно 45% сеголеток, 4% двухлеток гибнет в местах зимнего нагула, 15% сеголеток и 23% двухлеток — в период миграции (Sumich, Harvey, 1986). В период массовой гибели серых китов в 1999 г., когда в течение только одного года от калифорнийского побережья Мексики до штата Вашингтон зафиксировали 274 павших серых кита, от 49 до 66.7% на разных участках составляли молодые киты, в т.ч. сеголетки (Le Boeuf et al., 2000). Также установлено, что количество сеголеток, появившихся на свет в указанном районе в это время, более чем на 80% меньше, чем за два предыдущих периода исследований. Основная причина гибели — недостаточная упитанность животных, которая, вполне вероятно, связана с изменением прибрежной биоты в результате Эль Ниньо.

По мнению Стиммельмайра и Голленда (Stimmelmayer, Gulland, 2020), возможными причинами

болезней и гибели китов могут быть различные виды загрязнений и болезни (энцефалиты, заражение бактериями и вирусами, микроорганизмами и гельминтами), а также массовое заражение китовыми вшами и обрастания белянцусами (хотя последняя причина гибели китов, по нашему мнению, достаточно спорная).

Наблюдения за китообразными в акватории мыса Ванкарем

За период с 2017 по 2021 г. в акватории мыса Ванкарем нами отмечено 11 серых китов (4 наблюдения), около 40 гренландских китов (3 наблюдения), около 226 горбатых кита (18 наблюдений), 25 косаток (5 наблюдений), 6 белух, в т.ч. один детеныш (1 наблюдение), 11 китов не определено (3 наблюдения; рис. 5). Помимо этого, местные охотники при выезде на лодках с туристами к о-ву Колючин видели 3 финвала (2 встречи). Серые киты в основном фиксировались поодиночке (очень редко парами) в акватории вокруг мыса на расстоянии до 3000 м, в основном у берега (500–1000 м). Косатки держались преимущественно также не далее чем в 3000 м от мыса, в основном в северном и восточном направлениях от мыса, при этом мы неоднократно отмечали охоту хищников на моржей. Ластоногие, отдыхавшие до этого на воде, как правило, быстро скапливались плотной полосой у мыса, не рискуя выйти в море, однако при этом не поднимались на берег к другим моржам.

Горбатые киты как наиболее массовый вид отмечались только в больших группах, в основном к северу и северо-востоку от мыса, на удалении от 3 до 15 км от берега. Киты часто фиксировались нами одновременно с массовыми пролетами тонкоклювых буревестников. Считается, что эти птицы кочуют в Арктику из района Австралии и Новой Зеландии, при этом плотные скопления птиц на воде напротив мыса показывали, где следует наблюдать китов, т.к. у них примерно одни и те же кормовые объекты (макропланктон — евфаузиевые рачки Eufausiidae (*E. bungii*, *E. pacifica*), копеподы (*Calanus tonsus*, *C. cristatus*), мелкие виды пелагических рыб — сайра (*Cololabis saira*), корюшка (*Osmerus mordax dentex*), мойва (*Mallotus villosus*), сардина (*Sardinops sagax*), ставрида (*Trachurus japonicus*), скумбрия (*Pneumatophorus japonicus*) и другие) (Слепцов, 2011).

В одних скоплениях с горбатыми китами мы периодически (не каждый раз) фиксировали гренландских китов, что возможно, т.к. диеты этих двух видов в некоторой степени схожи одна с другой (копеподы, крылоногие моллюски, мелкие виды рыб; <https://www.fisheries.noaa.gov/species/bowhead-whale>).

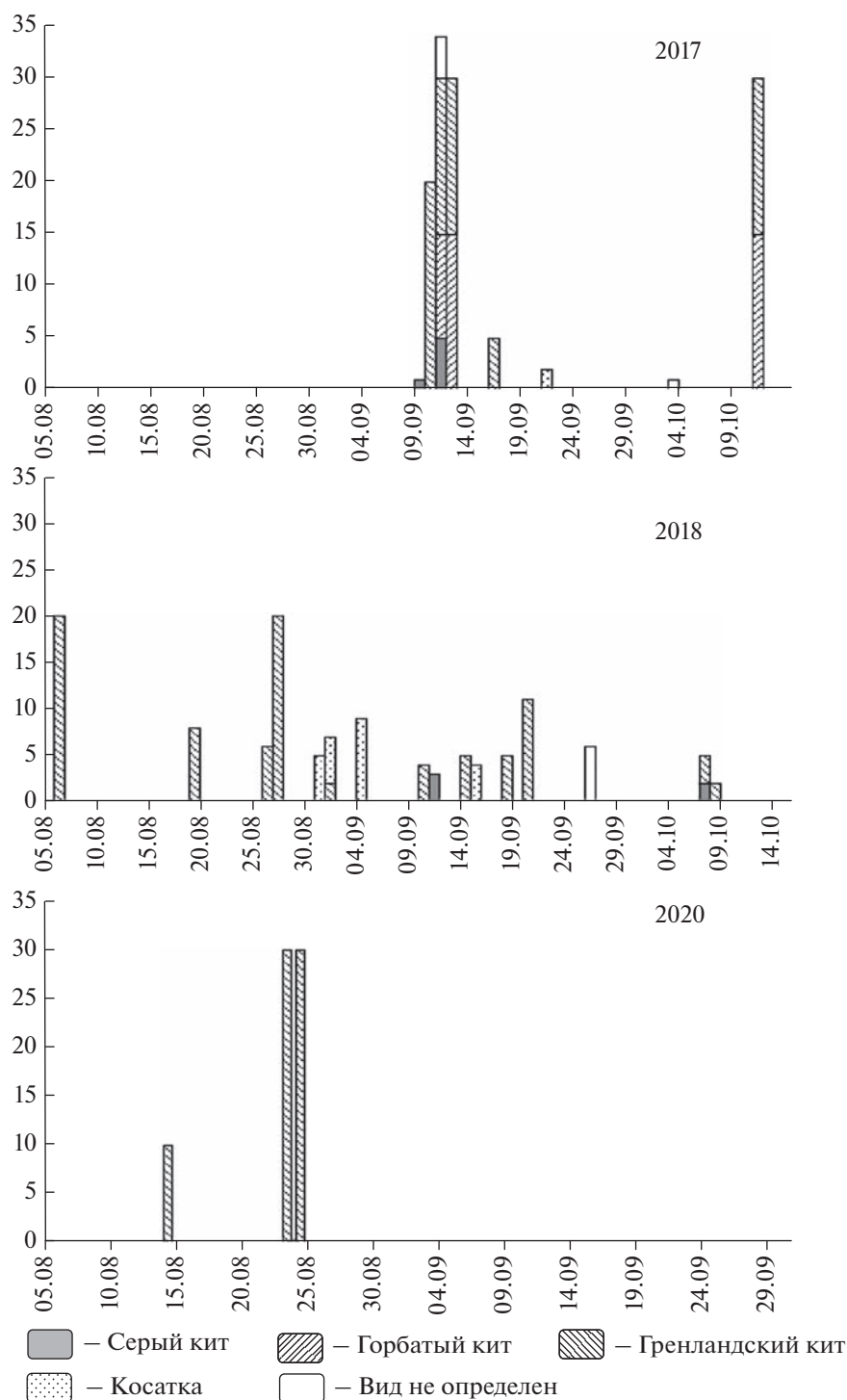


Рис. 5. Встречаемость (особей) китообразных в акватории мыса Ванкарем в августе–октябре 2017, 2018, 2020 гг.

Китообразные, наблюдаемые в акватории мыса Ванкарем, в значительной степени различаются по видовому и количественному составу в разные годы наблюдений: в 2017 г. в основном фиксировали горбачей (70 особей), гренландских китов (примерно 40 особей), единично серых ки-

тов (6 особей) и косаток (2 особи); в 2018 г. основное количество встреч приходилось на горбатых китов (86 особей) и косаток (23 особи), а также были замечены 5 серых китов. Гренландские киты не фиксировались. В 2020 г. все встреченные киты в акватории были горбачами (около 70 осо-

бей; рис. 5). Однако вполне возможно, что из-за удаления от наблюдателя и малочисленности мы просто не смогли различить гренландских китов среди скоплений горбачей, поэтому мы не можем говорить об относительной редкости этого вида в прилегающей к мысу акватории. В 2021 г. акватория на удалении примерно от 3 до 10 км от берега была закрыта битыми льдами, поэтому китов мы не отмечали, за исключением одного наблюдения белух. Группа из 5 взрослых белух и 1 сеголетка замечена нами 20 августа 2021 г. в промоине среди льдов с западной стороны мыса на удалении 30–50 м от берега, где они гонялись за арктическими гольцами (вода у берега была прозрачной, и мы смогли наблюдать охоту китов на гольцов, при этом рыба периодически выпрыгивала из воды, спасаясь от хищников). Это была наша единственная встреча этого вида в данном районе, и она интересна тем, что животные появились только тогда, когда акватория была плотно закрыта битым многолетним льдом. При этом, если гренландские, серые киты, косатки, а в последнее время и горбачи являются обычными обитателями Чукотского моря, белухи в летний период отсутствуют почти полностью и, по данным Мельникова (2014а), начинают появляться у берега только с началом формирования ледового покрова, т.е. осенью. Этот же автор указывает, что в районе мыса Ванкарем белух отмечали лишь однажды (40 животных, 24 октября 2003 г.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2017–2021 г. береговая смертность китообразных (исходя из числа свежих трупов) при отсутствии значительного антропогенного пресса на местные популяции на стокилометровом участке арктического Чукотского моря у села Ванкарем составляла в среднем 1.66 серых, 0.3 гренландских кита ежегодно. Основная причина гибели серых китов — нападения косаток, при этом в основном гибнут молодые неполовозрелые особи.

Среди китообразных в акватории у мыса Ванкарем в летне-осенний период наиболее часто встречаются горбатые киты, которые при этом образуют значительные скопления в прибрежной акватории в период скоплений основных кормовых объектов. Гренландские и серые киты встречаются значительно реже и достаточно нерегулярно, при этом, несмотря на относительную редкость встреч, этим видам принадлежит львиная доля среди всех павших китообразных. Ввиду такой “диспропорции” в распределении разных видов китов в акватории и береговой смертности можно предположить, что, помимо хищничества косаток, имеется еще ряд факторов, из-за чего гибнут в основном пагофильные виды китообразных. Вероятно, косаткам для пропитания, помимо ластоногих, хватает достаточно медлительных

молодых серых китов, которые значительно мельче и слабее детенышей горбатых и гренландских китов. При этом косатки встречались нами на протяжении летнего сезона регулярно, но в незначительных количествах, и охотничье поведение отмечено только в отношении моржей и ни разу не отмечено нападение на китов. Вероятно, обитание серых китов на границе многолетних льдов обуславливает периодическое вмерзание животных в битый лед и их неизбежную гибель, поэтому считаем ледовый фактор вторым по силе воздействия на смертность этих животных на арктическом побережье Чукотки (при этом из-за отсутствия сетевого промысла фактор запутывания в орудиях промысла мы в данном районе исключаем).

Единственная встреча белух в районе наблюдений свидетельствует о том, что белухи, хотя и считаются постоянными обитателями Чукотского моря, встречаются у арктического побережья крайне редко и в основном в период наличия ледового покрова. Возможно, такое поведение связано с наличием основных кормовых объектов (рыбы) и никак не связано с наличием льда, т.к. в конце лета и осенью сотни животных кормятся в Анадырском лимане и в устье рек Канчалан и Анадырь в период хода лососей в безледовый период. Чукотское море гораздо беднее рыбой, чем Берингово, поэтому белухи вынуждены держаться мест, где она есть.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор подтверждает отсутствие конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

В работе с животными соблюдены применимые этические нормы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает большую признательность С.И. Кавры, В.В. Кавры, А.Ю. Горячих, Л.А. Горячих за гостеприимство, помощь и всестороннюю поддержку в организации при проведении экспедиционных работ, О.В. Васик — за техническую помощь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берзин А.А., Владимиров В.Л., 1986. Современное распределение и численность китообразных в Дальневосточных морях // Морские млекопитающие. Тез. IX Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих. Архангельск, 9–11 сентября 1986. С. 32–33.
- Блохин С.А., Болтнев А.И., Мясников В.Г., Середа В.А., 2011. Серый кит: охрана, изучение и использование. М.: ВНИРО. 117 с.

- Блохин С.А., Литовка Д.И., 2014. Серый кит *Eschrichtius robustus* Дальнего Востока России: история открытия, изучения и добычи // Известия ТИНРО. Т. 179. С. 65–80.
- Богословская Л.С., 2003. Киты Чукотки. Пособие для морских охотников. М.: Институт Наследия. 324 с.
- Богословская Л., Слугин И., Загребин И., Крупник И., 2007. Основы морского зверобойного промысла // Научно-методическое пособие. Москва–Анадырь. 480 с.
- Бурдин В.М., Филатова О.А., Хойт Э., 2009. Морские млекопитающие России. Справочник-определитель. Киров. 206 с.
- Владимиров В.Л., 2000. Современное распределение, численность и популяционная структура китов дальневосточных морей // Материалы советского китобойного промысла (1949–1979). М.: Совет по морским млекопитающим. С. 104–122.
- Грачев А.И., Горишунов М.Б., Мысрин Р.Н., 2002. Косатка (*Orcinus orca*) прибрежных районов Чукотского полуострова // Морские млекопитающие Голарктики. Материалы II междунар. конф. Байкал, 10–15 сентября 2002. С. 79–80.
- Кан В.Б., Беликов И.Е., 2002. Судебная медицина: Курс лекций. Екатеринбург: изд-во Уральского юридического института МВД России. 115 с.
- Коломиец О.П., 2019. К истории развития морского зверобойного промысла Чукотки // Вестник Омского университета (исторические науки). № 3 (23). С. 223–231.
- Кочнев А.А., 1998. Гибель китообразных (Cetaceae) в Чукотском море и проливе Лонга: видовой состав, распределение и причины гибели // Зоологический журнал. Т. 77. № 5. С. 601–605.
- Мельников В.В., 2014. Китообразные (Cetaceae) тихоокеанского сектора Арктики. История промысла, современное распределение, миграции, численность. Владивосток: Дальнаука. 396 с.
- Мельников В.В., 2014а. Распределение, сезонные миграции и численность белухи (*Delphinapterus leucas* Linnaeus, 1758) тихоокеанского сектора Арктики // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. КамчатНИРО. Вып. 35. С. 87–102.
- Менюшина И.Е., Овсяников Н.Г., 2012. Встречи гладких китов в прибрежных водах острова Врангеля // Морские млекопитающие Голарктики. Материалы VII Междунар. конф. Суздаль, 24–28 сентября 2012 г. С. 82–85.
- Морские млекопитающие Российской Арктики (Атлас), 2017. М.: Арктический научный центр. 312 с.
- Отчет о НИР “Исследования морских млекопитающих прибрежной зоны Берингова и Чукотского морей. Динамика численности. Мониторинг состояния запасов”, 2012. Архивы ЧукотНИО. 184 с.
- Самищенко С.С., 2021. Судебная медицина: учебник для вузов / С.С. Самищенко. 3-е изд., перераб. и доп. Москва: Издательство Юрайт. 471 с.
- Сленцов М.М., 2011. Трубоконосы в районах китобойного промысла на северо-западе Тихого океана // Русский орнитологический журнал (Экспресс-выпуск 704). Т. 20. С. 2244–2250.
- Смирнов Г.П., 2001. Миграции и сезонное распределение серых и гренландских китов в прибрежных водах Чукотки в 1997–1998 // Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000 гг. М.: ВНИРО. С. 22–37.
- Судебная медицина: Учеб. пособие для вузов, 2000. Под редакцией проф. А.Ф. Волынского. М.: ЮНИТИ-ДАНА. 639 с.
- Титова О.В., Федутин И.Д., Филатова О.А., Антупин М.А., Бурдин А.М., Хойт Э., 2020. Характеристика нагульного скопления горбатого кита *Megaptera novaeangliae* (Borowsski, 1781) в проливе Синявина у восточного побережья Чукотки по результатам фотоидентификации // Биология моря. Т. 46. № 5. С. 315–322.
- Томилин А.Г., 1957. Звери СССР и прилежащих стран. Т. IX. М.: АН СССР. 760 с.
- Laidre K.L., Stirling I., Estes J.A., Kochnev A.A., Roberts J., 2018. Historical and potential future importance of large whales as food for polar bears // Frontiers in Ecology and the Environment. 10 p.
- Le Boeuf B.L., Perez-Cortez H.M., Urban J.R., Mate B.R., Ollervides F.U., 2000. High gray whale mortality and low recruitment in 1999: potential causes and implications // J. Cetacean Res. Manage. V. 2 (2). P. 85–99.
- Silber G.K., Weller D.W., Reeves R.R., Adams J.D., Moore T.J., 2021. Co-occurrence of gray whales and vessel traffic in the North Pacific Ocean // Endangered Species Research. V. 44. P. 177–201.
- Stimmelmayer R., Gulland F., 2020. Gray whale (*Eschrichtius robustus*) health and disease: review and future directions // In Pathologic Findings in Stranded Marine Mammals: A Global Perspective. V. 7.
- Sumich J.L., Harvey J.T., 1986. Juvenile mortality in gray whales (*Eschrichtius robustus*) // J. Mammology. V. 67 (1). P. 179–182.
- Watson L., 1981. Sea guide to whales of the world. Hutchinson & Co. 304 p.
- Willoughby A.L., Stimmelmayer R., Brower A.A., Clarke J.T., Ferguson M.C., 2022. Gray whale (*Eschrichtius robustus*) and killer whale (*Orcinus orca*) co-occurrence in the eastern Chukchi Sea, 2009–2019: evidence from gray whale carcasses observed during aerial surveys // Polar Biology. V. 45. P. 737–748.
- Zagrebelsky S.V., 2018. Whaling in Chukotka from 2013 till 2017 // Materials of 67-th of International Whaling Commission, Scientific Committee / SC/67B/ AWMP 20Rev1/ Bled, Slovenia, May 2018. 8 p.

OCCURRENCE AND COASTAL MORTALITY OF CETACEANS ON THE ARCTIC COAST OF CHUKOTKA PENINSULA IN THE WATERS OF CAPE VANKAREM IN 2017–2021

S. V. Zargebelniy*

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Okrzhnoy proezd, 19, Moscow, 105187 Russia

**e-mail: zargebelniy@vniro.ru*

Six species of cetaceans have been found to occur in the Chukchi Sea adjacent to the Pacific walrus rookery at Cape Vankarem: the Grey whale, the Bowhead whale, the Humpback whale, the Killer whale, the Beluga whale, and the Fin whale. The Humpback whale is noted to have become abundant in the Chukchi Sea in the summer in recent years. The coastal mortality of cetaceans in a 100-km section in the western part of the distribution range of both Gray and Bowhead whales has been established to average 1.66 and 0.3 whales per year, respectively. Mostly young animals of 1–2 years of age appear to die, the main cause of death of which being predation by killer whales. The most common whales in that area in the summer-autumn period are humpback whales, which at the same time form significant concentrations in the coastal waters during the accumulation of the main food items. Both bowhead and gray whales are much less frequent, also being rather irregular to be found, while despite the relative scarcity of encounters these species account for the lion's share of all dead cetaceans.

Keywords: Chukchi Sea, Bowhead whale, Gray whale, Humpback whale, Killer whale, Beluga whale

УДК 575.174.015.3:599.323.42

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ АЛЛЕЛЕЙ ГЕНА DRB1 ГЛАВНОГО КОМПЛЕКСА ГИСТОСОВМЕСТИМОСТИ У ДВУХ ВИДОВ ХОМЯЧКОВ РОДА *ALLOCRICETULUS* ARGYROPULO 1932

© 2023 г. И. Г. Мещерский^{а, *}, Н. Ю. Феоктистова^{а, **},
А. В. Гуреева^{а, ***}, А. В. Суров^{а, ****}

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

*e-mail: meschersky@rambler.ru

**e-mail: Feoktistovanyu@gmail.com

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

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

Поступила в редакцию 12.02.2023 г.

После доработки 09.05.2023 г.

Принята к публикации 16.06.2023 г.

Методом NGS секвенирования впервые определено аллельное разнообразие экзона 2 гена DRB1 (класс II главного комплекса гистосовместимости — МНС) в естественных популяциях двух видов хомячков рода *Allocricetulus*: хомячка Эверсмманна (*A. evermanni*) и монгольского (*A. curtatus*). Эти виды близки генетически, но распространены аллопатрично и демонстрируют разную биотопическую приуроченность. Хомячок Эверсмманна населяет степи и часто связан с агроценозами. Монгольский хомячок обитает в полупустынях и пустынях, где антропогенный пресс практически отсутствует. Анализ выявил достоверное влияние положительного отбора на разнообразие аллелей гена DRB1 у обоих исследованных видов. Однако хомячок Эверсмманна отличается большей средней дистанцией между аллелями, но меньшей долей гетерозиготных особей, в то время как монгольский хомячок характеризуется большим индивидуальным разнообразием аллелей. Таким образом, несмотря на обширный ареал у хомячка Эверсмманна, мы наблюдаем значительно меньшее функциональное разнообразие адаптивных генов, что может быть связано с повышенным антропогенным влиянием.

Ключевые слова: монгольский хомячок, хомячок Эверсмманна, МНС класс II, таргетное секвенирование, генетическое разнообразие, патогенная нагрузка, естественный отбор

DOI: 10.31857/S0044513423070085, EDN: ZQRYJI

Хозяйственная деятельность проявляется в разрушении естественных биотопов, интродукции инвазивных видов, изменении климата и т.п. и ведет к росту числа видов, находящихся под угрозой исчезновения. Одним из аспектов этой проблемы является утрата генетического разнообразия. Фрагментация биотопов под воздействием деятельности человека приводит к снижению численности популяций, сокращению потока генов и одновременному увеличению доли инбредных особей (Ujvari, Belov, 2011). Популяции, утратившие генетические разнообразие, становятся уязвимыми, в т.ч. к новым патогенам (O'Brien, Evermann, 1988; Willi et al., 2006; Zhu et al., 2007; Fox, Reed, 2011; Lobo et al., 2021).

В течение последних четырех десятилетий для оценки генетического разнообразия часто использовались селективно нейтральные микроса-

теллитные локусы. Результаты таких исследований служили основой для рекомендаций по управлению популяциями (Madsen et al., 2000; Neumann et al., 2005). Однако надо учитывать и факт возможного сокращения генетического разнообразия только в отдельных функционально важных локусах, несмотря на сохранение изменчивости в других частях генома. В первую очередь следует выбирать локусы, которые участвуют в иммунной защите, поддержании репродуктивных и других физиологических функций. Локусы главного комплекса гистосовместимости (Major Histocompatibility Complex — МНС) хорошо подходят для исследований в этом направлении (Aguilar et al., 2004; Sommer, 2005; Ekblom et al., 2010; Miller et al., 2008, 2010; Becker et al., 2009; Ujvari, Belov, 2011). Эти гены играют ключевую роль в иммунной защите организма, в т.ч. в обеспече-

нии ответа на патогенную нагрузку (Janeway, 2001; Acevedo-Whitehouse, Cunningham, 2006; Radwan et al., 2010; Biedrzycka et al., 2011; Shiina et al., 2015; Gigliotti et al., 2022 и др.).

Бурное развитие современного сельского хозяйства, включающее массовую распашку, использование пестицидов, изменение пастбищной нагрузки, в последние десятилетия привело к резкому сокращению и фрагментации естественных биотопов в степной и лесостепной зонах Евразии. Это повлекло за собой сокращение естественных популяций степных видов животных, в т.ч. грызунов. Кроме того, грызуны подвергаются прямому уничтожению как вредители сельского хозяйства, резервуары зоонозов и объекты пушного промысла (Скалон, Гагина, 2004; Шилова, Шекарова, 2005; Шилова, 2011; Biedrzycka, Konopinski, 2007). Это могло послужить причиной резкого сокращения численности целого ряда видов евразийских сусликов (*Spermophilus suslicus*, *S. pygmaeus*, *S. erythrogenys*, *S. citellus*) (Biedrzycka, Konopinski, 2007; Шилова и др., 2015 и др.), обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) (Surov et al., 2016; Banaszek et al., 2020). При этом в работах на крапчатом суслике (Biedrzycka et al., 2011) и обыкновенном хомяке (Smulders et al., 2003) было показано сокращение разнообразия генов МНС.

Ближайшими родственниками обыкновенного хомяка являются представители рода *Allocricetulus*. Один из них — хомячок Эверсмманна (*A. evermanni* Brandt 1859) — частично симбиотичен с обыкновенным хомяком и обитает преимущественно в равнинных степях, полупустынях (редко в пустынях), в агроценозах и около построек человека. Ареал этого вида простирается от Средней и Нижней Волги на западе до северо-западного Синьцзяна на востоке (Mammal Species of the World, 2005; Павлинов, 2006).

Кроме хомячка Эверсмманна, род *Allocricetulus* включает монгольского хомячка (*A. curtatus* Allen 1925), который генетически очень близок к предыдущему виду (Феокистова и др., 2018; Lebedev et al., 2018; Гуреева, 2022), однако аллопатричен с ним и имеет иную биотопическую приуроченность. Монгольский хомячок обитает на востоке аридной части Китая (Внутренняя Монголия, автономные районы Нинся-Хуэйский и Синьцзян, а также провинция Ганьсу) и в Монголии. В России он встречается на юге Республики Тыва. Придерживается полужаженных и зажатых песков, а также солянков полупустынь (Павлинов, 2006). Этот вид редок в естественных биотопах, но при этом практически не испытывает антропогенной нагрузки. В то же время хомячок Эверсмманна активно осваивает сельскохозяйственные угодья, в частности зерновые поля и бахчи. В период освоения целины (1950-е годы) в Казахстане наблюдалось резкое увеличение

численности этого вида, тогда как на целинных участках она практически не менялась (Карасёва, 1961). Последующее сокращение популяций хомячка Эверсмманна могло быть связано с изменением культуры земледелия, химизацией сельского хозяйства с использованием удобрений и ядохимикатов. Сейчас хомячок Эверсмманна включен в Красные книги Курганской (2012) Ульяновской (2015) Челябинской (2017), Тюменской (2020) областей со статусом 3 (редкий) или 4 (численность неизвестна). Монгольский хомячок включен в Красную книгу Республики Тыва со статусом 3 (Красная книга Республики Тыва, 2019), но его включение обусловлено тем, что Тыва является краем ареала вида.

В задачу нашего исследования входило сравнение аллельного разнообразия экзона 2 гена DRB1, входящего в состав МНС класса II у двух генетически близких видов рода *Allocricetulus*, обитающих в условиях с разной антропогенной нагрузкой.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для проведения молекулярно-генетического анализа были использованы образцы ткани 18 особей хомячка Эверсмманна и 9 особей монгольского хомячка. Образцы были собраны практически со всего ареала хомячка Эверсмманна и большей части ареала монгольского хомячка.

Места сбора образцов представлены на рис. 1 и в табл. 1. Образцы ткани уха или фаланги пальца (при отлове живых зверьков) фиксировали в 96% этаноле. Тотальную ДНК выделяли с использованием набора реагентов Diatom™ DNA Prep (ООО “Лаборатория Изоген”, Москва, Россия) по инструкции производителя.

Для амплификации экзона 2 гена DRB1 мы использовали праймеры на основе последовательностей, предложенных в работе Smulders et al., 2003 для обыкновенного хомяка.

Определение нуклеотидных последовательностей отдельных аллелей было выполнено в “ООО Евроген Лаб.” на основе таргетного секвенирования на платформе Illumina ПЦР-продуктов, полученных с использованием указанных праймеров. Специфичность праймеров была проверена постановкой ПЦР с последующим секвенированием продукта методом Сэнгера.

Подготовку индивидуальных библиотек проводили в соответствии с протоколом, описанным в руководстве “16S Metagenomic Sequencing Library Preparation” (Part # 15044223 Rev. B; Illumina) с использованием полимеразы KAPA HiFi DNA Polymerase (Roche) и с увеличенным количеством циклов амплификации на первой стадии ПЦР (35 циклов) в связи с низкой концентрацией ДНК в некоторых образцах. После получения ампли-

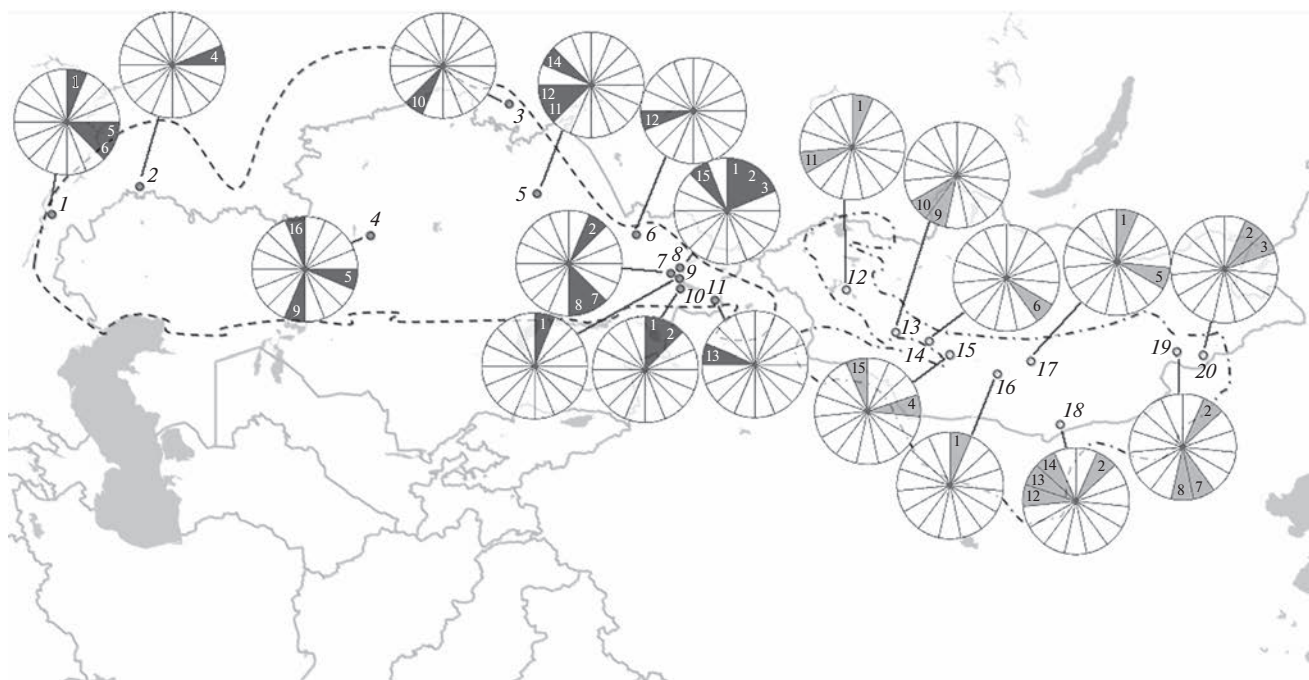


Рис. 1. Места сбора материала для анализа: *A. evermanni* (точки с 1–11) и для *A. curtatus* (с 12–20). Координаты локалитетов указаны в табл. 1. Ареалы *A. evermanni* (— — —), *A. curtatus* (— · —) построенные на основе объединения данных из нескольких литературных источников (Воронцов, 1960; Пантелеев, 1998; Соколов, Орлов, 1980; Flint, 1966; Mammal Species of the World, 2005; Smith, Xie, 2008) и собственных данных. Круговые диаграммы отражают встречи аллелей гена DRB1 в разных локалитетах, цифры на диаграммах соответствуют номерам аллелей Alev-DRB1 (черный фон) и Alcu-DRB1 (серый фон), приведенным в табл. 2.

конов библиотеки были очищены и смешаны эквимолярно с помощью SequelPrep™ Normalization Plate Kit (ThermoFisher, Cat # A10510-01). Контроль качества полученных пулов библиотек был проведен с помощью системы Fragment Analyzer, количественный анализ — при помощи qPCR.

Пул библиотек был секвенирован на Illumina MiSeq с использованием реактивов MiSeq Reagent Kit v2 Nano: длина прочтений — 250 п.н. с двух сторон фрагментов, 500 циклов. Для контроля параметров секвенирования использовалась библиотека фага PhiX.

Файлы FASTQ были получены с помощью программного обеспечения bcl2fastq v2.17.1.14 Conversion Software (Illumina). При обработке файлов в формате FASTQ с парными чтениями для каждого образца на первом этапе анализа прямые и обратные чтения были слиты при помощи инструмента Bbmerge из пакета BBTools v38.87 (Bushnell et al., 2017). Чтения, которые не сливались однозначно без замен, не учитывали. Слитые чтения были выровнены на референс одного из вариантов последовательности DRB1 экзон 2 известных для обыкновенного хомяка (Crcr-DRB1*14 аллель, GenBank AJ490324, Smulders et al., 2003) при помощи программного обеспечения Bowtie2 (Langmead, Salzberg, 2012) с опцией “local”. Из полученных выравниваний были из-

влечены чтения с длиной не менее 240 п.н. при длине референтной последовательности 245 п.н. (включая области посадки праймеров). Для дальнейшего анализа были использованы только образцы, для которых было получено не менее 100 последовательностей, отвечавших данному условию.

В наборе последовательностей, полученных для каждого образца, были определены уникальные варианты (аллели) и посчитана частота их встречаемости. Для дальнейшего анализа были отобраны варианты, представленные в каждом случае не менее чем 4 повторностями и составляющие не менее 4% от общего количества полученных для данной особи последовательностей.

После удаления областей посадки праймеров, последовательности, полученные для каждой особи, проверяли на вероятность наличия ошибок секвенирования и возникновения химер с помощью программы usearch v11.0.667 (Edgar, 2010), с установлением опций команды unoise3 минимальное количество копий варианта = 4, альфа-параметр = 2 (Edgar, 2016). Варианты, прошедшие данную проверку и имеющие более высокую частоту, чем любой из вариантов, признанный артефактом, были признаны в качестве валидных аллелей.

Таблица 1. Места сбора исследуемого материала и число образцов

№ локалитета	Координаты	Число образцов
1	50.76 N, 46.74 E	2
2	51.7 N, 51.29 E	1
3	54.99 N, 73.32 E	1
4	51.77 N, 72.75 E	1
5	51.64 N, 74.67 E	2
6	50.07 N, 80.76 E	1
7	48.53 N, 82.77 E	2
8	48.75 N, 83.42 E	3
9	48.28 N, 83.3 E	2
10	48.05 N, 83.37 E	2
11	47.69 N, 85.47 E	1
12	47.97 N, 93.17 E	1
13	46.35 N, 96.01 E	1
14	45.95 N, 98.07 E	1
15	45.62 N, 99.26 E	1
16	44.64 N, 101.59 E	1
17	45.05 N, 103.81 E	1
18	42.23 N, 105.41 E	1
19	45.39 N, 112.51 E	1
20	45.23 N, 114.18 E	1

Примечания. Номер локалитета соответствует номеру на рис. 1.

Идентичность последовательностей аллелей, отмеченных у разных особей, определяли с использованием онлайн-сервиса FaBox 1.61 (Villesen, 2007).

Варианты последовательностей, отобранные для последующего анализа, а также соответствующие им последовательности аминокислот проверяли на соответствие ожидаемому участку генома с использованием функции BLAST на сайте NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>).

Для каждого вида оценивали: общее число аллелей, среднюю дистанцию между аллелями (p-дистанцию) в программе MEGA X (Kumar et al., 2018); среднее число аллелей на особь; соотношение числа гомозиготных и гетерозиготных особей. В связи с обнаруженной многокопийностью гена определение индивидуальных генотипов было невозможно. Индивидуальную изменчивость генотипов оценивали по индексу Симпсона на основании числа особей, у которых был встречен тот или иной аллель. Полученные варианты нуклеотидных последовательностей были транслированы, определены число вариантов аминокислотных последовательностей и их соответствие отмеченным аллелям гена.

Медианные сети вариантов нуклеотидных последовательностей были построены в программе

Network 4 методом Median Joining (Bandelt et al., 1999).

Оценку филогенетических связей между отмеченными вариантами гена DRB1 проводили с включением в анализ вариантов, также известных для обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) как филогенетически наиболее близкого вида. Чтобы избежать влияния нейтральной изменчивости, накопившейся за время независимой эволюции представителей двух разных родов, анализ был проведен на основе результирующих аминокислотных последовательностей. Дерево, включающее последовательности белка, соответствующие аллелям двух исследованных видов рода *Allocricetulus* и 25 аллелям обыкновенного хомяка (Феоктистова и др., 2022, GenBank ON081883 – ON081907), было построено в программе MEGA X методом Neighbour Joining (NJ) с использованием модели Jones-Taylor-Thornton (JTT + G). Оптимальная модель, соответствующая критериям BIC и AICc, а также значение G (0.3) были определены средствами программы MEGA. Также с использованием программы MEGA было определено количество и соотношение несинонимичных и синонимичных замен в полученных нуклеотидных последовательностях и выполнен Z-test на оценку влияния балансирующего отбора (positive selection) на увеличение разнообразия аминокислотных последовательностей. Тест был проведен на основе модифицированного метода Nei-Goldberg (модель proportion) с допущением о вдвое большей вероятности транзиций по отношению к трансверсиям ($R = 1.0$) и подтвержден бутстреп-тестом, включавшим 10000 реплик. В связи с тем, что достоверное влияние отбора было установлено для полученных последовательностей в целом, отдельную оценку для сайтов, потенциально ответственных за связывание антигена, не проводили.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Последовательности, отвечающие указанным выше критериям, были получены для всех исследованных образцов. Для каждого образца было получено от 165 до 1348 нуклеотидных последовательностей, представлявших от 58 до 382 вариантов (гаплотипов, аллелей). Из них от одного до четырех отвечали перечисленным выше условиям валидности принимаемых аллелей. В случае присутствия в генотипе одного аллеля, отвечающего заданным условиям (гомозигота), его частота в общем числе вариантов, полученных для данного образца, составляла 56.6–70.4% (151–808 копий). В случае наличия в генотипе двух и более аллелей частоты каждого составляли 4.2–55.6% (26–653 копии), в сумме – 29.4–73.1% (105–801 копия). Отношение числа копий аллеля, представленного в результирующем файле с меньшей частотой,

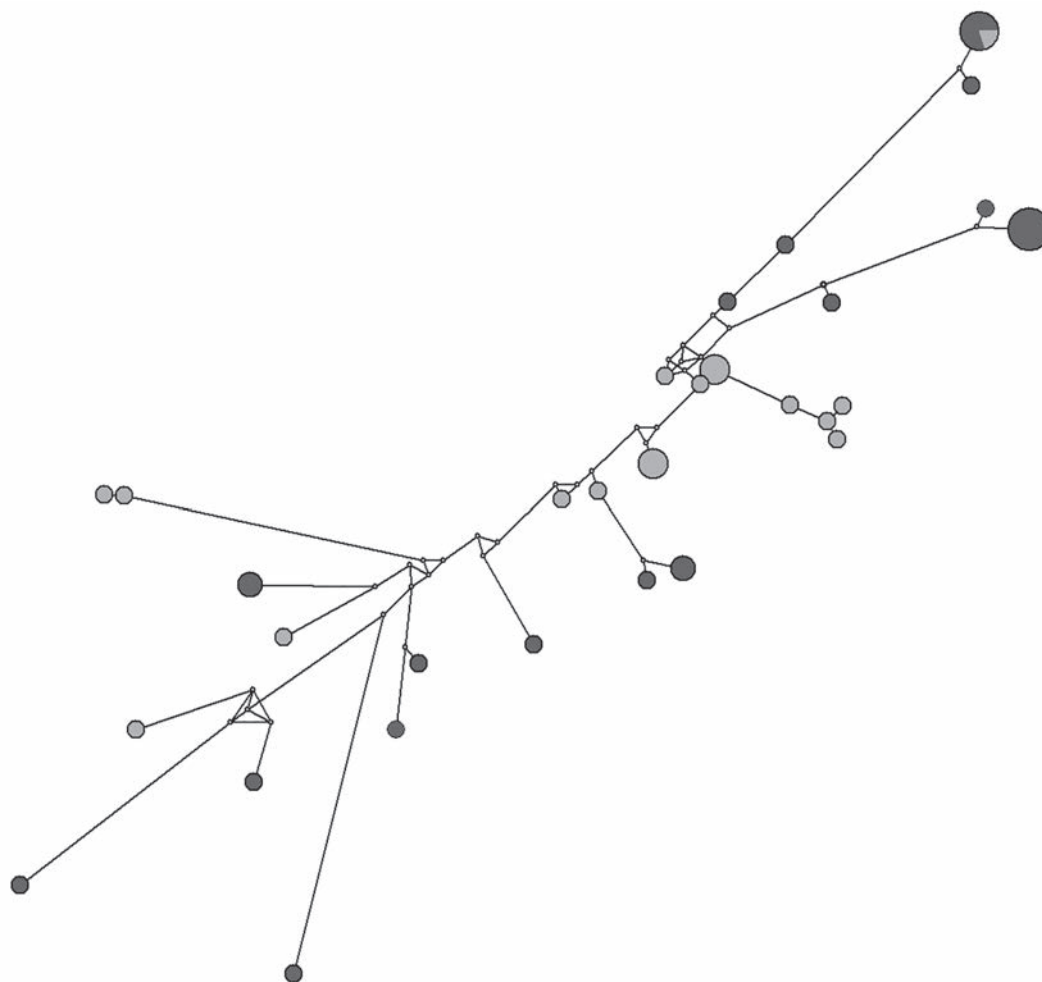


Рис. 2. Медианная сеть отмеченных вариантов нуклеотидных последовательностей экзона 2 гена DRB1 у двух видов хомячков рода *Allocricetulus*. Черный цвет — аллели *A. evermanni*, серый — *A. curtatus*. Диаметр кружков пропорционален встречаемости аллелей в обобщенной выборке.

к числу копий аллеля, представленного в результирующем файле с большей частотой, составляло от 0.124 до 0.963. После удаления участков посадки праймеров все признанные валидными последовательности имели длину 201 п.н., не содержали делеций или вставок, которые могли сдвигать рамку считывания, а также стоп-кодона. Всего в двух исследованных выборках был отмечен 31 вариант (аллель): 16 аллелей для хомячка Эверсмана и 15 для монгольского хомячка, причем один аллель (Alev-DRB1*02 = Alcu-DRB1*12) (рис. 2) был обнаружен у обоих исследованных видов. Все последовательности были депонированы в базу данных GenBank NCBI под номерами (табл. 2).

При проверке с использованием функции BLAST для всех полученных вариантов было установлено соответствие гену DRB1 МНС класса II у грызунов. Для трех аллелей хомячка Эверсмана и двух аллелей монгольского хомячка было обнаружено 100% сходство с аллелями обыкновенного хомяка Alev-DRB1*05 = Crchr-DRB1*20 (ON081888); Alev-DRB1*06 = Crchr-DRB1*26 (ON081894); Alev-DRB1*16 = Crchr-DRB1*22 (ON081890); Alcu-DRB1*07 = Crchr-DRB1*29 (ON081897); Alcu-DRB1*13 = Crchr-DRB1*32 (ON081900).

Каждому варианту нуклеотидной последовательности соответствовал оригинальный вариант белка. Использование функции BLAST для соответствующих всем аллелям аминокислотных последовательностей также показало их соответствие бета цепи антигенов МНС класса II у грызунов (class II histocompatibility antigen, beta domain). Причем большинство белковых последовательностей имели максимальное сходство с белками обыкновенного хомяка, а также с двумя другими видами грызунов — обыкновенной белкой (*Sciurus vulgaris*) и водяной полевкой (*Arvicola amphibius*).

Количество аллелей, отмеченных в генотипе одного животного, варьировало от одного до трех у хомячка Эверсмана и от одного до четырех у

Таблица 2. Аллели локуса DRB1, экзон 2, отмеченные в ходе исследования хомячков рода *Allocricetulus*

Аллель	№ записи в Генбанке	Число особей, несущих данный аллель	Локалитет
Alev-DRB1*01	OQ709768	6	1, 8, 9, 10
Alev-DRB1*02	OQ709769	4	7, 8, 10
Alev-DRB1*03	OQ709770	1	8
Alev-DRB1*04	OQ709771	1	2
Alev-DRB1*05	OQ709772	2	1, 4
Alev-DRB1*06	OQ709773	1	1
Alev-DRB1*07	OQ709774	1	7
Alev-DRB1*08	OQ709775	1	7
Alev-DRB1*09	OQ709776	1	4
Alev-DRB1*10	OQ709777	1	3
Alev-DRB1*11	OQ709778	1	5
Alev-DRB1*12	OQ709779	2	5, 6
Alev-DRB1*13	OQ709780	1	11
Alev-DRB1*14	OQ709781	1	5
Alev-DRB1*15	OQ709782	1	8
Alev-DRB1*16	OQ709783	1	4
Alcu-DRB1*01	OQ709784	3	12, 16, 17
Alcu-DRB1*02	OQ709785	3	18, 19, 20
Alcu-DRB1*03	OQ709786	1	20
Alcu-DRB1*04	OQ709787	1	15
Alcu-DRB1*05	OQ709788	1	17
Alcu-DRB1*06	OQ709789	1	14
Alcu-DRB1*07	OQ709790	1	19
Alcu-DRB1*08	OQ709791	1	19
Alcu-DRB1*09	OQ709792	1	13
Alcu-DRB1*10	OQ709793	1	13
Alcu-DRB1*11	OQ709794	1	12
Alcu-DRB1*12	OQ709795	1	18
Alcu-DRB1*13	OQ709796	1	18
Alcu-DRB1*14	OQ709797	1	18
Alcu-DRB1*15	OQ709798	1	15

Примечания. Номера локалитетов соответствуют таковым в табл. 1 и на рис. 1.

монгольского хомячка. Таким образом, для обоих исследованных видов, как ранее и для обыкновенного хомяка (Феоктистова и др., 2022), была обнаружена многокопийность экзона 2 гена DRB1 МНС класса II. Количество гетерозигот в относительном выражении было гораздо больше у монгольского хомячка, по сравнению с хомячком Эверсмманна. У последнего среди 18 исследованных особей гомозиготными оказались 11 (61.1%). У монгольского хомячка из 9 особей гомозиготной оказалась только одна (11.1%), а остальные были гетерозиготными. Средняя дистанция между нуклеотидными последовательностями аллелей хомячка Эверсмманна составила 0.094, тогда

как аналогичный показатель у монгольского хомячка был несколько ниже — 0.085. Та же тенденция наблюдалась и при оценке средней дистанции между вариантами белка, соответствующими аллелям. У хомячка Эверсмманна эта величина составила 0.198, а у монгольского — 0.157. Однако у монгольского хомячка разнообразие индивидуальных генотипов было выше. Значение индекса Симпсона составило 11.65 у монгольского хомячка и 9.39 у хомячка Эверсмманна.

На рис. 2 представлена сеть нуклеотидных последовательностей, полученная для обоих исследованных видов. Последовательности аллелей гена монгольского хомячка в основном сосредото-

точены в центре сети и образуют компактную группу, тогда как большинство вариантов хомячка Эверсмманна рассредоточены по периферии. Однако выявление конкретных филогенетических связей между отдельными вариантами в большинстве случаев невозможно из-за значительного количества неразрешенных узлов. У обоих видов не обнаруживается выраженной приуроченности аллелей к определенным географическим районам (рис. 1, табл. 2).

Число несинонимичных замен в последовательностях аллелей существенно превышало число синонимичных как в выборке хомячка Эверсмманна, так и в выборке монгольского хомячка (табл. 3).

Достоверное соответствие гипотезе воздействия балансирующего отбора было отмечено для обоих видов. Для последнего это соответствие было более выражено (табл. 3).

Проведенный методом Neighbour Joining анализ филогенетических связей между вариантами аминокислотных последовательностей, соответствующих аллелям двух исследованных видов и обыкновенного хомяка, показал объединение этих последовательностей в три основные группы без выраженной бутстреп-поддержки. Каждая из трех групп включала варианты, отмеченные у всех трех видов (рис. 3). Очевидно, эти группы в большей степени отражают структуру белков, и, возможно, их функциональную значимость, чем филогенетические отношения между видами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Генетическое разнообразие является важнейшим фактором благополучного существования популяций. Его изучение должно сочетать оценку как по нейтральным генетическим маркерам митохондриальной и ядерной ДНК, так и по генам, ответственным за адаптивные характеристики организма, в частности по генам МНС (Pfrender et al., 2000; Reed, Frankham, 2001; Hedrick, 2001; McKay, Latta, 2002; Luikart et al., 2003; Palo et al., 2003; Gomez-Mestre, Tejedo, 2004; Ujvari et al., 2005; Ujvari, Belov, 2011; Shiina et al., 2015). Последние играют ключевую роль в обеспечении иммунных функций организма при инфекционной и паразитарной нагрузке, а наличие полиморфизма этих генов может свидетельствовать о благополучном состоянии популяций (Biedrzycka et al., 2011). Разнообразие генов МНС является важным фактором при формировании прогноза выживания для исчезающих популяций животных в дикой природе (Ujvari, Belov, 2011; Shiina et al., 2015). В частности, для популяций европейского суслика (*Spermophilus suslicus*) показано, что именно DRB (класс II МНС) является важным показателем, отражающим степень паразитарной

Таблица 3. Результаты оценки числа несинонимичных (dN) и синонимичных (dS) замен и результаты Z-теста на соответствие наблюдающегося разнообразия вариантов нуклеотидных последовательностей воздействию балансирующего отбора

Показатель	<i>A. evermanni</i>	<i>A. curtatus</i>
dN (S.E.)	0.105 (0.018)	0.09 (0.019)
dS (S.E.)	0.058 (0.019)	0.067 (0.021)
dN/dS	1.81	1.343
Z	2.667	1.734
p(Z)	0.004	0.043

Примечания. Статистически достоверные значения выделены жирным шрифтом.

нагрузки. Показано, что этот ген находится под действием отбора и гомозиготность особей с определенными аллелями DRB делает их восприимчивыми к инфекции, вызванной кровяными паразитами *Haemobartonella* (Biedrzycka et al., 2011).

Исследования, оценивающие аллельное разнообразие экзона 2 гена DRB1 у обыкновенного хомяка — вида, близкого к роду *Allocricetulus*, — было проведено для ряда популяций из разных частей ареала (Smulders et al., 2003; Феоктистова и др., 2022). Для популяций обыкновенного хомяка Франции и Голландии было выявлено резкое снижение разнообразия, вплоть до сохранения единственного аллеля экзона 2 гена DRB1. В то же время анализ музейных образцов показал, что еще в начале XX века в этих популяциях присутствовало не менее 7 аллелей этого гена. С резким сокращением аллельного разнообразия DRB1 в крайней западной части ареала вида связывают снижение средней массы тела, ухудшение параметров размножения и снижение устойчивости к паразитарным нагрузкам. В то же время в современной относительно благополучной популяции обыкновенного хомяка в Чехии у 15 животных было отмечено 13 различных аллелей гена DRB1, и большинство животных были гетерозиготными (Smulders et al., 2003). Сходный уровень разнообразия был отмечен нами для обыкновенного хомяка в Крыму. При этом разнообразие городской популяции было выше, чем у хомячков, обитающих в сельской местности (Феоктистова и др., 2022).

В указанной работе нами также была показана возможность присутствия в генотипе обыкновенного хомяка до четырех разных последовательностей экзона 2 гена DRB1 (Феоктистова и др., 2022). Ранее многокопийность генов МНС была отмечена, в частности, у песчанок (*Gerbillurus paeiba*) (Harf, Sommer, 2005), бобров (*Castor fiber pohlei*) (Babik et al., 2005), рыжих (*Clethrionomys glareolus*) (Axtner, Sommer, 2007) и горных (*Microtus montanus*) полевков (Winternitz, Wares, 2013).

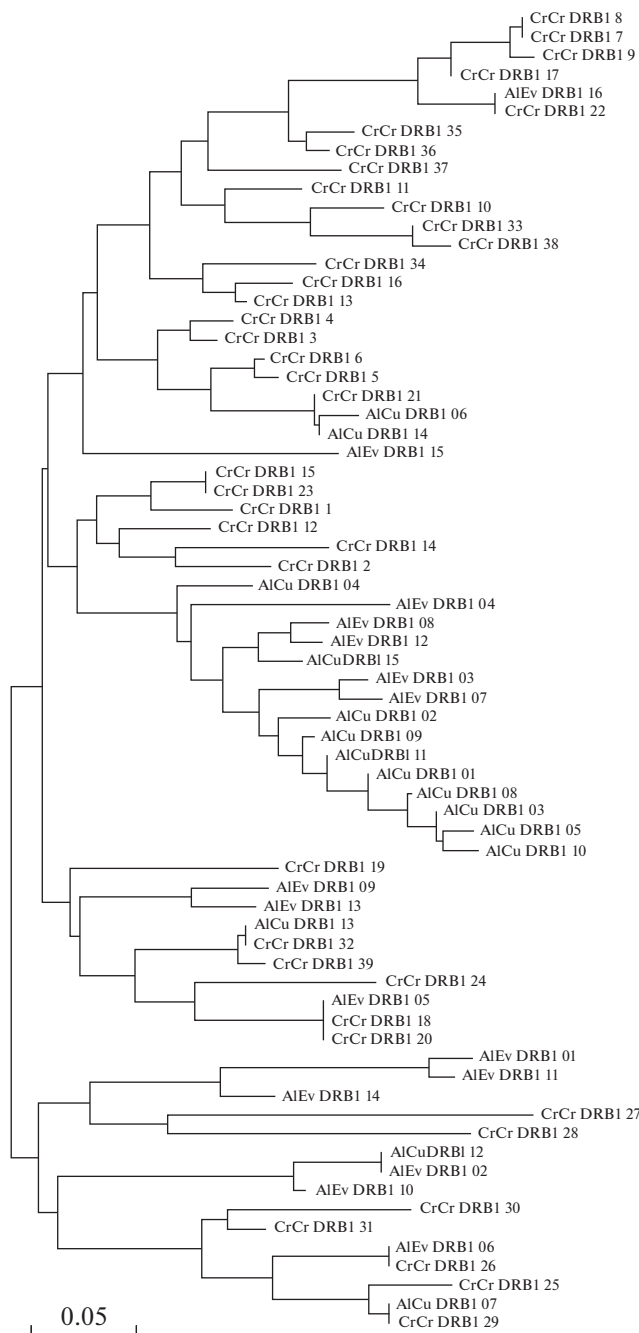


Рис. 3. Дерево NJ аминокислотных последовательностей, соответствующих аллелям экзона 2 гена DRB1 двух видов рода *Allocricetulus*, а также *Cricetus cricetus*.

Проведенный в настоящей работе анализ аллельного разнообразия экзона 2 гена DRB1 показал, что два исследованных вида различаются по степени разнообразия данного гена. Хомячок Эверсмана отличается низким индивидуальным (и региональным) разнообразием аллельного состава, однако отмеченные у вида аллели весьма дистанцированы друг от друга, что может свидетельствовать об их разной функциональной зна-

чимости (рис. 2). Монгольский хомячок, напротив, характеризуется более высоким разнообразием индивидуальных генотипов, большим числом аллелей в составе индивидуальных генотипов и меньшей долей гомозиготных особей. В то же время, большинство аллелей этого вида расположено близко друг от друга и только некоторые обособлены от основной группы (рис. 2).

Интересно, что анализ гена цитохрома *b* (сyt *b*) мтДНК тех же самых образцов показал значительно большее разнообразие этого гена и более глубокую дивергенцию у хомячка Эверсмана по сравнению с монгольским хомячком (Гуреева, 2022).

Характерно, что у двух исследованных видов обнаружен всего один общий аллель, тогда как с обыкновенным хомяком у хомячка Эверсмана три общих аллеля, а у монгольского — два. Это может свидетельствовать о большем функциональном сходстве этих аллелей у более удаленных видов. Обыкновенный хомяк, ареал которого занимает огромную площадь и охватывает самые разные биотопы, сталкивается с очень широким спектром паразитарной нагрузки, что выражается в большом разнообразии аллелей исследованного гена MHC. Некоторые из этих аллелей оказываются общими или близкими к аллелям обоих видов рода *Allocricetulus*.

Полученные результаты демонстрируют более низкое индивидуальное разнообразие аллелей гена DRB1 у хомячка Эверсмана и позволяют предполагать, что популяции этого вида на большей части ареала, подверженной большому антропогенному воздействию, являются менее благополучными по сравнению с популяциями монгольского хомячка, обитающего в условиях, не затронутых антропогенным влиянием. Внесение хомячка Эверсмана в ряд региональных красных книг России является адекватной мерой, требующей привлечения внимания к ситуации с этим видом.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Государственного задания ИПЭЭ РАН FFER-2021-0004) при частичной финансовой поддержке РФФИ № 19-34-90059.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов Н.Н., 1960. Виды хомяков Палеарктики in statu nascendi // Доклады АН СССР. Т. 132. № 6. С. 1448–1451.
- Гуреева А.В., 2022. Филогеография и систематика рода *Allocricetulus* (Rodentia, Cricetinae). Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 27 с.
- Карасёва Е.В., 1961. Влияние распахки целины на образ жизни и территориальное распределение мы-

- шевидных грызунов в Северном Казахстане // Зоологический журнал. Т. 40. № 5. С. 768–773.
- Красная книга Курганской области, 2012. Под ред. В.Н. Большакова и др. Курган: Изд-во Курганского гос. ун-та. 448 с.
- Красная книга Республики Тыва (животные, растения и грибы), 2019. Отв. ред. С.О. Ондар, Д.Н. Шауло. Изд. 2-е. Воронеж. 560 с.
- Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы, 2020. Отв. ред. О.А. Петрова. Изд. 2-е. Кемерово: ООО «ТЕХНОПРИНТ». 460 с.
- Красная книга Ульяновской области, 2015. Под науч. ред. Е.А. Артемьевой, А.В. Масленникова, М.В. Корепова. М.: Изд-во Буки Веди. 550 с.
- Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы, 2017. Отв. ред. А.В. Лагунов. 2-е изд. М.: Реарт. 504 с.
- Павлинов И.Я., 2006. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 287 с.
- Пантелеев П.А., 1998. Грызуны Палеарктики: состав и ареалы. М.: Наука. 117 с.
- Скалон Н.В., Гагина Т.В., 2004. Спасать ли краснощекого суслика в Кузнецкой степи? // Степной бюллетень. № 15. С. 42–46.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н., 1980. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. М.: Наука. 351 с.
- Феоктистова Н.Ю., Кропоткина М.В., Поташикова Е.В., Гуреева А.В., Кузнецова Е.В., Суров А.В., 2018. Видообразование у аллопатрических видов хомячков подсемейства Cricetinae (Rodentia, Cricetidae) // Журнал общей биологии. Т. 79. № 4. С. 262–276.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Карманова Т.Н., Гуреева А.В., Суров А.В., 2022. Разнообразие аллелей главного комплекса гистосовместимости у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) в городской и сельской популяциях // Известия Академии наук, серия биологическая. № 5. С. 470–481.
- Шилова С.А., 2011. Вопросы контроля численности и охраны сусликов России (род *Spermophilus*) // Аридные экосистемы. Т. 17. № 4. С. 104–112.
- Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2015. Долговременная современная динамика популяции желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Rodentia, Sciridae) в Приерусланских песках Заволжья // Зоологический журнал. Т. 94. № 8. С. 944–954.
- Шилова С.А., Шекарова О.Н., 2005. Суслики Евразии. Проблемы охраны // Степной бюллетень. Т. 18. С. 20–25.
- Acevedo-Whitehouse K., Cunningham A.A., 2006. Is MHC enough for understanding wildlife immunogenetics? // Trends in Ecology and Evolution. V. 21. № 8. P. 433–438.
- Aguilar A., Roemer G., Debenham S., Binns M., Garcelon D., Wayne R.K., 2004. High MHC diversity maintained by balancing selection in an otherwise genetically monomorphic mammal // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 101. P. 3490–3494.
- Axtner J., Sommer S., 2007. Gene duplication, allelic diversity, selection processes and adaptive value of mhc class ii drb genes of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. Immunogenetics. V. 59. P. 417–426.
- Babik W., Durka W., Radwan J., 2005. Sequence diversity of the MHC DRB gene in the Eurasian beaver (*Castor fiber*) // Molecular Ecology. V. 14. № 14. P. 4249–4257.
- Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., La Haye M., Monecke S., Reinert T.E., Rusin M., Surov A., Weinhold U., Ziomek J., 2020. *Cricetus cricetus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T5529A111875852.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A., 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. V. 16. P. 37–48.
- Becker L., Nieberg C., Jahreis K., Peters E., 2009. MHC class II variation in the endangered European mink *Mustela lutreola* (L. 1761) Consequences for species conservation // Immunogenetics. V. 61. P. 281–288.
- Biedrzycka A., Kloch A., Buczek M., Radwan J., 2011. Major histocompatibility complex DRB genes and blood parasite loads in fragmented populations of the spotted suslik *Spermophilus suslicus* // Mammalian Biology. V. 76. № 6. P. 672–677.
- Biedrzycka A., Konopinski M.K., 2007. Genetic variability and the effect of habitat fragmentation in spotted suslik *Spermophilus suslicus* populations from two different regions // Conservation Genetics. № 9. P. 1211–1221.
- Bushnell B., Rood J., Singer E., 2017. BB Merge – Accurate paired shotgun read merging via overlap // PLoS ONE. V. 12. № 10: e0185056.
- Edgar R.C., 2010. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // Bioinformatics. V. 26. P. 2460–2461.
- Edgar R.C., 2016. UNOISE2: improved error-correction for Illumina 16S and ITS amplicon sequencing // bioRxiv 081257.
- Eklom R., Sæther S.A., Fiske P., Kålås J.A., Höglund J., 2010. Balancing selection, sexual selection and geographic structure in MHC genes of Great Snipe // Genetica. V. 18. P. 453–461.
- Flint W.E., 1966. Die Zwerghamster der Palaarktischen fauna. Wittenberg: A. Ziemsen Verlag. P. 1–99.
- Fox C.W., Reed D.H., 2011. Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis // Evolution. V. 65. № 1. P. 246–258.
- Gigliotti A.K., Bowen W.D., Hammill M.O., Puryear W.B., Runstadler J., Wenzel F.W., Cammen K.M., 2022. Sequence Diversity and Differences at the Highly Duplicated MHC-I Gene Reflect Viral Susceptibility in Sympatric Pinniped Species // Journal of Heredity. V. 113. № 5. P. 525–537.
- Gomez-Mestre I., Tejedo M., 2004. Contrasting patterns of quantitative and neutral genetic variation in locally adapted populations of the natterjack toad, *Bufo calamita* // Evolution. V. 58. P. 2343–2352.
- Harf R., Sommer S., 2005. Association between major histocompatibility complex class II DRB alleles and parasite load in the hairy-footed gerbil, *Gerbillurus paeba*, in the southern Kalahari // Molecular Ecology. V. 14. № 1. P. 85–91.
- Hedrick P.W., 2001. Conservation genetics: Where are we now? // Trends in Ecology and Evolution. V. 16. P. 629–636.

- Janeway C.A., 2001. How the immune system works to protect the host from infection: a personal view // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 98. № 13. P. 7461–7468.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K., 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // *Molecular Biology and Evolution*. V. 35. P. 1547–1549.
- Langmead B., Salzberg S., 2012. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2 // *Nature Methods*. V. 9. P. 357–359.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Neumann K., Ushakova M.V., Ivanova N.V., Surov A.V., 2018. Molecular phylogenetics and taxonomy of dwarf hamsters *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867 (Cricetidae, Rodentia): description of a new genus and reinstatement of another // *Zootaxa*. V. 4387. № 2. P. 331–349.
- Lobo K., Johnson P.A., Johnson J.C., Mardon A., 2021. On Genetic Rescue: A Brief Conspectus // *Academia Letters* 3554.
- Luikart G., England P.R., Tallmo D., Jordan S., Taberlet P., 2003. The power and promise of population genomics: From genotyping to genome typing // *Nature Reviews Genetics*. V. 4. P. 981–999.
- Madsen T., Olsson M., Wittzell H., Stille B., Gullberg A., Shine R., Andersson S., Tegelström H., 2000. Population size and genetic diversity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adders (*Vipera berus*) // *Biological Conservation*. V. 94. № 2. P. 257–262.
- Mammal Species of the World*, 2005. A Taxonomic and Geographic Reference. Eds Wilson D.E., Reeder D. Baltimore: The J. Hopkins University Press. V. 2. P. 1040–1041.
- McKay J.K., Latta R.G., 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 17. № 6. P. 285–291.
- Miller H.C., Allendorf F., Daugherty C.H., 2010. Genetic diversity and differentiation at MHC genes in island populations of tuatara (*Sphenodon* spp.) // *Molecular Ecology*. V. 19. P. 3894–3908.
- Miller H.C., Miller K.A., Daugherty C.H., 2008. Reduced MHC variation in a threatened tuatara species // *Animal Conservation*. V. 11. P. 206–214.
- Neumann K., Michaux J.R., Maak S., Jansman H.A., Kayser A., Mundt G., Gattermann R., 2005. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) – a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks // *Molecular Ecology*. V. 14. № 5. P. 1473–483.
- O'Brien S.J., Evermann J.F., 1988. Interactive influence of infectious disease and genetic diversity in natural populations // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 3. № 10. P. 254–259.
- Palo J.U., O'Hara R.B., Laugen A.T., Laurila A., Primmer C.R., Merila J., 2003. Latitudinal divergence of common frog (*Rana temporaria*) life history traits by natural selection: Evidence from a comparison of molecular and quantitative genetic data // *Molecular Ecology*. V. 12. P. 1963–1978.
- Pfrender M.E., Spitze K., Hicks J., Morgan K., Latta L., Lynch M., 2000. Lack of concordance between genetic diversity estimates at the molecular and quantitative-trait levels // *Conservation Genetics*. V. 1. P. 263–269.
- Radwan J., Biedrzycka A., Babik W., 2010. Does reduced MHC diversity decrease viability of vertebrate populations? // *Biological Conservation*. V. 143. P. 537–544.
- Reed D.H., Frankham R., 2001. How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis // *Evolution*. V. 55. P. 1095–1110.
- Shiina T., Yamada Y., Aarnink A., Suzuki S., Masuya A., Ito S., Ido D., Yamanaka H., Iwatani C., Tsuchiya H., Ishigaki H., Itoh Y., Ogasawara K., Kulski J.K., Blancher A., 2015. Discovery of novel MHC-class I alleles and haplotypes in Filipino cynomolgus macaques (*Macaca fascicularis*) by pyrosequencing and Sanger sequencing // *Immunoge*. V. 67. № 10. P. 563–578.
- Smith A.T., Xie Y., 2008. A Guide to the Mammals of China. United Kingdom: Princeton University Press. P. 240.
- Smulders M.J.M., Snoek L.B., Booy G., Vosman B., 2003. Complete loss of MHC genetic diversity in the Common Hamster (*Cricetus cricetus*) population in The Netherlands. Consequences for conservation strategies // *Conservation Genetics*. V. 4. № 4. P. 441–451.
- Sommer S., 2005. The importance of immune gene variability (MHC) in evolutionary ecology and conservation // *Frontiers in Zoology*. V. 2. № 16. P. 1–18.
- Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monecke 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.
- Ujvari B., Belov K., 2011. Major histocompatibility complex (MHC) markers in conservation biology // *International Journal of Molecular Sciences*. V. 12. P. 5168–5186.
- Ujvari B., Olsson M., Madsen T., 2005. Discrepancy in mitochondrial and nuclear polymorphism in meadow vipers (*Vipera ursinii*) questions the unambiguous use of mtDNA in conservation studies // *Amphibia-Reptilia*. V. 26. P. 287–292.
- Villesen P., 2007. FaBox: an online toolbox for fasta sequences // *Molecular Ecology Notes*. V. 7. P. 965–968.
- Willi Y., Van Buskirk J., Hoffmann A.A., 2006. Limits to the adaptive potential of small populations // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 37. P. 433–458.
- Winternitz J.C., Wares J.P., 2013. Duplication and population dynamics shape historic patterns of selection and genetic variation at the major histocompatibility complex in rodents // *Ecology and Evolution*. V. 3. № 6. P. 1552–1568.
- Zhu L., Ruan X.D., Ge Y.F., Wan Q.H., Fang S.G., 2007. Low major histocompatibility complex class II DQA diversity in the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) // *BMC Genetics*. V. 8: 29.

ALLELE DIVERSITY OF THE MAJOR HISTOCOMPATIBILITY COMPLEX GENE DRB1 IN TWO SPECIES OF HAMSTER OF THE GENUS *ALLOCRICETULUS* Argyropulo 1932

I. G. Meschersky^{1, *}, N. Y. Feoktistova^{1, **}, A. V. Gureeva^{1, ***}, A. V. Surov^{1, ****}

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

**e-mail: meschersky@rambler.ru*

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

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

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

For the first time, the allelic diversity of exon 2 of the DRB1 gene (class II of the major histocompatibility complex, MHC) was determined by NGS sequencing in natural populations of two species of the genus *Allocricetulus*: Eversmann's hamster (*A. eversmanni*) and the Mongolian hamster (*A. curtatus*). These species are genetically close, but allopatric and demonstrate different habitat preferences. Eversmann's hamster inhabits the steppes and is often associated with agrocenosis, while the Mongolian hamster occurs in semi-deserts and deserts, where anthropogenic pressure is practically absent. Our analysis revealed a significant effect of positive selection on the diversity of alleles of the DRB1 gene in both study species. However, Eversmann's hamster is characterized by a large average distance between alleles, but a smaller proportion of heterozygous individuals, while the Mongolian hamster is characterized by a larger individual variety of alleles. Thus, despite the extensive range of Eversmann's hamster, we noted significantly less functional diversity of adaptive genes, which may be due to an increased anthropogenic exposure.

Keywords: *Allocricetulus curtatus*, *A. eversmanni*, MHC class II, targeted sequencing, genetic diversity, pathogen load, natural selection