

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 2

Февраль 2023



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 102, номер 2, 2023

Статолиды брюхоногих моллюсков и их использование в качестве регистрирующих структур <i>О. А. Хорошуткина</i>	123
Двустворчатый моллюск <i>Mya arenaria</i> Linnaeus 1758 (Myidae) на мелководных участках губ Зеленецкая и Ярнышная Баренцева моря: особенности аллометрического роста <i>О. В. Смолькова, Н. И. Мещеряков</i>	141
Contribution to the knowledge of the oribatid mite genus <i>Aleurodamaeus</i> (Acari, Oribatida, Aleurodamaeidae), with description of a new species from Ethiopia <i>S. G. Ermilov, E. A. Hugo-Coetzee, L. B. Rybalov</i>	153
Распространение и структура ареалов щетинохвосток рода <i>Allopsontus</i> Silv. (Machilidae, Microcorphina) <i>В. Г. Каплин</i>	163
К вопросу о географической изменчивости морфологических признаков итальянской саранчи <i>Calliptamus italicus italicus</i> (L.) (Orthoptera, Acrididae) <i>К. Е. Гаранин, М. Е. Черняховский</i>	172
Современные тренды популяций стерха (<i>Grus leucogeranus</i>) и канадского (<i>Grus canadensis</i>) журавля (Gruidae, Gruiformes) в тундрах Якутии и Чукотки по данным авиаучетов <i>С. Б. Розенфельд, И. П. Бысыкатова-Харми, Д. А. Барыкина, Г. К. Куртаев, Д. В. Соловьёва</i>	181
О рисках реинтродукции стерха (<i>Leucogeranus leucogeranus</i> Pallas 1773, Gruidae, Gruiformes) <i>В. Ю. Ильяшенко</i>	195
Растянутая линька на фоне потепления климата — основная причина выхода байкальской нерпы (<i>Pusa sibirica</i> , Pinnipedia) на береговые лежбища <i>Е. А. Петров, А. Б. Купчинский</i>	201
Интенсивность питания и потребности в кормах и энергии у полуденной песчанки (<i>Meriones meridianus</i> , Gerbillidae, Rodentia) в условиях неволи <i>Р. Р. Омаров, К. З. Омаров</i>	215
Особенности морфологии коренных зубов японской мыши (<i>Apodemus speciosus</i> , Rodentia, Muridae) острова Кунашир <i>И. В. Картавцева, Д. В. Горников, М. В. Павленко</i>	225

Краткое сообщение

Средообразующая роль туруханской пищухи (<i>Ochotona turuchanensis</i> , Lagomorpha, Ochotonidae): влияние на произрастание крапивы двудомной (<i>Urtica dioica</i>) на каменистых осыпях <i>С. В. Попов, Н. Г. Борисова, Д. Г. Чимитов, С. Ю. Ленхобоева, А. И. Старков</i>	237
--	-----

Contents

Volume 102, No 2, 2023

Gastropod Statoliths and Their Use As Recording Structures <i>O. A. Khoroshutina</i>	123
The Soft-Shell Clam, <i>Mya arenaria</i> Linnaeus 1758 (Myidae), in the Shallow Waters of Zelenetskaya and Yarnyshnaya Inlets of the Barents Sea: Allometric Growth <i>O. V. Smolkova, N. I. Meshcheryakov</i>	141
Contribution to the Knowledge of the Oribatid Mite Genus <i>Aleurodamaeus</i> (Acari, Oribatida, Aleurodamaeidae), with Description of a New Species from Ethiopia <i>S. G. Ermilov, E. A. Hugo-Coetzee, L. B. Rybalov</i>	153
Distribution and Range Structure of the Bristletail Genus <i>Allopsontus</i> Silv. (Machilidae, Microcoryphia) <i>V. G. Kaplin</i>	163
To the Problem of the Geographic Variability of the Italian Locust, <i>Calliptamus italicus italicus</i> (L.) (Orthoptera, Acrididae) <i>K. E. Garanin, M. E. Chernyakhovsky</i>	172
Modern Trends in the Populations of the Siberian Crane (<i>Grus leucogeranus</i>) and the Sandhill Crane (<i>Grus canadensis</i>) (Gruidae, Gruiformes) in the Tundra of Yakutia and Chukotka, Based on Aerial Surveys <i>S. B. Rozenfeld, I. P. Byskatova-Harmey, D. A. Barykina, G. K. Kirtaev, D. V. Solovyeva</i>	181
On the Risks of Siberian Crane (<i>Leucogeranus leucogeranus</i> Pallas 1773, Gruidae, Gruiformes) Reintroduction <i>V. Yu. Ilyashenko</i>	195
Extended Molting Against the Background of Climate Warming is the Main Reason for the Emergence of the Baikal Seal (<i>Pusa sibirica</i> , Pinnipedia) to Coastal Rookeries <i>E. A. Petrov, A. B. Kupchinsky</i>	201
Feeding Intensity and Both Food and Energy Requirements of the Midday Gerbil (<i>Meriones meridianus</i> , Rodentia, Gerbillidae) in Captivity <i>R. R. Omarov, K. Z. Omarov</i>	215
Morphological Features of the Molars of the Japanese Mouse, <i>Apodemus speciosus</i> (Rodentia, Muridae), from the Kunashir Island <i>I. V. Kartavtseva, D. V. Gornikov, M. V. Pavlenko</i>	225

Brief Communications

The Turuchan Pika (<i>Ochotona turuchanensis</i>) as an Ecosystem Engineer: the Influence on the Growth of the Common Nettle (<i>Urtica dioica</i>) on Taluses <i>S. V. Popov, N. G. Borisova, D. G. Chimitov, S. Yu. Lenkhoboeva, A. I. Starkov</i>	237
---	-----

УДК 591.1:611.85:594.3:57.017.64

СТАТОЛИТЫ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В КАЧЕСТВЕ РЕГИСТРИРУЮЩИХ СТРУКТУР

© 2023 г. О. А. Хорошутина*

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

**e-mail: olga.khoroshutina@gmail.com*

Поступила в редакцию 14.06.2022 г.

После доработки 19.10.2022 г.

Принята к публикации 28.10.2022 г.

В обзоре рассмотрено формирование статолитов брюхоногих моллюсков в онтогенезе, включая ранние стадии, проанализированы процесс роста статолитов брюхоногих моллюсков разных видов, их строение и морфометрические характеристики, особенности внутренней структуры, химический и минералогический состав. Обсуждаются разные типы формирующихся концентрических отметок (периодические отметки роста, отметки выклева/оседания, отметки, маркирующие другие онтогенетические события) на статолитах и причины их формирования. Рассмотрены преимущества использования статолитов как регистрирующих структур. Также приведены данные по верификации годовой периодичности образования отметок на статолитах.

Ключевые слова: статоцист, гравирецепция, статолит, регистрирующая структура, определение возраста

DOI: 10.31857/S0044513423020083, **EDN:** HTLMDZ

Один из основных органов чувств, присущий как беспозвоночным (статоцист), так и позвоночным (лабиринт), — это орган равновесия, с помощью которого животные воспринимают гравитационное поле Земли. Гравирецепция необходима животным как для определения положения тела в пространстве, так и для активной ориентации, локомоции, регуляции движений глаз (установлены как непосредственные синаптические контакты между рецепторными клетками статоцистов и глаз, так и морфофункциональное взаимодействие рецепторных клеток, которое обеспечивается глазодвигательным центром (Винников, 1995)). Строение этого органа обладает высоким конвергентным сходством у разных типов животных, что объясняется, в том числе, постоянством действия гравитации на протяжении всего периода эволюционной истории (Асеев и др., 2013). При этом, как правило, чем сложнее поведение животного, тем более сложными и специализированными являются сенсорные структуры, которыми оно обладает. Базовая схема строения органа равновесия включает в себя две основные составляющие: сенсорные элементы, или рецепторные клетки, и инерциальную массу (одно или несколько образований различной формы, которые при изменении положения в пространстве раздражают рецепторные клетки). Сам статоцист у разных групп беспозвоночных может иметь вид ямки или

пузырька, выстилающий его сенсорный эпителий обычно представляет собой первично-чувствующие клетки (однако у некоторых групп, например гребневиков и головоногих, встречаются вторично-чувствующие клетки); инерциальная масса находится в заполненной жидкостью полости статоциста (Budelmann, 1988). Особенности строения статоциста беспозвоночных могут варьировать, при этом следует принимать во внимание, что беспозвоночные, в отличие от позвоночных, не являются эволюционно однородной монофилетической группой (Markl, 1974). Так, например, у сцифомедуз статоцисты расположены в краевых тельцах, или ропалиях, которые находятся по краю зонтика и представляют собой трансформированные щупальца (Yamashita, 1957); у некоторых семейств полихет статоцисты метамерны и встречаются в нескольких передних сегментах тела (Ariciidae — 6 пар, Orbiniidae — до 20 пар (Markl, 1974)). Для моллюсков также характерно наличие органов равновесия, судя по всему, обладающих общностью происхождения (за исключением панцирных моллюсков (Polyplacophora) (Markl, 1974). При этом у активно перемещающихся головоногих статоцисты обладают наиболее сложным строением среди беспозвоночных (Williamson, 1995).

Инерциальная масса в органах равновесия — статоцистах — у беспозвоночных может представлять собой один сравнительно крупный статолит или несколько более мелких статоконий. Статолиты (или статоконии) описаны у разных групп беспозвоночных: полихет (Beesley et al., 2000), бескишечных турбеллярий (Иванов и др., 1972), голотурий (Ehlers, 1997), гидроидов (Санамян, Санамян, 2012), сцифомедуз (Yamashita, 1957; Spangenberg, Beck, 1968), кубомедуз (Ueno et al., 1995; Mooney, Kingsford, 2017), ракообразных (Espeel, 1985) и других. В статоцистах моллюсков также обнаруживаются единичные статолиты или множественные статоконии: у брюхоногих (Винников и др., 1971; Chase, 2002), головоногих (Clarke, Maul, 1962; Clarke, 1978) и двустворчатых моллюсков (Morton, 1985; Galante-Oliveira et al., 2019).

Статолиты растут на протяжении всего онтогенеза, причем скорость роста статолитов неравномерна и коррелирует со скоростью обмена веществ животного, отражая ее периодические изменения. В связи с этим статолиты имеют морфологически неоднородную слоистую структуру, причем ростовые слои сохраняются на протяжении всей жизни животного. Таким образом, статолиты относятся к так называемым регистрирующим структурам (Мина, Клевезаль, 1970; Клевезаль, Смирнова, 2016), которые отражают изменения окружающей среды, фиксируют онтогенетические события, приводящие к изменению скорости роста, и используются в том числе для определения возраста животного. Среди моллюсков методика определения возраста по статолитам хорошо отработана и широко применяется у головоногих (Jackson, 1994; Arkhipkin, 2005; Arkhipkin et al., 2018).

Возможность определения индивидуального возраста животного крайне важна для изучения структуры популяции и ее динамики. В то же время, проблема определения индивидуального возраста брюхоногих моллюсков все еще не решена для некоторых групп, а универсальный способ, который был бы достаточно прост в применении, не разработан.

Многообразие методов определения индивидуального возраста гастропод посвящен обзор Холлимана с соавторами (Hollyman et al., 2018a). Так, для оценки размерно-возрастной структуры популяции довольно часто используют косвенные методы, например выделение модальных классов в гистограммах частотного распределения высот раковин моллюсков (Kideys, 1996). Однако этот метод дает приблизительную оценку и не позволяет говорить об индивидуальном возрасте животных. Среди прямых методов, с помощью которых можно оценить возраст отдельных моллюсков, наиболее просто для определения

возраста использовать внешние регистрирующие структуры — линии нарастания на раковине: внешние (например, *Fissurella crassa* (Bretos, 1980), *Monodonta lineata* (Williamson, Kendall, 1981; Lewis et al., 1982), *Peringia ulvae* (Горбушин, 2003), *Littorina obtusata* (Козминский, 2006)) и внутренние (например, морское блюдечко (*Patella vulgata*) (Ambrose et al., 2016), морская туфелька (*Crepidula fornicata*) (Guy et al., 2013) и разные виды морских ушек (Prince et al., 1988; Shepherd et al., 1995, 2000; Naylor, 2010), а также нерестовые отметки (*Rapana venosa* (Косьян, Антипушина, 2011)). Для ряда видов подтверждено ежегодное образование отметок на крышечке (оперкулуме): *Buccinum undatum* (Santarelli, Gros, 1985), *Buccinum osagawai* (Голиков, 1980; Овсянников, Островский, 2008), *Busycon carica* (Power, 2009).

Однако внешние регистрирующие структуры со временем могут повреждаться под воздействием внешней среды и становиться плохо читаемыми, что затрудняет оценку индивидуального возраста моллюска. Кроме того, для ряда видов (например, *Nucella heyseana* (Селин, 2003); *Gibbula cineraria* (Schöne et al., 2007)) показано, что отметки на раковине или оперкулуме не являются годовыми, поэтому методика не может стать универсальной. Такие методы, как анализ содержания стабильных изотопов $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ (Epstein et al., 1951) или анализ изменения концентраций некоторых микроэлементов (Mg, Ba, Sr (Lloyd et al., 2008; Manríquez et al., 2012)), хотя и достаточно надежны, но весьма трудоемки. В связи с этим цель настоящего обзора — обобщение данных по строению и химическому составу статолитов (внутренней регистрирующей структуры брюхоногих моллюсков), развитию их в онтогенезе, а также обсуждение метода определения индивидуального возраста брюхоногих моллюсков по отметкам на статолитах, результатов его верификации в работах ряда авторов, преимуществ и недостатков данного метода.

СТАТОЛИТЫ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Орган равновесия — статоцист

Статоцисты гастропод обычно имеют форму, близкую к сферической, и расположены вблизи pedalных ганглиев подглоточного ганглионарного комплекса в мускулатуре ноги (рис. 1 (Hollyman et al., 2017a, fig. 1)). Они окружены соединительной тканью и связаны эластичными тяжами как между собой, так и с мускулатурой ноги (Горгиладзе и др., 2013). Полость статоциста заполнена статолимфой, а внутренняя стенка содержит первично-чувствующие волосковые клетки (механорецепторы), расположенные асимметрично (рис. 2 (Budelmann, 1988, fig. 30.6)). Несмотря на анатомическую близость к pedalным ганглиям,

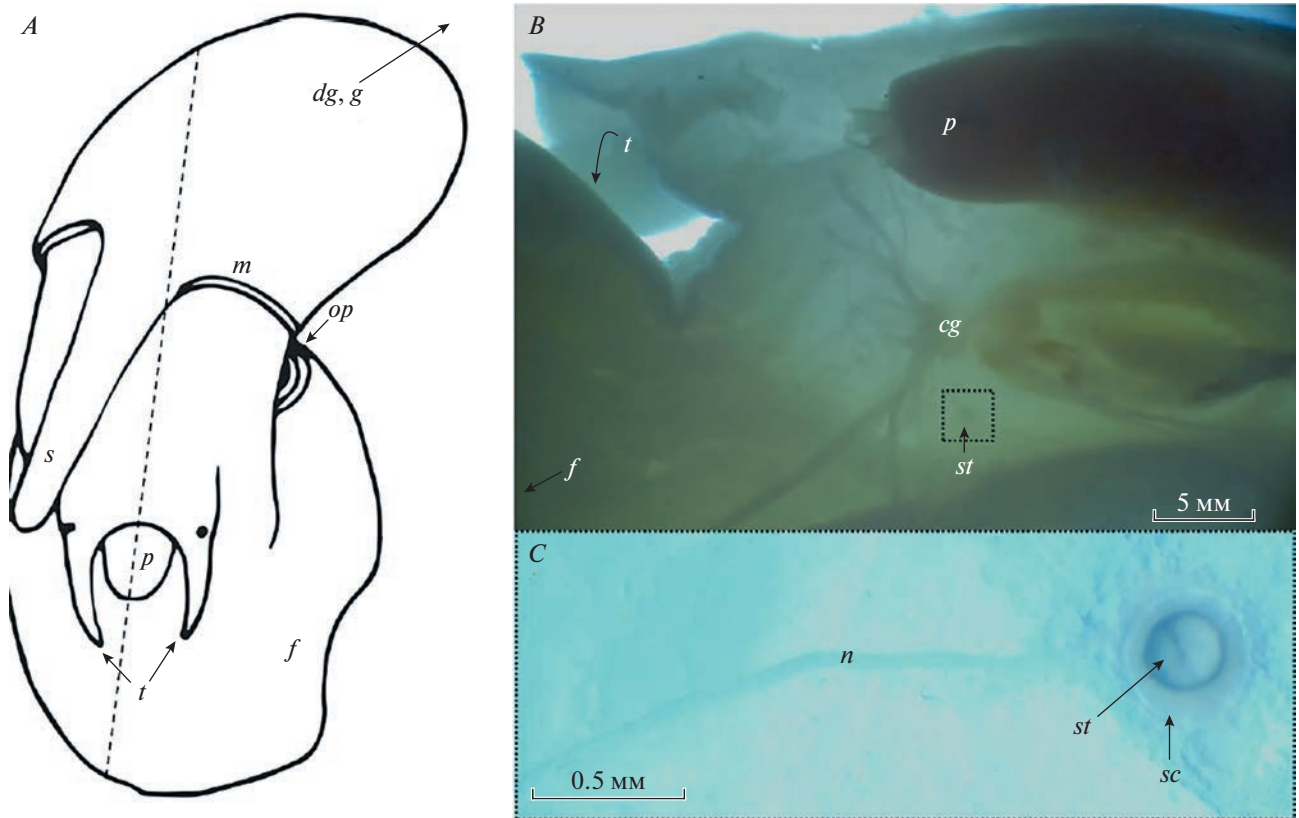


Рис. 1. Самка *B. undatum* (схема), извлеченная из раковины (A), половина рассеченного тела моллюска *B. undatum* под проходящим светом с использованием стереомикроскопа (B) и статолит перед извлечением (C): *s* – сифон, *m* – мантия, *p* – хоботок, *op* – оперкулум, *f* – нога, *t* – щупальца, *cg* – церебральный ганглий, *st* – статолит, *sc* – статоцист, *n* – нерв. Стрелкой показано, что *dg* (пищеварительная железа) и *g* (гонады) находятся за границами схемы. Прерывистая линия: разрез в сагиттальной плоскости. Пунктир: зона, показанная ниже (C). (Hollyman et al., 2017a, fig. 1).

статоцисты иннервируются церебральными ганглиями, которые, в свою очередь, связаны коннективами с педальными ганглиями (Голиков, 1980).

У некоторых видов гастропод в статоцисте содержится не один статолит, а множество более мелких статоконий (Винников и др., 1971). Статокония, как правило, мельче статолита. Количество статоконий в статоцисте непостоянно, они могут срастаться между собой (Горгиладзе, 2020), что делает их малоприспособленными для использования в качестве регистрирующих структур. Так, статоконии в статоцистах наземной легочной улитки *Helix lucorum* обычно овальные с плоской поверхностью, имеют сферическое ядро диаметром около 1.5 мкм, однако наблюдаются также статоконии, различающиеся по форме или имеющие несколько ядер (Горгиладзе и др., 2010). Считается, что множественные статоконии встречаются у более примитивных брюхоногих моллюсков, например в выделявшемся ранее отряде археогастропод, тогда как наличие единичного статолита в статоцисте – эволюционно более прогрессивный признак (Fretter, Graham, 1994;

Richardson et al., 2005). Это, возможно, является частным случаем олигомеризации – постепенного уменьшения числа гомологичных органов в процессе эволюции и специализации (Догель, 1954). У двустворчатых моллюсков наблюдается схожая картина: существуют группы и с единичным статолитом, и с множественными статокониями, однако, по-видимому, это не имеет большого филогенетического значения (Morton, 1985; Morton, Machado, 2021).

Морфометрические характеристики статолитов

Морфометрические характеристики статолитов брюхоногих моллюсков характеризуются видовой, возрастной и индивидуальной изменчивостью. Галанте-Оливейра с соавторами (Galante-Oliveira et al., 2013), проведя исследование 12 видов брюхоногих моллюсков побережья Португалии, сообщают о вариативности диаметров статолитов. Средние значения основных параметров для некоторых видов представлены в табл. 1.

Разница в морфометрических характеристиках между левым и правым статолитом брюхоно-

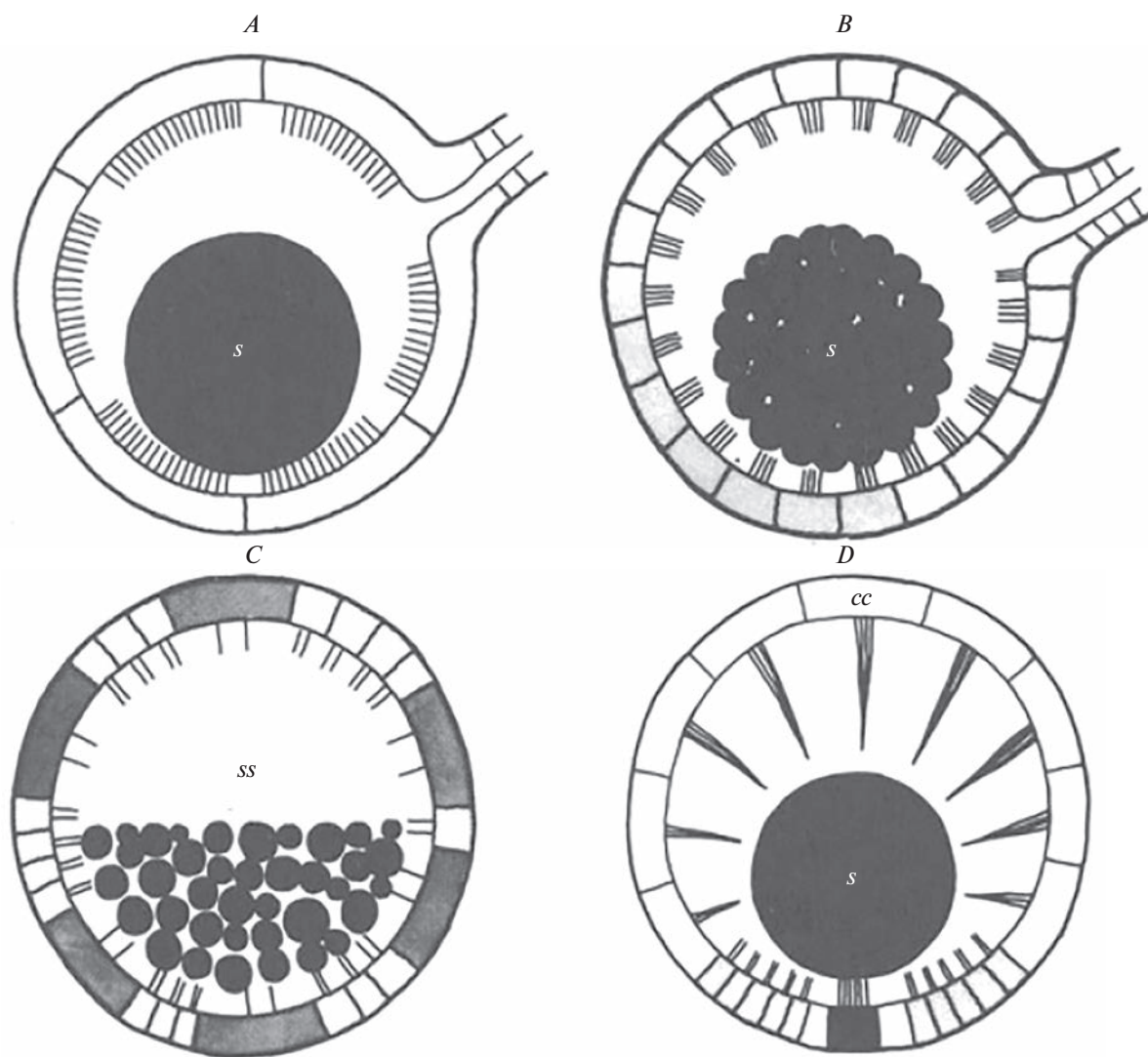


Рис. 2. Статоцист с неполяризованными волосковыми клетками (поперечное сечение): статоцист легочных и заднежаберных брюхоногих моллюсков с тринадцатью крупными волосковыми клетками (A), правый (нижний) статоцист двустворчатого моллюска рода *Pecten* с многочисленными небольшими волосковыми клетками (B), статоцист лопаточного моллюска морской зуб *Dentalium vulgare* с крупными (темными) и маленькими (светлыми) неполяризованными волосковыми клетками (C), статоцист переднежаберного брюхоножного моллюска рода *Pterotrachea* с рецепторными клетками, расположенными в макуле, в нижней части статоциста (D); s – статолит; ss – статоконии; cc – реснитчатые клетки. (Budelmann, 1988, fig. 30.6).

гих моллюсков в основном не отмечается (например, Richardson et al., 2005; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2017a; Хорошутина, Лищенко, 2018). В то же время Горгиладзе с соавторами (2013) отмечают у *Pomatias rivularis* разницу в морфометрических показателях между левым и правым статолитом (левый статолит крупнее, форма одного из статолитов может заметно отклоняться от правильной сферической). Авторы также говорят о наличии заметной индивидуальной изменчивости, например, в проявлении асимметрии одного из пары статолитов. При этом асимметрия инерциальной массы отмечается и у других групп беспозвоночных и позвоночных, например, у

гребневилов (Винников и др., 1971) и рыб (для меченосцев *Xiphophorus helleri* и цихлид *Oreochromis mossambicus*) показана связь асимметрии отолитов и проявлений болезни движения (петлеобразные плавательные движения, положение вниз головой, верчение) (Hilbig et al., 2003).

Размер статолита положительно коррелирует с линейными размерами раковины; с ростом моллюска диаметр статолита увеличивается. Однако эта зависимость не прямая, рост статолитов характеризуется заметной отрицательной аллометрией. Это приводит к тому, что у мелких моллюсков статолиты имеют относительно более крупные

Таблица 1. Средние значения основных измерений статолитов и высоты раковины некоторых видов брюхоногих моллюсков

Вид	Диаметр выклевного кольца/кольца оседания, мкм	Диаметр статолита, мкм	Высота раковины, мм	<i>N</i>	Источник
<i>Peringia ulvae</i> (Littorinimorpha, Hydrobiidae)	—	41.2 ± 2.6	7.44 ± 0.61	6	Galante-Oliveira et al., 2013
<i>Aporrhais pespelecani</i> (Littorinimorpha, Aporrhaidae)	—	187.7 ± 28.8	33.63 ± 2.92	6	Galante-Oliveira et al., 2013
<i>Ranella olearium</i> (Littorinimorpha, Ranellidae)	—	327.4 ± 25.7	136.50 ± 16.28	6	Galante-Oliveira et al., 2013
<i>Charonia lampas</i> (Littorinimorpha, Charoniidae)	—	344.0 ± 39.9	168.67 ± 39.46	6	Galante-Oliveira et al., 2013
<i>Nassarius reticulatus</i> (Neogastropoda, Nassariidae)	36.38 ± 1.98	157.28 ± 9.97	29.39 ± 1.67	22	Barroso et al., 2011
<i>Buccinum morchianum</i> (Neogastropoda, Buccinidae)	82.13 ± 16.49	323.13 ± 30.19	87.96 ± 15.04	8	Хорошутина, Лищенко, 2018; Хорошутина, Лищенко, неопубликованные данные
<i>Buccinum polare</i> (Neogastropoda, Buccinidae)	77.36 ± 7.72	294.09 ± 16.45	60.04 ± 6.14	11	Хорошутина, Лищенко, 2018; Хорошутина, Лищенко, неопубликованные данные
<i>Rapana venosa</i> (Neogastropoda, Muricidae)	33.67 ± 2.89	234.18 ± 32.08	59.08 ± 13.08	59	Хорошутина, Лищенко, 2022

Примечание. Для каждого параметра указаны среднее ± стандартная ошибка. *N* — количество проанализированных животных.

размеры, с возрастом скорость роста статолита снижается быстрее, чем скорость роста раковины; и относительные размеры статолитов уменьшаются. Холлиман с соавторами (Hollyman et al., 2017a) исследовали взаимосвязь диаметра статолита и высоты раковины *Buccinum undatum*: она довольно точно описывается степенной функцией ($y = 41.38 \times x^{0.4354}$, $R^2 = 0.96$). При этом точки, соответствующие диаметрам статолитов и длинам раковины моллюсков до 60 мм, лежат практически на линии функции, что позволяет точно предсказывать высоту раковины, имея диаметр статолита (и наоборот). В то же время, у моллюсков, высота раковины которых выше 60 мм, появляется большой разброс в диаметрах статолитов (рис. 3А (Hollyman et al., 2017a, fig. 3), возможно, это связано как со значительным снижением скорости роста раковины с возрастом в целом, так и с индивидуальными различиями в скорости роста. Дополнительно эту зависимость иллюстрирует график, построенный по логарифмически преобразованным данным (рис. 3В (Hollyman et al., 2017a, fig. 3)). Также авторы установили, что зависимость между диаметром статолита и воз-

растом описывается кривой Бергаланфи ($R^2 = 0.90$) (рис. 3С (Hollyman et al., 2017a, fig. 3)).

Микроструктура статолитов

Статолиты брюхоногих моллюсков имеют, как правило, гладкую поверхность. Внутренняя структура на шлифах статолитов представлена расположенным в центре ядром, окруженным концентрическими отметками разной прозрачности и ширины. Ядро, как правило, имеет наиболее темный оттенок, его окружают хорошо заметные широкие светлые и узкие темные зоны (зоны остановки роста — отметки последующих лет). Также на образцах заметна радиальная исчерченность. Подобную структуру описывает ряд авторов (Горгиладзе и др., 2013; Richardson et al., 2005; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2017a); в нашей работе по *Buccinum morchianum*, *B. polare* и некоторым видам других родов семейства Buccinidae (Хорошутина, Лищенко, 2018), а также при исследовании статолитов *Rapana venosa* нами было обнаружено схожее строение статолитов (рис. 4). Основа такой структуры — органический матрикс, строение которого можно на-

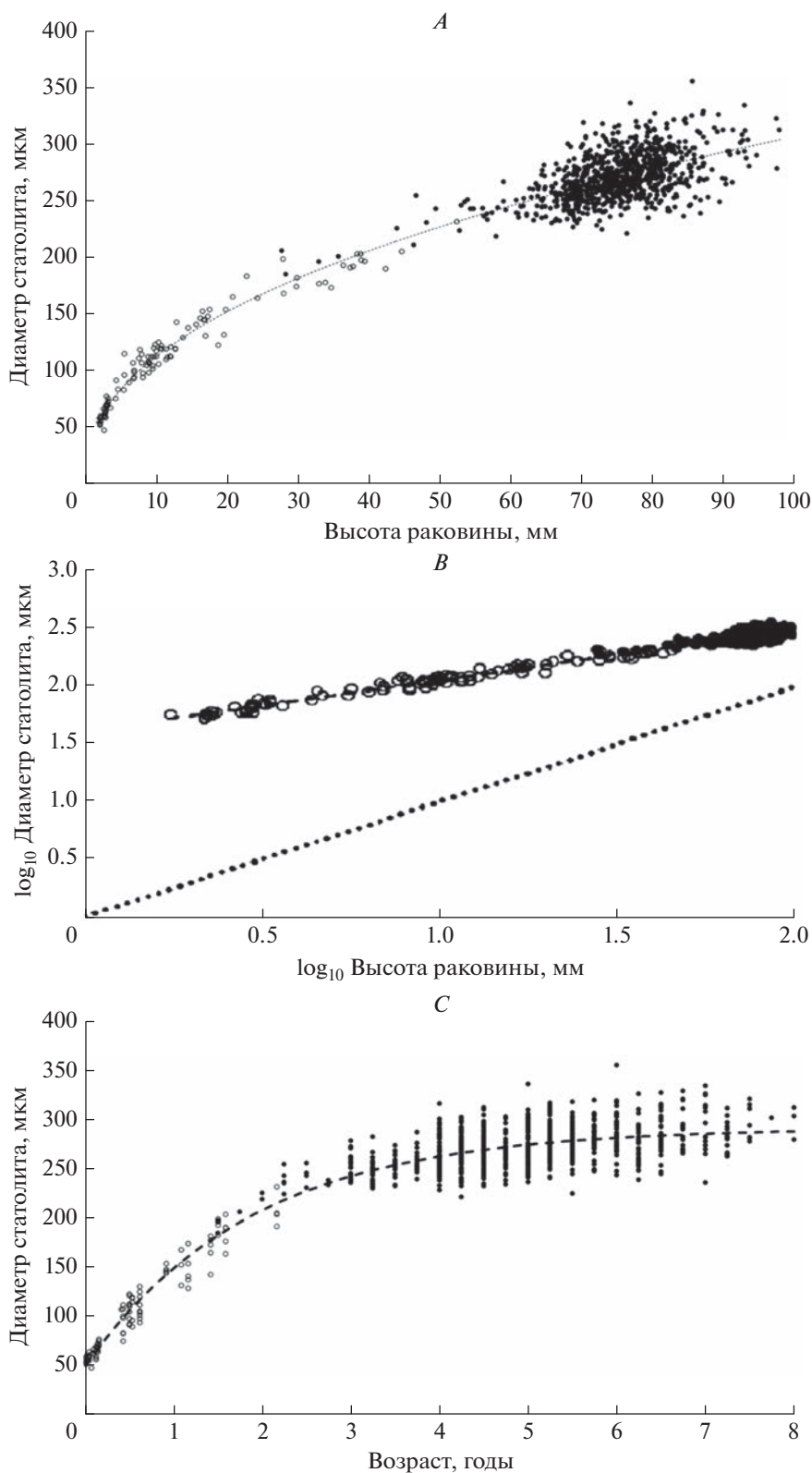


Рис. 3. Взаимосвязь между высотой раковины и диаметром статолита *B. undatum*, описываемая степенной функцией ($y = 41.38 \times x^{0.4354}$, $R^2 = 0.96$) (A); диаграмма рассеяния, показывающая взаимосвязь между логарифмически преобразованными данными ($\log_{10}$) (B), пунктирная линия — изометрическая зависимость; взаимосвязь между возрастом моллюска и диаметром статолита *B. undatum*, описываемая кривой Берталанфи ($R^2 = 0.90$) (C). $N = 931$ для всех точек. ● — собранные моллюски, ○ — выращенные в лабораторных условиях (Hollyman et al., 2017a, fig. 3, с изменениями).

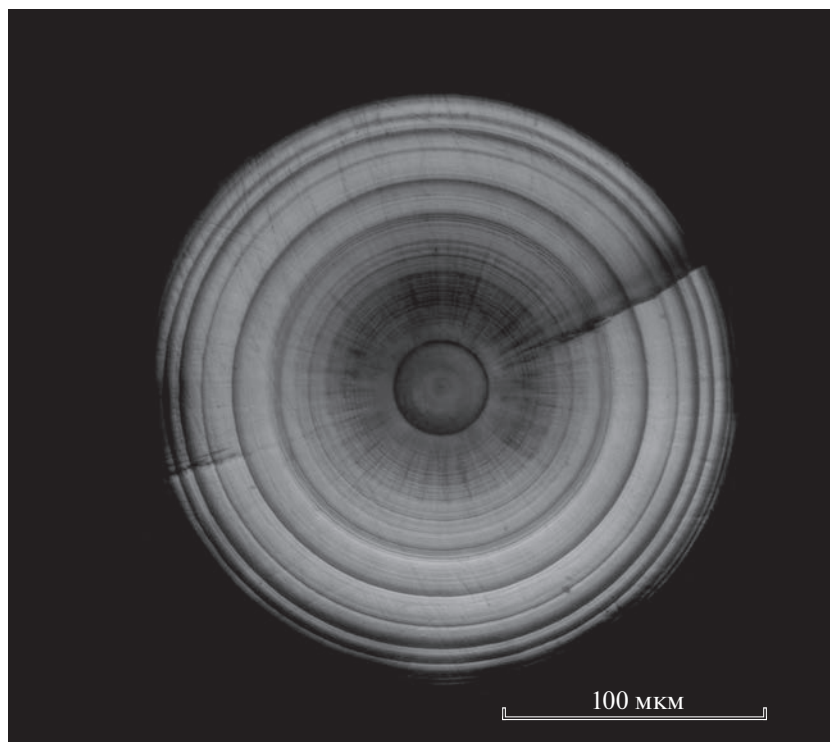


Рис. 4. Статолит *Rapana venosa* с отшлифованной поверхностью. Хорошо заметны ядро и годовые концентрические отметки.

блюдать при помещении статолита в кислую среду: после растворения CaCO_3 в растворе серной, соляной, азотной кислоты (время экспозиции зависит от концентрации раствора и размера статолита) остается тонкая прозрачная структура с характерным кольцевидным и радиальным рисунком, присущая самому статолиту (Горгиладзе и др., 2013).

Кольцевидный рисунок статолита формируется путем постоянного образования ростовых слоев. На шлифах статолитов брюхоногих моллюсков может быть заметно несколько типов концентрических отметок. Основные из них — годовые, их образование связано с сезонным снижением скорости обмена веществ (Hollyman et al., 2018). Однако могут образовываться также отметки других типов, соответствующие более коротким периодам. Например, Белл (Bell, 1984) отмечает формирование суточных приростов личиночных статолитов *Littorina scabra*. В то же время для других видов о наличии суточных отметок не сообщается (Richardson et al., 2005; Galante-Oliveira et al., 2013; Hollyman et al., 2017a). Образуются также отметки, маркирующие определенные онтогенетические события, например “кольцо выклева” (для видов с прямым развитием) или “кольцо поселения” (для видов со стадией планктонной личинки). Это первая четкая отметка, окружающая темное ядро, следом за ней идет отметка пер-

вого года. (Galante-Oliveira et al., 2013; Fisher, Ruders, 2017). Для *N. reticulatus* показано также образование так называемых “отметок возмущения”, или стрессовых отметок, появляющихся вследствие остановки роста из-за антропогенных или естественных стрессовых воздействий (например, штормов, нереста, воздействия орудий лова, хищничества (Richardson, 2001; Galante-Oliveira et al., 2015)). В некоторых локациях такие кольца появляются чаще, чем в других, что может быть связано с сильно изменяющимися параметрами окружающей среды (Barroso et al., 2005). Количество таких отметок у *N. reticulatus* достоверно выше в лагуне Риа-де-Авейру, чем в относительно более стабильном прилегающем морском районе. Эти данные были подтверждены методами микроэлементного анализа, при этом визуально годовые отметки и “отметки возмущения” могут быть неотличимы друг от друга (Galante-Oliveira et al., 2015).

Химический и минералогический состав статолитов

Основное химическое соединение, из которого состоят статолиты, — это карбонат кальция (CaCO_3). Статолиты брюхоногих моллюсков, как и раковины, могут включать в себя несколько полиморфных модификаций CaCO_3 : обычно это и кальцит, и арагонит (Galante-Oliveira et al., 2014),

но показано, что статолиты, например, *B. undatum* состоят только из арагонита (Hollyman et al., 2017a). Аналогичные данные получили Горгиладзе с соавторами (2013), которые провели рентгенофазовый анализ кристаллической структуры статолитов *Pomatias rivularis*.

Элементный анализ образцов статолитов *P. rivularis*, проведенный Горгиладзе с соавторами (2013) с использованием системы микроанализа “ISIS” (Oxford, Великобритания), показал, что основные элементы, составляющие вещество статолита, — это Ca, C, O, N. Также статолиты содержат Sr и Mg — элементы, замещающие в карбонатах Ca, в состав более сложных соединений входят атомы Fe, Al, Na, K, P, S, Si.

Концентрации микроэлементов, включенных в структуру карбоната кальция (Sr, Mg, Na и другие), зависят от ряда факторов (например, типа кристаллической решетки, солёности, температуры морской воды, физиологических факторов (Hollyman et al., 2017)). В процессе формирования карбонатных структур моллюсков, в том числе статолитов, ионы Ca^{2+} могут замещаться ионами других двухвалентных металлов со схожими ионными радиусами (Dietzel et al., 2004). Чаще всего это Mg^{2+} и Sr^{2+} , но могут также образовываться и более сложные структуры с включением Na^+ , Al^{3+} , Fe^{3+} и одновалентных галогенид-ионов. Несмотря на то, что ионный радиус Na^+ (0.95) близок к ионному радиусу Ca^{2+} (0.99), разница их зарядов требует включения в структуру кристаллической решетки либо трехвалентных катионов Al^{3+} , Fe^{3+} (замещение двух ионов Ca^{2+} парой $\text{Na}^+ - \text{Me}^{3+}$) (Billings, Ragland, 1968), либо замещения пары $\text{Ca}^{2+} - \text{CO}_3^{2-}$ парой $\text{Na}^+ - \text{галогенид анион}$ (F^- , Cl^- , Br^- или I^-) (Yoshimura et al., 2017).

При этом концентрации микроэлементов, замещающих Ca^{2+} , зависят от вида полиморфной модификации CaCO_3 . Для кальцита с ромбоэдрической кристаллической решеткой характерно включение иона Mg^{2+} (атом этого иона обладает меньшим радиусом) в более высоких концентрациях, чем для арагонита. Напротив, орторомбическая структура кристаллической решетки арагонита чаще включает обладающий бóльшим атомным радиусом ион Sr^{2+} , замещающий Ca^{2+} (Hollyman et al., 2017). Поэтому для интерпретации результатов микроэлементного анализа крайне важно знать минералогический состав статолитов изучаемого вида: профили Mg^{2+} и Sr^{2+} для кальцит-арагонитовых статолитов и чисто арагонитовых статолитов будут различаться.

Важным фактором, влияющим на фиксацию некоторых микроэлементов в биогенных карбонатах, являются условия внешней среды. В работе Холлимана показано, что концентрации Mg^{2+} и

Sr^{2+} как в кальците, так и в арагоните статолитов зависят от температуры окружающей морской воды во время минерализации, что позволяет реконструировать сезонные циклы температуры (Hollyman et al., 2017).

Циклы Na^+ в карбонатах статолитов брюхоногих моллюсков оказались отрицательно скоррелированы с циклами Mg^{2+} и соответствовали годовым отметкам статолитов. Возможно, фиксация натрия также контролируется каким-либо фактором с годовым циклом, например температурой или скоростью роста моллюска (Hollyman et al., 2017). Однозначных данных по факторам, влияющим на включение Na^+ в карбонаты статолитов и другие биогенные карбонаты, не найдено. Так, например, в статолитах кальмара *Gonatus fabricii* обнаружены суточные циклы Na/Ca, вероятно, соответствующие суточным циклам роста, связанным с кормлением (Zumholz et al., 2007). В то же время, Йошимура с соавторами в работе по биогенным карбонатам осадочных пород, образованных кораллами, двустворчатыми моллюсками, фораминиферами (Yoshimura et al., 2017), отмечает, что и факторы окружающей среды (например, температура, солёность), и биологические факторы, такие как микроструктура скелета и скорость кальцификации, оказывают незначительное влияние на концентрацию внутрискелетного натрия. Однако более ранние данные по биогенным карбонатам донных осадков вблизи коралловых рифов показывают, что на концентрацию Na^+ в биогенных карбонатах может оказывать влияние солёность морской воды (Billings, Ragland, 1968).

РАЗВИТИЕ СТАТОЛИТОВ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Статоцисты у моллюсков возникают в виде эктодермальных инвагинаций, полость которых обычно закрывается, хотя в некоторых случаях остается канал, сообщающийся с внешней средой (Markl, 1974). Закладка статолитов в статоцистах происходит во время развития личинки в яйцевой капсуле (Bell, 1982, 1983, 1984; Lloyd et al., 2008; Manríquez et al., 2012; Zacherl et al., 2003, 2003a). Ядро статолита у моллюсков, в том числе брюхоногих, образуется на ранних стадиях онтогенеза, как правило, эндогенным путем. Однако, например, для педивелигеров двустворчатого моллюска *Ostrea edulis* Винников (Винников, 1995) отмечает наличие отверстий в статоцистах, ведущих в келликеров канал, через которые может происходить занос внешних частиц. Кристаллизация статолитов у брюхоногих моллюсков, так же, как и у животных других систематических групп, осуществляется под воздействием фермента карбоангидразы (Винников, 1995).

Наличие статолитов фиксируется у ювенильных моллюсков как с прямым, так и с непрямым типом развития (со стадией плавающей личинки). В ряде работ статолиты обнаружены у только что вышедших из яйцевой капсулы велигеров (напр., Richardson et al., 2005; Barroso et al., 2005; Chatzinikolaou, Richardson, 2007). О наличии статолитов (видимых через практически прозрачную раковину велигера) у личинок переднежаберных и заднежаберных моллюсков также сообщает Белл (Bell, 1982, 1983, 1984). У ювенильных моллюсков, развивающихся без стадии плавающей личинки, например, у *B. undatum* (Hollyman et al., 2017a) и *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017), статолиты обнаруживаются перед выходом моллюска из яйцевой капсулы.

Рост статолитов в процессе онтогенеза моллюска происходит путем постоянного образования ростовых слоев, что на уровне микроструктуры выражается в формировании характерного кольцевидного рисунка. Ежедневные “кольца роста” были отмечены для статолитов личинок *Littorina scabra* (Bell, 1982); основные видимые отметки на шлифе статолита обычно образуются во время сезонной остановки роста моллюска (Hollyman et al., 2018a).

Также встречаются концентрические отметки, отмечающие важные онтогенетические события: “кольца выклева” или “кольца поселения”. Первая ярко выраженная концентрическая отметка, окружающая ядро статолита, в зависимости от типа развития моллюска (прямое или не прямое) может интерпретироваться по-разному. Считается, что у видов с пелагическими планктонными личинками она маркирует оседание личинки на субстрат. У *N. reticularis*, который имеет не прямое развитие, первая отметка, вероятно, является “кольцом поселения”, или “кольцом метаморфоза” и формируется непосредственно перед оседанием моллюска (Barroso et al., 2005; Chatzinikolaou, Richardson, 2007). Схожие кольца обнаружены у моллюска *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005a), а также других видов со стадией пелагической планктонной личинки в онтогенезе (Galanter-Oliveira et al., 2013).

Chatzinikolaou и Richardson (2007) достаточно подробно описали рост статолитов в онтогенезе *N. reticulatus* (рис. 5, Chatzinikolaou, Richardson, 2007), выращенных в лабораторных условиях. У личинок пара статолитов и их положение в ткани ноги были видны непосредственно через тонкую личиночную раковину, что позволило провести их прямое измерение. Рисунок концентрических отметок на шлифах статолитов у личинок и молоди известного возраста использовался для определения того, на каком этапе жизни моллюска образовалось ядро, “кольцо поселения” и первые периодические отметки. У эмбрионов, личи-

нок и молодых особей разного возраста диаметр ядра статолита (n) составлял ровно 5 мкм, что свидетельствует о формировании ядра в период раннего эмбрионального развития. Авторами также показано, что первая концентрическая отметка (средний диаметр 33.19 ± 0.13 мкм) у *N. reticulatus* связана с поселением пелагической личинки, а следующая за ней — маркирует первый год жизни (средний диаметр 82.7 ± 0.6 мкм).

У видов, не имеющих личиночной стадии, первая четкая концентрическая отметка, видимо, маркирует выход моллюска из яйцевой капсулы (“кольцо выклева”). Для *Buccinum undatum* показано, что время образования первой четкой отметки связано с процессом выклева моллюска (Hollyman., 2017; Hollyman et al., 2017a). Для *Busycotypus canaliculatus* (также с прямым развитием) тоже было описано предполагаемое появление первой концентрической отметки вскоре после выклева (Fisher, Rudders, 2017). Авторы показали, что в момент выклева концентрическая отметка на статолите ещё не сформировалась. С учетом того, что средний диаметр первой отметки в среднем больше размера статолита при выклеве (72.4 и 69.6 мкм соответственно), авторы предполагают, что первая концентрическая отметка соответствует стадии адаптации к донному образу жизни в течение 7–14 дней после выклева.

Таким образом, важно отметить, что и “кольца выклева”, и “кольца поселения”, маркируют, по видимому, одно и то же событие в онтогенезе у моллюсков с прямым и непрямым типом развития: переход на стадию ювенильного моллюска и адаптацию к донному образу жизни (Hollyman et al., 2017a).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СТАТОЛИТОВ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ В КАЧЕСТВЕ РЕГИСТРИРУЮЩИХ СТРУКТУР

Преимуществом статолитов как регистрирующих структур является их внутреннее расположение: они защищены от внешних воздействий, которые затрудняют определение возраста по внешним регистрирующим структурам (раковинам, оперкулам моллюсков). Показано, например, что для ряда видов читаемость статолитов выше, чем у оперкулов (Fisher, 2015; Hollyman, 2018). При этом на микроструктуру статолитов и их химический состав опосредованно влияют не только химический состав окружающей морской воды, но и физические и биологические факторы: соленость, температура, онтогенетические события (Hollyman et al., 2018a).

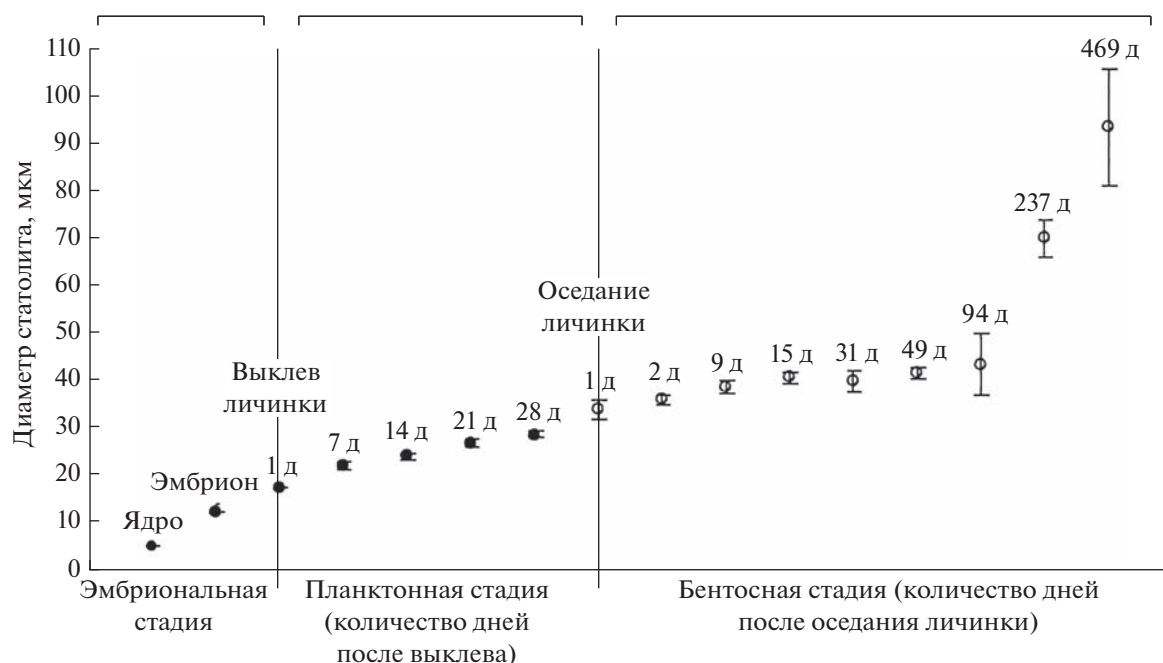


Рис. 5. Зависимость среднего диаметра статолита *Nassarius reticulatus* (доверительный интервал $\pm 95\%$) от возраста личинки в течение эмбриональной и планктонной стадии (●), а также ювенильной бентосной стадии (○). Над символами обозначено количество дней после выклева и оседания. (Chatzinikolaou, Richardson, 2007, fig. 3).

Использование статолитов для определения индивидуального возраста моллюска. Верификация метода

Статолиты беспозвоночных и отолиты позвоночных (например, рыб) применяются для определения индивидуального возраста животных. Так, например, статолиты головоногих моллюсков (кальмаров, каракатиц, сепиолид (Jackson, 1994; Arkhipkin, 2005)) широко используются для определения возраста (Arkhipkin et al., 2018). Для этих статолитов и для отолитов рыб (Nishimura, Yamada, 1984; Panella, 1971; Stevenson, Campana, 1992; Campana, 2005) показана как годовая, так и суточная периодичность образования колец нарастания (Hurley et al., 1979; Lipinski, 1980; Rosenberg et al., 1980).

На надежность оценок возраста по периодическим отметкам на шлифах статолитов влияют в основном два основных фактора:

- возраст образования первой отметки,
- периодичность образования колец (Galante-Oliveira et al., 2015).

С учетом того, что образование первой отметки для моллюсков с непрямым типом развития связывают с оседанием личинки (Barroso et al., 2005; Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Galante-Oliveira et al., 2013; Richardson et al., 2005), возраст образования первой отметки для них может варьировать и зависит, в том числе, от продолжительности личиночной стадии. Для моллюсков с

прямым развитием возраст образования первой отметки связан с выклевом и также варьирует в некоторых пределах: для *B. undatum* образование отметки непосредственно связано с выклевом (Hollyman, 2017; Hollyman et al., 2017a), для *Busycotypus canaliculatus* авторы говорят о возможном интервале в 7–14 дней (Fisher, Rudders, 2017). Тем не менее возможная погрешность определения отметки непосредственно связано с выклевом (несколько суток) априори меньше периода, с которым образуются последующие отметки, из чего следует, что этой ошибкой можно пренебречь.

Годовая периодичность образования колец статолитов брюхоногих моллюсков показана у ряда видов: *B. undatum* (Hollyman et al., 2017a), *N. reticulatus* (Barroso et al., 2005), *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005), *Neptunea antiqua* (Richardson et al., 2005a), *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017) (табл. 2). Верификация метода определения возраста по годовым концентрическим отметкам на статолитах была произведена несколькими способами: с помощью исследования статолитов лабораторно выращенных моллюсков, анализа содержания стабильных изотопов кислорода в карбонатах раковины и микроэлементного анализа статолитов и карбонатов раковины (в том числе изменяющихся соотношений Sr/Ca, Mg/Ca и других), анализа размерного состава (Hollyman et al., 2018a). При этом годовая периодичность образования отметок на статолитах подтверждена для ограниченного набора ви-

Таблица 2. Верификация метода определения возраста моллюсков по периодическим концентрическим отметкам на статолитах

Вид	Метод	Источник	Примечание
<i>Buccinum undatum</i>	Лабораторное выращивание	Hollyman et al., 2017a	Выращивание до двухлетнего возраста ($N = 240$, прямое развитие, первая отметка — выклев)
<i>Buccinum undatum</i>	Анализ $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ в карбонатах раковины	Hollyman et al., 2017a	$N = 2$, прямое развитие, возраст моллюсков 3 и 4 года
<i>Buccinum undatum</i>	Микроэлементный анализ карбонатов статолита (масс-спектрометрия вторичных ионов (SIMS), концентрации ^{27}Al , ^{44}Ca , ^{23}Na , ^{88}Sr и ^{24}Mg)	Hollyman et al., 2017	$N = 30$, прямое развитие, возраст — до четырех лет
<i>Nassarius reticulatus</i>	Лабораторное выращивание	Chatzinikolaou, Richardson, 2007	Выращивание до одного года ($N = 320$, не прямое развитие, первая отметка — оседание личинки)
<i>Nassarius reticulatus</i>	Микроэлементный анализ карбонатов статолита (масс-спектрометрия с индуктивно связанной плазмой LA-ICP-MS, отношение Sr/Ca, а также Mg/Ca и Ba/Ca)	Galante-Oliveira et al., 2015	$N = 20$, возраст до девяти лет, не прямое развитие
<i>Nassarius reticulatus</i>	Анализ размерного состава	Barroso et al., 2005	$N = 31$, возраст до четырех лет, не прямое развитие
<i>Neptunea antiqua</i>	Микроэлементный анализ карбонатов раковины (индукционно-плазменный атомно-эмиссионный спектрометр (ICPAES), отношение Mg/Ca)	Richardson et al., 2005a	$N = 4$, прямое развитие, возраст моллюсков до 17 лет
<i>Polinices pulchellus</i>	Анализ размерного состава	Richardson et al., 2005	$N = 79$, возраст 1–2 года, не прямое развитие
<i>Busycotypus canaliculatus</i>	Анализ размерного состава	Fisher, Rudders, 2017	$N = 213$, возраст 4–8 лет, прямое развитие

Примечание. N — количество проанализированных животных.

дов моллюсков, что требует осторожности при применении этого метода к другим видам.

Лабораторное выращивание. Моллюсков *B. undatum* выращивали до двухлетнего возраста, кладки и моллюсков содержали в аквариумах с проточной водой из пролива Менай (Великобритания, пролив отделяет о-в Англси от Уэльса), температура и соленость воды соответствовали естественным, цикл свет : темнота — 10 ч : 14 ч, кормление 3 раза в неделю скумбрией *Scomber scombrus* (Hollyman et al., 2017a). На шлифах статолитов отчетливо видны как периодические отметки, соответствующие возрасту 1 и 2 года, так и “кольцо выклева”, окружающее область роста в

яйцевой капсуле с более монотонным рисунком. Присутствуют также дополнительные кольца возмущения, значительно отличающиеся по выраженности и четкости от годовых колец.

Подробно исследовано формирование первых отметок у личинок и молоди *N. reticulatus*, выращенных в лабораторных условиях. Образование первой заметной концентрической отметки было связано с оседанием планктонных личинок, вторая отметка соответствовала первому году жизни (Chatzinikolaou, Richardson, 2007).

Анализ $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ в карбонатах раковины. Метод определения возраста по соотношению уровня стабильных изотопов $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ в карбонатах рако-

вины применяется, в том числе, для определения индивидуального возраста брюхоногих моллюсков и для верификации других методов (Косьян, Антипушина, 2011; Roussel et al., 2011; Santarelli, Gros, 1985; Schöne et al., 2007). Верификация количества годовых отметок на шлифах статолитов *B. undatum* с помощью анализа содержания стабильных изотопов кислорода в карбонатах раковины произведена Холлиманом с соавторами (Hollyman et al., 2017a). Моллюски (самец и самка) были выловлены у берегов Великобритании (высота раковины > 5 см). Образцы, взятые на всем протяжении плеча оборота раковины с шагом 1 мм, использовались для восстановления профиля ^{18}O и вычисления годовых темпов роста за весь период жизни животного на его основе. Полученные изменения в темпах роста с течением времени и максимальный возраст каждого образца карбоната раковины сравнивали с количеством и расположением колец роста в статолитах. Авторы показали согласованность между положением концентрических отметок статолитов и максимальными значениями содержания ^{18}O (у самки — 3 пика ^{18}O и 3 годовые отметки на статолите, у самца — 4 пика и 4 отметки). С учетом того, что повышение содержания более тяжелого изотопа ^{18}O сопряжено с понижением температуры воды, появление кольцевых отметок в структуре статолитов обоснованно связывается с зимней остановкой роста. Таким образом, возраст моллюсков был оценен как 3 года для самки и 4 года для самца.

Микроэлементный анализ. Анализ содержания различных элементов в веществе статолита или в карбонатах раковины обычно проводится методом масс-спектрометрии, что позволяет определить концентрацию различных элементов, их соотношение и изотопный состав. Для верификации годовой периодичности формирования концентрических отметок в статолитах обычно используют циклы Sr, Mg, Ba. Галанте-Оливейра с соавторами (Galante-Oliveira et al., 2015) показали годовую периодичность образования отметок в статолитах *N. reticulatus* с использованием масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой LA-ICP-MS. Используемый ими метод основан на определении циклов стронция (отношение Sr/Ca) в карбонате статолита и сопоставлении их с сезонно меняющимися параметрами окружающей среды (в данном случае с годовым циклом температур). Дополнительно контролировались концентрации Mg и Ba относительно Ca. Этот метод также позволил различить образующиеся дополнительные “кольца возмущения”, затрудняющие определение возраста, и истинные годовые кольца. Отметки, которые совпадают с пиками $^{88}\text{Sr}/^{48}\text{Ca}$, образуются ежегодно в холодное время года; для “колец возмущения” изменений в кон-

центрации ^{88}Sr не отмечено. Авторы указывают, что визуальные различия между истинными годовыми отметками и “кольцами возмущения” не обнаружены. Но пики $^{88}\text{Sr}/^{48}\text{Ca}$ совпадают с 95.2% видимых концентрических отметок проанализированных статолитов, поэтому метод определения индивидуального возраста путем подсчета концентрических отметок можно считать валидным.

Холлиман с соавторами (Hollyman et al., 2017) с использованием масс-спектрометрии вторичных ионов (SIMS) проанализировали концентрации пяти элементов: ^{27}Al , ^{44}Ca , ^{23}Na , ^{88}Sr и ^{24}Mg в статолитах *B. undatum*. Использовались как статолиты моллюсков, выловленных у берегов Великобритании, так и статолиты лабораторно выращенных моллюсков (параметры температуры и солености в лабораторном эксперименте соответствовали параметрам естественной среды). Отношения Mg/Ca имели самые четкие циклы с минимумами, соответствующими темным годовым кольцам роста (наблюдался зимний минимум, коррелирующий с циклом температуры морской воды). Хотя общие отношения Mg/Ca были в 10–15 раз ниже, чем отношения Na/Ca и Sr/Ca, эта сезонная закономерность последовательно наблюдалась во всех отобранных образцах, в том числе в лабораторно выращенных. Профиль Na/Ca также коррелировал с годовым циклом температур, в то время как профиль Sr/Ca совпадал с ними только частично, а в некоторых случаях наблюдалась отрицательная корреляция. При этом отношение Sr/Ca во всех статолитах взрослых животных показало увеличение по направлению к внешнему краю статолита: по мере роста отношение Sr/Ca увеличивалось. Возможно, это связано с изменениями метаболической активности и снижением скорости роста с возрастом.

Циклы Mg/Ca в карбонатах раковины, минимумы которых совпадали с периодическими отметками статолитов, были получены также для *Neptunea antiqua*, что подтвердило их ежегодное образование. Максимальный возраст моллюска в исследовании составил 17 лет, при этом авторы отмечают сложности с подсчетом отметок на периферической зоне статолита и необходимость дополнительной обработки для точного определения возраста животного (Richardson et al., 2005a).

Анализ размерного состава раковин моллюсков. Один из методов анализа размерно-возрастного состава популяции и исследования группового роста беспозвоночных заключается в определении возраста поколений путем анализа распределения размерных частот и выделения в размерном ряду модальных классов (length frequency distribution analysis (LFDA)). При этом считается, что в каждом отдельно взятом возрастном классе размеры животных распределены нормально; от-

клонения от нормальности, в частности, связанные с изменением скорости роста под влиянием факторов окружающей среды, не учитываются. С возрастом, в связи с постепенным замедлением роста, связь “размер—возраст” также становится менее однозначной. Тем не менее метод позволяет получить достаточно точную оценку возрастного состава популяции (Васильев, 2016).

Метод анализа распределения размерных частот и выделения модальных классов (length frequency distribution analysis (LFDA)) применяется для брюхоногих моллюсков, например, в работах с *Buccinum undatum* (Kideys, 1996). В некоторых работах верификация годовой периодичности образования концентрических отметок в статолитах брюхоногих моллюсков проводилась с помощью анализа размерных частот высот раковин. Так, Баррозо с соавторами (Barroso et al., 2005) выявили зависимость между количеством отметок в статолитах *N. reticulatus* и размерным классом, к которому относится моллюск. В работе по *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005) также проводился анализ размерного состава: сравнивались высоты раковин, оцененные по диаметрам видимых отметок на шлифах статолитов, и полученные в результате анализа частотного распределения. Результаты подтвердили годовую периодичность возникновения концентрических отметок статолитов. Для *Busycotypus canaliculatus* (Fisher, Rudders, 2017) результаты определения возраста путем подсчета количества кольцевых концентрических отметок статолитов коррелируют с результатами когортного анализа (Bhattacharya, 1967) с использованием наблюдаемых распределений частот высоты раковины моллюсков.

Использование статолитов для анализа абиотических факторов

Статолит, как регистрирующая структура, имеет определенный потенциал не только для определения индивидуального возраста животного, но и для изучения тех меняющихся условий окружающей среды, в которой жил моллюск. На химический состав статолитов, помимо других абиотических факторов, непосредственное влияние оказывает состав морской воды. С учетом того, что географические регионы могут различаться по составу морской воды, данные о концентрации химических элементов, содержащихся в статолитах, можно использовать для определения района происхождения. Так, например, были проанализированы концентрации микроэлементов в статолитах личинок *Concholepas concholepas* методом лазерной масс-спектрометрии из трех регионов Чили (Manríquez et al., 2012). Между регионами была обнаружена статистически достоверная разница в концентрациях микроэлементов личиночных статолитов. Также была проведена

успешная реклассификация личинок в соответствующие географические регионы.

В то же время, потенциал статолитов как структур, фиксирующих температуру окружающей морской воды, ограничен. В разделе, посвященном химическому составу статолитов, упоминалось, что концентрации ионов Mg^{2+} (а также Sr^{2+}) в биогенных карбонатах статолитов обусловлены температурой морской воды в период образования приростов. Холлиман с соавторами (Hollyman et al., 2017) показали, что эта зависимость позволяет реконструировать сезонные циклы температуры воды по минимальным и максимальным пикам Mg/Ca в карбонатах статолитов *B. undatum*. Тем не менее значительная индивидуальная изменчивость концентраций ионов Mg^{2+} , обусловленная, по-видимому, физиологическим контролем включения Mg^{2+} , а также уменьшение амплитуды циклов концентрации ионов Mg^{2+} по мере увеличения возраста моллюска не позволяют точно восстановить значения температур на определенных этапах онтогенеза.

Статолиты, одна из регистрирующих структур брюхоногих моллюсков, это небольшие шарообразные образования, которые состоят из кальцита и/или арагонита (полиморфных модификаций карбоната кальция) и располагаются в статолитах — органах гравирецепции. Статолиты имеют внутреннюю структуру, сформированную периодическим нарастанием концентрических слоев, что позволяет использовать их как для определения возраста животных, так и для реконструкции определенных изменений в биотических и абиотических факторах окружающей среды (температура, химический состав воды, стрессовые воздействия). Характерная микроструктура статолитов, образованная чередующимися темными и светлыми зонами, которые окружают темное ядро, обусловлена изменениями в скорости роста моллюска. Статолиты начинают формироваться на ранних этапах онтогенеза (во время развития в яйцевой капсуле) и имеют четко сформированное ядро к моменту выклева, а первая концентрическая отметка образуется во время перехода моллюска к бентосному образу жизни (выклев моллюска из яйцевой капсулы для видов с прямым типом развития и оседание личинки на субстрат для видов с непрямым типом). Последующие отметки, как правило, являются годовыми и связаны с сезонным замедлением скорости роста моллюска. Тем не менее могут встречаться также “кольца возмущения” — стрессовые отметки или отметки, связанные с другими онтогенетическими событиями (такими, как нерест, выклев).

Годовая периодичность образования концентрических отметок на шлифах статолитов верифицирована в большом количестве работ методами лабораторного выращивания, изотопного

анализа карбонатов раковины, микроэлементного анализа карбонатов статолита и раковины, а также путем анализа размерного состава для нескольких видов моллюсков с прямым (*Buccinum undatum* (Hollyman et al., 2017a), *Busycotypus cancellatus* (Fisher, Rudders, 2017), *Neptunea antiqua* (Richardson et al., 2005a)) и непрямым (*Nassarius reticulatus* (Barroso et al., 2005), *Polinices pulchellus* (Richardson et al., 2005)) типами развития (табл. 2). Анализировались моллюски разных возрастов: для метода лабораторного выращивания подтверждено образование годовых концентрических отметок в возрасте 1–2 года, другими методами исследовались моллюски более старших возрастов (до 17 лет для долгоживущего вида *Neptunea antiqua* (Richardson et al., 2005a)). С помощью микроэлементного анализа статолитов *N. reticulatus* удалось различить истинно годовые кольца и “кольца возмущения” (стрессовых отметок), при этом доля “колец возмущения” составила менее 5% (Galante-Oliveira et al., 2015). Хотя разрешающая способность метода может снижаться падать в старших возрастах из-за значительного снижения скорости роста моллюсков, а точность оценки возраста может уменьшаться из-за наличия “колец возмущения”, по совокупности данных метод признается валидным для описанных видов. В то же время, необходимы дальнейшие исследования, направленные на применение метода определения индивидуального возраста по концентрическим отметкам на статолитах других видов брюхоногих моллюсков.

Преимуществом статолитов как регистрирующих структур является их защищенность от воздействий окружающей среды, которые часто затрудняют определение возраста по внешним регистрирующим структурам, таким как раковина и оперкулум. Поэтому для анализа может использоваться большинство образцов, и в результате выборка остается репрезентативной. К недостаткам метода можно отнести достаточно сложный подготовительный этап, что затрудняет использование определения возраста по статолитам в качестве полевой методики. Однако метод с успехом может использоваться в лабораторных исследованиях, для верификации полевых методов определения возраста и при составлении размерно-возрастных ключей для популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор сердечно благодарит Дмитрия Олеговича Алексеева и Михаила Георгиевича Карпинского за замечания, сделанные в процессе работы над статьей, а также Андрея Васильевича Хорошутину за внимание к части, касающейся химического состава статолитов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асеев Н.А., Малышев А.Ю., Коршунова Т.А., Браваренко Н.И., Лемак М.С., Рошин М.В., Захаров И.С., Балабан П.М., 2013. Адаптация физиологической реакции органа равновесия к условиям микрогравитации: эксперименты на спутниках “Фотон” // Сенсорные системы. Т. 27. № 4. С. 327–337. EDN: PVCBTE
- Васильев А.Г., 2016. Совершенствование методов оценки состояния запасов и перспектив промысла трубачей *Buccinum osagawai*. Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 118 с.
- Винников Я.А., 1995. Гравитационные механизмы взаимодействия сенсорных систем у беспозвоночных в эволюционном аспекте // Авиакосмическая и экологическая медицина. Т. 29. № 1. С. 4–18. EDN: ZCHODN
- Винников Я.А., Газенко О.Г., Титова Л.К., Бронштейн А.А., Цирулис Т.П., Певзнер Р.А., Говардовский В.И., Грибакин Ф.Г., Иванов В.П., Аронова М.З., Чехонадский Н.А., 1971. Рецептор гравитации. Эволюция структурной, цитохимической и функциональной организации. Под ред. В.Н. Черниговского. Л.: Наука. Т. XII. 523 с.
- Голиков А.Н., 1980. Моллюски Buccinidae Мирового океана: Фауна СССР. Новая серия. Л.: Наука. Т. 5. Вып. 2. 508 с.
- Горбушин А.М., 2003. Строение и механизм образования линий зимней остановки роста на раковине *Hydrobia ulvae* (Gastropoda, Protobranchia) Белого моря // Зоологический журнал. Т. 72. Вып. 11. С. 29–34.
- Горгиладзе Г.И., Букия Р.Д., Давиташвили М.Т., 2010. Морфологические особенности статоконий в статоктистах наземной легочной улитки *Helix lucorum* // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. Т. 149. Вып. 2. С. 236–240. <https://doi.org/10.1007/s10517-010-0924-1>
- Горгиладзе Г.И., Носовский А.М., Букия Р.Д., 2013. Статолит *Pomatias rivulare* // Сенсорные системы. Т. 27. Вып. 3. С. 216–223. EDN: RCFKJL
- Горгиладзе Г.И., 2020. Пластичность инерциальной массы в органе равновесия в изменяющемся гравитационном поле // Сенсорные системы. Т. 34. Вып. 4. С. 267–282. <https://doi.org/10.31857/S0235009220040022>
- Догель В.А., 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Издательство Ленинградского университета. 368 с.
- Иванов В.П., Мамкаев Ю.В., Певзнер Р.А., 1972. Электронно-микроскопическое исследование статоктиста бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 8 (2). С. 189–194.
- Клевезаль Г.А., Смирнова Э., 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. Т. 95. С. 872–896. <https://doi.org/10.7868/S0044513416080079>

- Козминский Е.В., 2006. Определение возраста у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) // Зоологический журнал. Т. 85. С. 146–157. EDN: MPVQYL
- Косьян А.Р., Антипушина Ж.А., 2011. Определение индивидуального возраста *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) по динамике ^{18}O в карбонатах раковины // Океанология. Т. 51. Вып. 6. С. 1082–1082.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1970. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи современной биологии. Т. 70. Вып. 3. С. 341–352. EDN: ON-FUFR
- Овсянников В.П., Островский В.И., 2008. Закономерности роста брюхоногого моллюска *Buccinum osagawai* в северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 154. С. 37–45.
- Санамян К.Э., Санамян Н.П., 2012. Новые находки мейобентосных гидроидов (Cnidaria: Hydrozoa) в дальневосточных морях России // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы XIII междунар. науч. конф., посвящ. 75-летию со дня рождения известного отечественного специалиста в области лесоведения, ботаники и экологии, д.б.н. С.А. Дыренкова. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 102–109.
- Селин Н.И., 2003. Рост и продолжительность жизни брюхоногого моллюска *Nucella heyseana* (Gastropoda) из залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 29. Вып. 2. С. 115–119. EDN: OUIPMR
- Хорошутин О.А., Лищенко Ф.В., 2018. Микроструктура статолитов трубачей (Buccinidae, Rafinesque, 1815) Дальневосточных морей России // Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире. Материалы III научной школы молодых учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина, Звенигород, 15–21 апреля 2018 года. Под ред. А.М. Орлова, И.И. Гордеева, А.А. Сергеева. Звенигород: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии. С. 144.
- Хорошутин О.А., Лищенко Ф.В., 2022. Определение индивидуального возраста *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) с использованием статолитов // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы X международной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов. Под ред. И.И. Гордеева, А.С. Сафронова, А.А. Смирнова, К.К. Киввы, О.В. Воробьевой, Л.О. Архипова, О.А. Мазниковой, Е.В. Лаврухиной, А.А. Сумкиной. М.: Издательство ВНИРО. С. 211–216.
- Ambrose W.G., Locke W.L., Bigelow G.F., Renaud P.E., 2016. Deposition of annual growth lines in the apex of the common limpet (*Patella vulgata*) from Shetland Islands, UK and Norway: evidence from field marking and shell mineral content of annual line deposition // Environmental Archaeology. V. 21. P. 79–87. <https://doi.org/10.1179/1749631414Y.0000000058>
- Arkhipkin A.I., 2005. Statoliths as black boxes (life recorders) in squid // Marine and Freshwater Research. V. 56. P. 573–583. <https://doi.org/10.1071/MF04158>
- Arkhipkin A., Bizikov V., Doubleday Z., Laptikhovsky V., Lishchenko F., Perales-Raya C., Hollyman P., 2018. Techniques for Estimating the Age and Growth of Molluscs Cephalopoda // Journal of Shellfish Research. V. 37. P. 783–792. <https://doi.org/10.2983/035.037.0409>
- Barroso C.M., Nunes M., Richardson C.A., Moreira M.H., 2005. The gastropod statolith: a tool for determining the age of *Nassarius reticulatus* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 146. P. 1139–1144. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1516-2>
- Barroso C.M., Rato M., Verissimo A., Sousa A., Santos J. A., Coelho S., Gaspar M.B., Maiad F., Galante-Oliveira S., 2011. Combined use of *Nassarius reticulatus* imposex and statolith age determination for tracking temporal evolution of TBT pollution in the NW Portuguese continental shelf // Journal of Environmental Monitoring. V. 13 (11). P. 3018–3025. <https://doi.org/10.1039/C1EM10508F>
- Bhattacharya C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components // Biometrics. V. 23. P. 115–135.
- Beesley P.L., Ross G.J.B., Glasby C.J. (eds), 2000. Polychaetes and allies: the southern synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A: Polychaeta, Myzostomida, Pognophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO publishing, Melbourne.
- Bell J.L., 1982. Daily increments in the statoliths of gastropod larvae: their use in age determination // American Zoologist. V. 22. P. 861.
- Bell J.L., 1983. Deposition of increments in the statoliths of gastropod larvae; effects of environmental conditions // American Zoologist. V. 23. P. 989.
- Bell J.L., 1984. Statoliths as age indicators in gastropod larvae: application to measurement of field growth rates // Pacific Science. V. 38. P. 357.
- Billings G.K., Ragland P.C., 1968. Geochemistry and mineralogy of the recent reef and lagoonal sediments south of Belize (British Honduras) // Chemical Geology. V. 3. P. 135–153. [https://doi.org/10.1016/0009-2541\(68\)90006-5](https://doi.org/10.1016/0009-2541(68)90006-5)
- Bretos M., 1980. Age determination in the keyhole limpet *Fissurella crassa* Lamarck (Archaeogastropoda: Fissurellidae), based on shell growth rings // The Biological Bulletin. V. 159. P. 606–612. <https://doi.org/10.2307/1540826>
- Budelmann B.U., 1988. Morphological diversity of equilibrium receptor systems in aquatic invertebrates // Sensory biology of aquatic animals. Springer, New York. P. 757–782. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3714-3_30
- Campana S.E., 2005. Otolith science entering the 21st century // Marine and freshwater research. V. 56 (5). P. 485–495. <https://doi.org/10.1071/MF04147>
- Chase R., 2002. Behavior and its neural control in gastropod molluscs. New York: Oxford University Press. 281 p.
- Chatzinikolaou E., Richardson C., 2007. Evaluating growth and age of netted whelk *Nassarius reticulatus* (Gastropoda: Nassariidae) using statolith growth rings // Marine Ecology Progress Series. V. 342. P. 163–176. <https://doi.org/10.3354/meps342163>

- Clarke M.R., 1978. The cephalopod statolith – An introduction to its form // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 58. P. 701–712. <https://doi.org/10.1017/S0025315400041345>
- Clarke M.R., Maul G.E., 1962. A description of the 'scaled' squid *Lepidoteuthis grimaldi* Joubin 1895 // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 139. P. 97–118. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1962.tb01824.x>
- Dietzel M., Gussone N., Eisenhauer A., 2004. Co-precipitation of Sr^{2+} and Ba^{2+} with aragonite by membrane diffusion of CO_2 between 10 and 50°C // Chemical Geology. V. 203. P. 139–151. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2003.09.008>
- Ehlers U., 1997. Ultrastructure of the statocysts in the apodous sea cucumber *Leptosynapta inhaerens* (Holothuroidea, Echinodermata) // Acta Zoologica. V. 78. P. 61–68. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1997.tb01127.x>
- Epstein S., Buchsbaum R., Lowenstam H., Urey H.C., 1951. Carbonate Water Isotopic Temperature Scale // GSA Bulletin. V. 62 (4). P. 417–426.
- Espeel M., 1985. Fine structure of the statocyst sensilla of the mysid shrimp *Neomysis integer* (Leach, 1814) (Crustacea, Mysidacea) // Journal of Morphology. V. 186. P. 149–165. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051860203>
- Fisher R.A., 2015. Age, growth, size at sexual maturity and reproductive biology of channeled whelk, *Busycotypus canaliculatus*, in the U.S. Mid-Atlantic. VIMS Marine Resource Report № 2015-15, VSG-15-09. 28 p.
- Fisher R.A., Rudders D.B., 2017. Population and reproductive biology of the channeled whelk, *Busycotypus canaliculatus*, in the US Mid-Atlantic // Journal of Shellfish Research. V. 36. P. 427–444. <https://doi.org/10.2983/035.036.0215>
- Fretter V., Graham A., 1994. British Prosobranch Molluscs: their functional anatomy and ecology. Revised and updated edition. London, printed for the Ray Society.
- Galante-Oliveira S., Marçal R., Ribas F., Machado J., Barroso C., 2013. Studies on the morphology and growth of statoliths in Caenogastropoda // Journal of Molluscan Studies. V. 79. P. 340–345. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyt028>
- Galante-Oliveira S., Marçal R., Guimarães F., Soares J., Lopes J.C., Machado J., Barroso C., 2014. Crystallinity and microchemistry of *Nassarius reticulatus* (Caenogastropoda) statoliths: towards their structure stability and homogeneity // Journal of Structural Biology. V. 186. P. 292–301. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2014.03.023>
- Galante-Oliveira S., Marçal R., Espadilha F., Sá M., Abell R., Machado J., Barroso C., 2015. Detection of periodic Sr Ca^{-1} cycles along gastropod statoliths allows the accurate estimation of age // Marine Biology. V. 162. P. 1473–1483. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2684-y>
- Galante-Oliveira S., Pereira A., Baptista T., Guimarães F., Soares J., Lopes J. C., Machado J., Barroso C., 2019. Morphology and Ontogeny of Statoliths in the Grooved Carpet Shell, *Ruditapes decussatus* // Microscopy and Microanalysis. V. 25 (1). P. 244–249. <https://doi.org/10.1017/S143192761801245X>
- Guy C., Reid N., Roberts D., 2013. Ageing of slipper limpet (*Crepidula fornicata*) shells from Belfast Lough // Irish Naturalist's Journal. V. 32. P. 45–48.
- Hilbig R., Anken R. H., Rahmann H., 2003. On the origin of susceptibility to kinetotic swimming behaviour in fish: A parabolic aircraft flight study // Journal of Vestibular Research. V. 12 (4). P. 185–189.
- Hollyman P.R., 2017. Age, growth and reproductive assessment of the whelk, *Buccinum undatum*, in coastal shelf seas. PhD thesis, Bangor University. 404 p.
- Hollyman P.R., Chenery S.R.N., EIMF, Ignatyev K., Laptikhovsky V.V., Richardson C.A., 2017. Micro-scale geochemical and crystallographic analysis of *Buccinum undatum* statoliths supports an annual periodicity of growth ring deposition // Chemical Geology. V. 526. P. 153–164. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2017.09.034>
- Hollyman P., Leng M., Chenery S., Laptikhovsky V., Richardson C., 2017a. Statoliths of the whelk *Buccinum undatum*: a novel age determination tool // Marine Ecology Progress Series. V. 598. P. 261–272. <https://doi.org/10.3354/meps12119>
- Hollyman P., Chenery S., Leng M., Laptikhovsky V., Colvin C., Richardson C., 2018. Age and growth rate estimations of the commercially fished gastropod *Buccinum undatum* // ICES Journal of Marine Science. V. 75 (6). P. 2129–2144. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy100>
- Hollyman P., Laptikhovsky V., Richardson C., 2018a. Techniques for Estimating the Age and Growth of Molluscs: Gastropoda // Journal of Shellfish Research. V. 37. P. 773–782. <https://doi.org/10.2983/035.037.0408>
- Hurley G.V., Beck P., Drew J., Radtke R.L., 1979. Preliminary report on validating age readings from statoliths of the short-finned squid (*Illex illecebrosus*) // International commission for the Northwest Atlantic Fisheries Res. Doc. № 79/II/26, Ser. № 5352. Dartmouth, Nova Scotia: International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries. 6 p.
- Jackson G.D., 1994. Application and future potential of statolith increment analysis in squid and sepioids // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 51. P. 2612–2625. <https://doi.org/10.1139/f94-261>
- Kideys A.E., 1996. Determination of age and growth of *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia) off Douglas, Isle of Man // Helgoländer Meeresuntersuchungen. V. 50 (3). P. 353–368. <https://doi.org/10.1007/BF02367109>
- Lewis J.R., Bowman R.S., Kendall M.A., Williamson P., 1982. Some geographical components in population dynamics: possibilities and realities in some littoral species // Netherlands Journal of Sea Research. V. 16. P. 18–28.
- Lipinski M.R., 1980. A preliminary study on age of squids from their statoliths. NAFOSCR Doc. № 80/II/22. Dartmouth, Nova Scotia: Northwest Atlantic Fisheries Organization. 17 p.
- Lloyd D.C., Zacherl D.C., Walker S., Paradis G., Sheehy M., Warner R.R., 2008. Egg source, temperature and culture seawater affect elemental signatures in *Kelletia kelletii* larval statoliths // Marine Ecology Progress Series.

- V. 353. P. 115–130.
<https://doi.org/10.3354/meps07172>
- Manríquez P., Galaz S., Opitz T., Hamilton S., Paradis G., Warner R., Castilla J., Labra F., Lagos N., 2012. Geographic variation in trace-element signatures in the statoliths of near-hatch larvae and recruits of *Concholepas concholepas* (loco) // Marine Ecology Progress Series. V. 448. P. 105–118.
<https://doi.org/10.3354/meps09514>
- Markl H., 1974. The perception of gravity and of angular acceleration in invertebrates // Vestibular System Part 1: Basic Mechanisms. Springer, Berlin, Heidelberg. P. 17–74.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-65942-3_2
- Mooney C.J., Kingsford M.J., 2017. Discriminating populations of medusae (*Chironex fleckeri*, Cubozoa) using statolith microchemistry // Marine and Freshwater Research. V. 68. P. 1144–1152.
<https://doi.org/10.1071/mf16104>
- Morton B., 1985. Statocyst structure in the Anomalodesmata (Bivalvia) // Journal of Zoology. V. 206. P. 23–34.
- Morton B., Machado F.M., 2021. The origins, relationships, evolution and conservation of the weirdest marine bivalves: The watering pot shells. A review // Advances in Marine Biology. V. 88. P. 137–220.
- Naylor J.R., 2010. A brief assessment of the potential of shell growth checks as a method to age paua. Final Research Report for Ministry of Fisheries Project SEA2010-01. Ministry for Primary Industries, Wellington, New Zealand. 8 p.
- Nishimura A., Yamada J., 1984. Age and growth of larval and juvenile walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas), as determined by otolith daily growth increments // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 82 (2). P. 191–205.
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(84\)90104-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(84)90104-7)
- Panella G., 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns // Science. V. 173. P. 1124–1127.
<https://doi.org/10.1126/science.173.4002.1124>
- Prince J.D., Sellers T.L., Ford W.B., Talbot S.R., 1988. A method for ageing the abalone, *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda) // Australian Marine and Freshwater Research. V. 39 (2). P. 167–175.
<https://doi.org/10.1071/MF9880167>
- Richardson C.A., 2001. Molluscs as archives of environmental change // Oceanography and Marine Biology. V. 39. P. 103–164.
- Richardson C.A., Kingsley-Smith P.R., Seed R., Chatzinikolaou E., 2005. Age and growth of the naticid gastropod *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) based on length frequency analysis and statolith growth rings // Marine Biology. V. 148. P. 319–326.
<https://doi.org/10.1007/s00227-005-0072-8>
- Richardson C.A., Saurel C., Barroso C.M., Thain J., 2005a. Evaluation of the age of the red whelk *Neptunea antiqua* using statoliths, opercula and element ratios in the shell // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 325. P. 55–64.
<https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2005.04.024>
- Rosenberg A.A., Wiborg K.F., Beck I.M., 1980. Growth of *Todarodes sagittatus* (Lamarck) (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the northwest Atlantic, based on counts of statolith growth rings // Sarsia. V. 66. P. 53–57.
<https://doi.org/10.1080/00364827.1981.10414520>
- Roussel S., Huchette S., Clavier J., Chauvaud L., 2011. Growth of the European abalone (*Haliotis tuberculata* L.) in situ: seasonality and ageing using stable oxygen isotopes // Journal of Sea Research. V. 65. P. 213–218.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2010.10.001>
- Power A., Sellers C., Walker R., 2009. Growth and sexual maturity of the knobbed whelk, *Busycon carica* (Gmelin, 1791) from a commercially harvested population in coastal Georgia. Occasional papers of the University of Georgia Marine Extension Service. V. 4. 24 p.
- Santarelli L., Gros P., 1985. Détermination de l'âge et de la croissance de *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia) à l'aide des isotopes stables de la coquille et de l'ornementation operculaire // Ocean Acta. V. 8 (2). P. 221–229.
- Schöne B.R., Rodland D.L., Wehrmann A., Heidel B., Oschmann W., Zhang Z., Fiebig J., Beck L., 2007. Combined sclerochronologic and oxygen isotope analysis of gastropod shells (*Gibbula cineraria*, North Sea): life-history traits and utility as a high-resolution environmental archive for kelp forests // Marine Biology. V. 150. P. 1237–1252.
<https://doi.org/10.1007/s00227-006-0435-9>
- Shepherd S.A., Al-Wahaibi D., Al-Azri A.R., 1995. Shell growth checks and growth of Omani abalone *Haliotis mariae* // Marine and Freshwater Research. V. 46. P. 575–582.
<https://doi.org/10.1071/MF9950575>
- Shepherd S.A., Woodby D., Rumble J.M., Avalos-Borja M., 2000. Microstructure, chronology and growth of the pinto abalone, *Haliotis kamtschatkana*, in Alaska // Journal of Shellfish Research. V. 19. P. 219–228.
- Spangenberg D., Beck C.W., 1968. Calcium sulfate dehydrate statoliths in *Aurelia* // Transactions of the American Microscopical Society. V. 87 (3). P. 329–335.
<https://doi.org/10.2307/3224817>
- Stevenson D.K., Campana S.E. (ed.), 1992. Otolith microstructure examination and analysis // Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 117. P. 1–126.
- Ueno S., Imai C., Mitsutani A., 1995. Fine growth rings found in statolith of a cubomedusa *Carybdea rastoni* // Journal of Plankton Research. V. 17 (6). P. 1381–1384.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2006.03.001>
- Williamson R., 1995. A sensory basis for orientation in cephalopods // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 75 (1). P. 83–92.
<https://doi.org/10.1017/S0025315400015216>
- Williamson R., Kendall M.A., 1981. Population age structure and growth of the trochid *Monodonta lineata* determined from shell rings // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 61. P. 1011–1026.
<https://doi.org/10.1017/S0025315400023122>

- Yamashita T.*, 1957. Über den Statolithen in den Sinneskörpern der Meduse *Aurelia aurita* // *Zoo Biology*. V. 109. P. 111–115.
- Yoshimura T., Tamenori Y., Suzuki A., Kawahata H., Iwasaki N., Hasegawa H., Nguyen L.T., Kuroyanagi A., Yamazaki T., Kuroda J., Ohkouchi N.*, 2017. Altrivalent substitution of sodium for calcium in biogenic calcite and aragonite // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. V. 202. P. 21–38. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2016.12.003>
- Zacherl D.C., Manríquez P.H., Paradis G., Day R.W., Castilla J.C., Warner R.R., Lea D.W., Gaines S.D.*, 2003. Trace elemental fingerprinting of gastropod statoliths to study larval dispersal trajectories // *Marine Ecology Progress Series*. V. 248. P. 297–303. <https://doi.org/10.3354/meps248297>
- Zacherl D.C., Paradis G., Lea D.W.*, 2003a. Barium and strontium uptake into larval protoconchs and statoliths of the marine neogastropod *Kelletia kelletii* // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. V. 67. P. 4091–4099. [https://doi.org/10.1016/s0016-7037\(03\)00384-3](https://doi.org/10.1016/s0016-7037(03)00384-3)
- Zumholz K., Klügel A., Hansteen T., Piatkowski U.*, 2007. Statolith microchemistry traces the environmental history of the boreoatlantic armhook squid *Gonatus fabricii* // *Marine Ecology Progress Series*. V. 333. P. 195–204. <https://doi.org/10.3354/meps333195>

GASTROPOD STATOLITHS AND THEIR USE AS RECORDING STRUCTURES

O. A. Khoroshutina*

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Okrzhnoj proezd, 19, Moscow, 105187 Russia

**e-mail: olga.khoroshutina@gmail.com*

In various invertebrate groups, the gravity perception organ (statocyst) includes receptor cells and inertial mass. In gastropods, inertial mass can be represented by both multiple statoconia and single statoliths. Statoliths are small paired formations which are generally roughly spherical in shape and consist of calcium carbonate polymorphic modifications (mostly aragonite). The present review examines gastropod statolith ontogeny, including the early stages of their formation, analyzes the process of statolith growth in different gastropod species, their structure and morphometric characteristics, features of their internal structure, and the chemical and mineralogical composition. Different types of emerging concentric marks (growth rings, hatching/settling rings, rings marking other ontogenetic events) on the statoliths, and the reasons for their formation are discussed. The advantages of using statoliths as recording structures are considered. Verification data concerning the formation of annual marks on statoliths are also analyzed.

Keywords: statocyst, gravitoception, growth, age determination

УДК 574.5

ДВУСТВОРЧАТЫЙ МОЛЛЮСК *MYA ARENARIA* LINNAEUS 1758 (MYIDAE) НА МЕЛКОВОДНЫХ УЧАСТКАХ ГУБ ЗЕЛЕНЕЦКАЯ И ЯРНЫШНАЯ БАРЕНЦЕВА МОРЕ: ОСОБЕННОСТИ АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА

© 2023 г. О. В. Смолькова^а, *, Н. И. Мещеряков^а, **

^аМурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: sm.olj@mail.ru

**e-mail: meshcheriakov104@mail.ru

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.

После доработки 20.08.2022 г.

Принята к публикации 23.08.2022 г.

Представлены результаты исследований биологии двустворчатого моллюска *M. arenaria* на литорали губ Зеленецкая и Ярнышная Баренцева моря. Дана характеристика особенностям относительного роста различных частей тела. В губе Зеленецкая средняя плотность поселения моллюсков 40.0 ± 0.13 экз./м², биомасса 279.7 ± 0.86 г/м², в губе Ярнышная 62.6 ± 0.29 экз./м² и 141.9 ± 0.60 г/м² соответственно. Впервые проведен подробный гранулометрический анализ грунта исследованных участков, определено содержание органического вещества. Установлено, что исследованные районы различаются по составу донных отложений. Среднее содержание органического вещества на литорали губы Зеленецкая 0.8%, губы Ярнышная 2.2%. Показано, что формообразование раковины определяется адаптациями к условиям жизни и отражает различную размерно-возрастную структуру поселений *M. arenaria*. У моллюсков старших возрастных групп относительный рост происходит по принципу слабой отрицательной аллометрии, у молодых особей раковина нарастает изометрически.

Ключевые слова: *Mya arenaria*, двустворчатые моллюски, бентос, литораль, Баренцево море

DOI: 10.31857/S0044513423010099, **EDN:** ETZUVE

Mya arenaria (L. 1758) — это крупные двустворчатые моллюски, зарывающиеся в грунт. Моллюски широко распространены в северном полушарии (Conde et al., 2010). Встречаются как на атлантическом и тихоокеанском побережьях Северной Америки, так и в морях Арктического региона (Баренцево, Белое море) и Восточной Атлантики (Балтийское, Черное и Средиземное моря) (Максимович, 1979; Carlton, 1992; Strasser, 1999; Wheaton, 2008). *M. arenaria* обитают на литорали и ведут малоподвижный образ жизни, способны выдерживать изменение факторов среды в широких диапазонах. Благоприятная температура для их жизнедеятельности составляет от 2 до 28°C (Baker, Mann, 1990). Абсолютно приемлемым для данного вида является изменение солености от 1 до 30‰ (Хлебович, Станкявичюс, 1979). Кроме того, моллюск обладает значительной устойчивостью к высокому содержанию сероводорода и дефициту кислорода (Thamdrup, 1935; Baker, Mann, 1990). Однако, вопреки высокой толерантности *M. arenaria* к изменению солености, температуры и химического состава среды, распространение моллюска на литорали тесно связано с составом грунта (Свешников, 1963). Моллюски играют важную роль в прибреж-

ных водах в качестве фильтраторов, связывают взвешенное органическое вещество водной толщи, способствуют накоплению отложений на дне и, таким образом, используют первичную продукцию и улучшают качество воды (Pedersen, 1992; Risgard, Seerup, 2003; Forster, Zettler, 2004).

Изучению особенностей биологии и экологии *M. arenaria* посвящено немало работ (Максимович, 1978; Schaffer, Zettler, 2007; Cardoso et al., 2009; Gerasimova et al., 2016). В России исследования данного вида проводились в основном в Белом и Балтийском морях, также имеются некоторые работы по изучению мии из Азово-Черноморского бассейна (Бешевли, Колягин, 1967; Савчук, 1970; Золотницкий, Сытник, 2020). Много работ связано с эволюционной историей и таксономией моллюсков рода *Mya* (MacNeil, 1965; Bernard, 1979; Petersen, 1999; Bouchet, Gofas, 2013; ITIS, 2017). В дальневосточных морях ведется комплексная таксономическая работа по изучению экологии, морфологии и особенностей распространения *M. japonica*, близкородственного для *M. arenaria* вида (Zhang et al., 2018). Информация о биологии и особенностях распространения моллюсков *M. arenaria* в Баренцевом море очень фрагментарна. С



Рис. 1. Карта-схема района исследования.

начала прошлого века данный вид неоднократно отмечается в составе баренцевоморской литоральной фауны (Дерюгин, 1915; Гурьянова и др., 1929; Любина и др., 2009; Фролов, 2009), тем не менее количественные представления о современном состоянии сообществ баренцевоморской *M. arenaria*, об особенностях роста и продукционном потенциале вида не сформированы. Однако исследование особенностей биологии долгоживущих эврибионтных видов представляет большой научный интерес как для понимания адаптивных особенностей организмов в онтогенезе, так и для оценки влияния на эти организмы различных экологических факторов (колебания солености и температуры, сильные штормы, выбросы загрязняющих веществ). В литературе встречаются исследования, указывающие на значимость методов анализа роста раковин для реконструкции экологических событий с целью мониторинга окружающей среды (Kennish, Olsson, 1975). Кроме того, модели роста показывают, насколько приливные, суточные и сезонные циклы влияют на протекание основных физиологических процессов в организме (питание, дыхание, скорость метаболизма и репродуктивный цикл).

Цель нашего исследования — изучение поселений двустворчатых моллюсков *M. arenaria* на мел-

ководных участках губы Зеленецкая и губы Ярнышная Баренцева моря, расчет и анализ морфометрических характеристик роста различных частей тела мии, подробное описание гранулометрического состава донных отложений в месте наибольшего скопления моллюсков на литорали.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на литорали губы Ярнышная и губы Зеленецкая (Дальний пляж) Баренцева моря в июле 2021 г. (рис. 1).

Количественный учет *M. arenaria* производили на литорали во время отлива рамкой площадью 0.1 м². Пробы отбирали с глубины 30 см и промывали через сито с размером ячеек 0.5 мм. Собранных моллюсков помещали в ведра с морской водой и транспортировали в лабораторию для проведения биологического анализа. В каждом районе отбирали по 10 проб. Соленость и температуру воды измеряли одновременно с отбором проб с помощью портативных рефрактометра и термометра.

Для определения гранулометрического состава грунта выполнено 2 разреза в приливно-отливной зоне исследованных участков (рис. 2А, 2В). Каждый разрез включает в себя 3 станции отбора

проб, ориентированные по направлению от берега к урезу воды в отлив. Грунт отбирали с помощью колонок с внутренним диаметром 7 см. Мощность вскрытой осадочной толщи на каждой точке составила 20 см. В каждой колонке выделили 3 горизонта 0–5, 5–10 и 10–20 см. Пробы обрабатывали при использовании гранулометрического анализа по методике, разработанной “ВНИИОкеангеология” (Андреева, Лапина, 1998), типы донных отложений выделяли согласно интерпретации Клёновой (1948). Также определили долю потери массы осадка при прокаливании (ППП), в качестве косвенного показателя содержания органики в донных отложениях. Всего было собрано, обработано и проанализировано 18 проб донных отложений.

При биологическом анализе у каждого моллюска измеряли длину (L, мм), высоту (H, мм) и выпуклость раковины (D, мм) (рис. 3). Эти параметры использовали для вычисления коэффициентов удлинения (H/L) и выпуклости (D/L, D/H) раковины мии в процессе роста моллюсков. Одновременно с этим определяли общую (живую) массу моллюска (W, г), массу раковины (W_r , г), мягких тканей (W_m , г) и сифона (W_s , г). Взвешивание производили на электронных весах с точностью до 0.01 г. после просушивания компонентов на фильтровальной бумаге. Возраст определяли по внешней морфологии раковины, подсчитывая годовые кольца, которые образуются при зимней остановке роста и которые представляют собой утолщенные линии нарастания (Скарлато, 1990; Haskin, 1954). Всего за период исследований собрано и обработано 103 экз. *M. arenaria* (40 в губе Зеленецкая, 63 в губе Ярнышная).

Связь между различными частями тела мии исследовали на основании онтогенетических изменений раковин моллюсков, описываемых уравнением простой аллометрии (Алимов, 1981):

$$Y = aX^b$$

где X и Y — исследуемые параметры моллюсков; a , b — коэффициенты. Анализ выборки проведен из совокупности, включающей особей разного размера и возраста.

Данные проанализированы с помощью регрессионного анализа.

Характер распределения количественных и размерных показателей оценивали по критерию Колмогорова—Смирнова. Достоверность различий между средними определяли, используя индекс Уилкоксона—Манна—Уитни. Различия считали недостоверными при $p \geq 0.05$. Математические расчеты проводили с помощью программного пакета STATISTICA 10.0 и электронных таблиц MS Excel-2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Условия обитания *Mya arenaria*. Осмотр прибрежной части губы Зеленецкая показал, что моллюски обитают преимущественно в восточной части губы на илисто-песчаной литорали (Дальний пляж), в бухте Оскара они встречаются единично, не образуя плотного поселения. Литораль Дальнего пляжа пологая, в кутовой части имеет протяженность более 200 м. Соленость у уреза воды в отлив и в литоральных лужах в июле 2021 составляла 32–34‰. Температура воды поднималась до 15°C, поверхностный слой грунта (5 см) прогревался до 21°C.

Поселение моллюсков Дальнего пляжа сосредоточено в среднем и нижнем горизонтах литорали, вблизи ручья. По данным наших исследований, донные отложения губы Зеленецкая в нижней части литорали (станция № 3) представлены песком, который на глубине залегания 10 см замещается песчанистым илом с примесью разнотонного песка и гравия (рис. 4А). В центральной части литорали (станция № 2) донные отложения также представлены песком, который на глубине залегания 10 см замещается более тонким материалом — илистым песком. В верхней части литорали (станция № 1) по всей вскрытой толще распространен песок. Содержание органики увеличивается с 0.4% в верхней части литорали до 0.8–2.8% к урезу воды.

Плотность поселения моллюсков Дальнего пляжа варьирует от 1 до 64 экз./м². Средняя плотность поселения составляет 40.0 ± 0.13 экз./м², биомасса — 279.7 ± 0.86 г/м². Наибольшей плотности (более 60 экз./м²) поселение достигает на участках нижней части литорали, представленных разнотонным песком, с примесью крупного алеврита (12%), пелита (до 14%) и максимальным содержанием органического вещества (до 2.8%). В верхней части литорали, где донные отложения сложены исключительно песчанистыми фракциями (93%), а содержание органического вещества не превышает 0.4%, плотность поселения минимальна и не превышает (3–7 экз./м²).

В губе Ярнышная *M. arenaria* встречается в южной кутовой части. Литораль имеет протяженность до 400 м в кутовой части, пологая. Соленость в северной части 33‰, к югу она снижается до 19‰. Температура воды в литоральных лужах и на поверхности грунта (5 см) летом достигала 20°C, около уреза воды в отлив — 17°C.

В нижней части литорали (станция № 3) осадки представлены разнотонным песком с примесью гравия более 25% (рис. 4Б). С увеличением глубины залегания доля гравия увеличивается, на глубине 5–10 см до 40%, после 10 см до 70%. Для центральной части (станция № 2) литорали характерно распространение илистого песка, кото-

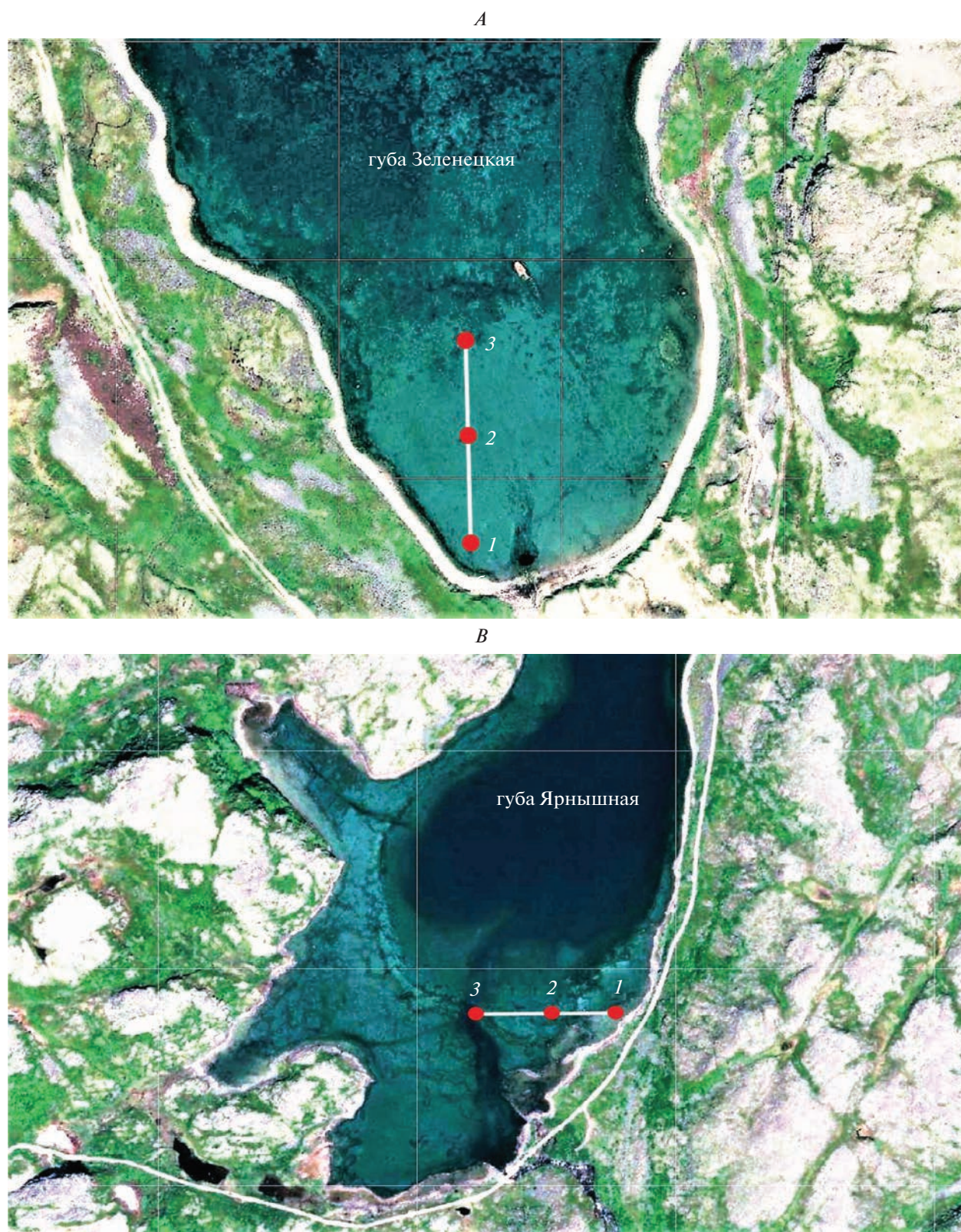


Рис. 2. Схемы расположения трансект для количественного учета *M. arenaria* и станции отбора проб для гранулометрического анализа донных отложений: *A* – губа Зеленецкая (Дальний пляж), *B* – губа Ярнышная; 1–3 – номера станций отбора проб грунта.

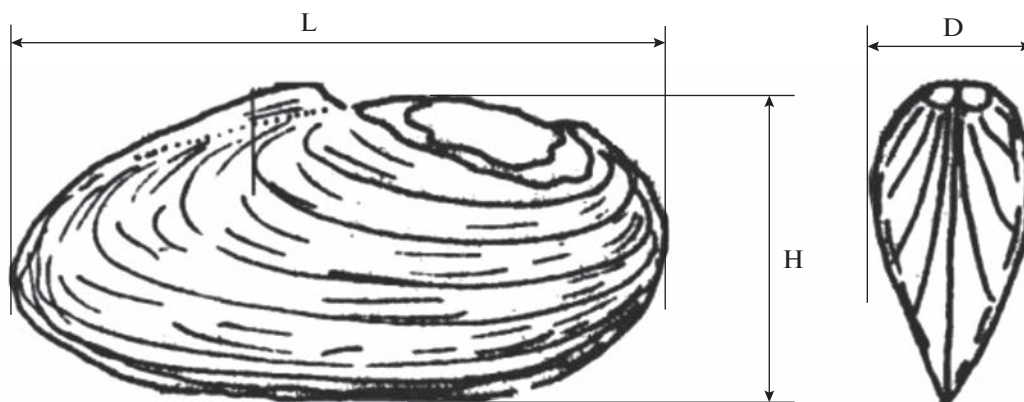


Рис. 3. Схема измерения (мм) раковины двустворчатых моллюсков (Наумов, 2006): L — длина, H — высота, D — выпуклость.

рой с увеличением глубины залегания замещается илом. При этом отмечается примесь гравийного материала (7–9%) по всей вскрытой осадочной толще. В верхней части литорали (станция № 1) верхний слой осадков сложен разнотернистым песком и гравием, на глубине залегания 5–10 см отмечена фация плохо сортированных осадков, сложенных в равной степени гравием, разнотернистым песком и алевритопелитовым материалом. На глубине 10–20 см осадки представлены илом, с примесью разнотернистого песка и гравия. Содержание органического вещества на литорали также разнообразно. В нижней части литорали (около ручья) доля органических веществ составляет от 0.3 до 1%, при этом максимальное значение этого показателя отмечено в слое 5–10 см. В центральной части литорали отмечено наибольшее содержание органического вещества в донных отложениях (4.5%). При этом на поверхности содержание органики составляет 1%, а с глубиной увеличивается до 6.3%. В верхней части литорали количество органического вещества увеличивается с 0.5 на поверхности до 2.9% в слое 10–20 см.

Поселение *M. arenaria* расположено в южной части губы, где донные отложения представлены разнотернистым или илистым песком с примесью гравийного материала. Моллюски занимают преимущественно средний горизонт литорали. Плотность поселения варьирует от 5 до 74 экз./м². Средняя плотность поселения моллюсков составляет 62.6 ± 0.29 экз./м² при биомассе 141.9 ± 0.60 г/м². Наибольшей плотности (75 экз./м²) поселение достигает на участках илистого песка, который с глубиной залегания замещается илом с примесью гравийного материала (7–9%), наименьшая плотность (3 экз./м²) отмечена на участках, где донные отложения сложены разнотернистым песком с примесью гравия более 25%.

Для исследованных районов отмечена сильная обратная корреляционная связь между со-

держанием в грунте мелких алевритовых и пелитовых фракций и плотностью поселения моллюсков ($r = -0.9995$). Также отрицательной корреляционной зависимостью ($r = -0.9979$) плотность поселения связана с содержанием органического вещества в поверхностном слое грунта.

Биология *Mya arenaria*. Размерно-возрастной состав поселений. Размеры моллюсков в исследованных районах варьировали от 16.9 до 63.7 мм в губе Зеленецкая, от 10.2 до 66.9 мм в губе Ярнышная. В губе Зеленецкая наиболее часто встречаются моллюски, размер которых составляет от 50.0 до 59.9 мм (30%) и 40.0–49.9 (27.5%) Длина самого крупного экземпляра из числа найденных из указанного района была 63.1 мм, его возраст составлял 9 лет (рис. 5B). Размерное распределение мий на литорали губы Ярнышная представлено некрупными моллюсками с длиной раковины 10.0–19.9 мм (39.7%) и 20.0–29.9 мм (44.4%) (рис. 5A). Доля крупных особей размером более 60 мм была незначительна (4.6%). Длина самого крупного моллюска составляла 66.9 мм, масса тела — 24.62 г, возраст — 13 лет. В табл. 1 представлены морфометрические измерения моллюсков, обитающих в губах Зеленецкая и Ярнышная.

Возрастной состав поселений *M. arenaria* в 2021 году в губах значительно различался. На литорали губы Зеленецкая (рис. 6B) возрастной ряд у моллюсков был достаточно равномерным и был представлен моллюсками в возрасте от 2 до 12 лет, наибольшей частотой встречаемости отмечена возрастная группа 9+ (15.8%). Моллюски в возрасте 4–7 и 10 лет составили по 10.5% в выборке. Единично встречен моллюск 12 лет.

В губе Ярнышная (рис. 6A) возраст мий был от 1 до 13 лет. Доминировали здесь моллюски младших возрастных групп в возрасте 2–4 года (79.4%) с длиной раковины от 10.2 до 29.6 мм. Доля особей в возрасте 5 и 10 лет составляла 9.5 и 4.8% соответственно. Единично в выборке нами были от-

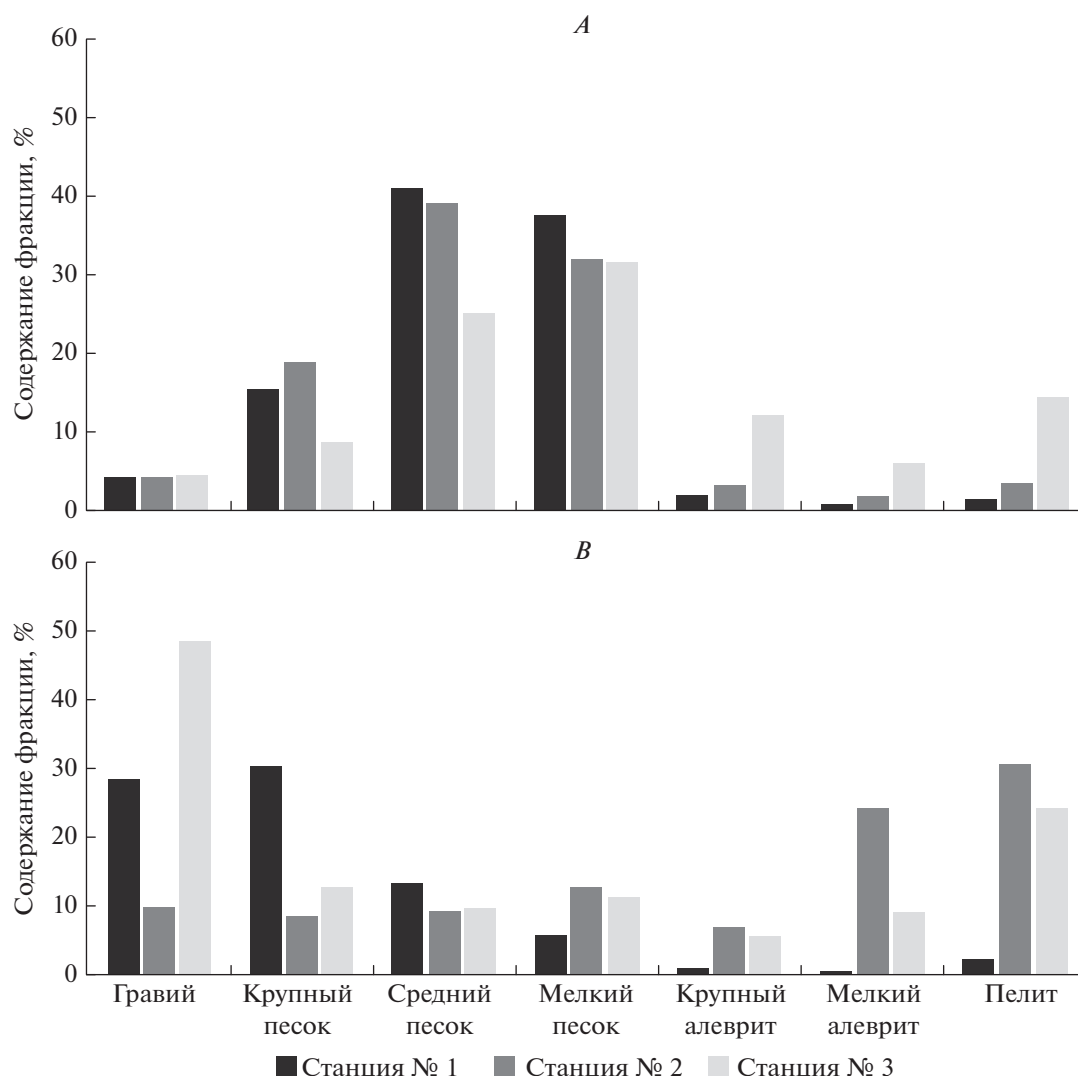


Рис. 4. Гранулометрический состав донных отложений губ Зеленецкая (А) и Ярнышная (В).

мечены особи в возрасте 6, 8, 13 лет (1.6%). Существенная доля молодежи свидетельствует о том, что 2017–2019 годы были благоприятные для пополнения поселения.

Аллометрический рост. Изучение относительных изменений длины (L) и высоты (H) раковин мии показало, что связь параметров для моллюсков губы Зеленецкая имеет вид $H = 0.715 \pm \pm 0.004L^{0.9499 \pm 0.031}$, $n = 40$, $R^2 = 0.991$ (рис. 7А), в губе Ярнышная $H = 0.595 \pm 0.002L^{1.0007 \pm 0.026}$, $n = 63$, $R^2 = 0.993$ (рис. 7В). Среднее значение отношения высоты к длине мии (индекс H/L) в губе Зеленецкая и губе Ярнышная 0.597, т.е. высота составляет в среднем 59.7% от длины моллюска, со стандартным отклонением $SD = 0.026$ и варьированием минимальных и максимальных значений в пределах 0.53–0.64.

Уравнение зависимости выпуклости раковины (D) от длины раковины (L) у *M. arenaria* губы Зеленецкая имеет вид $D = 0.343 \pm 0.004L^{1.0208 \pm 0.037}$, $n = 40$, $R^2 = 0.972$ (рис. 7А), в губе Ярнышная $D = 0.245 \pm 0.003L^{1.1202 \pm 0.024}$, $n = 63$, $R^2 = 0.988$ (рис. 7В).

Величина отношения толщины к длине мии (D/L) составила 0.371 (37.1%) при $SD = 0.023$ в губе Зеленецкая, и несколько меньшее значение 0.359 (35.9%) в губе Ярнышная.

Расчеты, проведенные для моллюсков из губы Ярнышная, показали, что взаимосвязь длины и высоты раковины характеризуется изометрией (коэффициент регрессии b несколько превышает или равен 1), а изменения толщины (выпуклости) раковины относительно ее длины имеют выраженную положительную аллометрию (b составляет более 1.1).

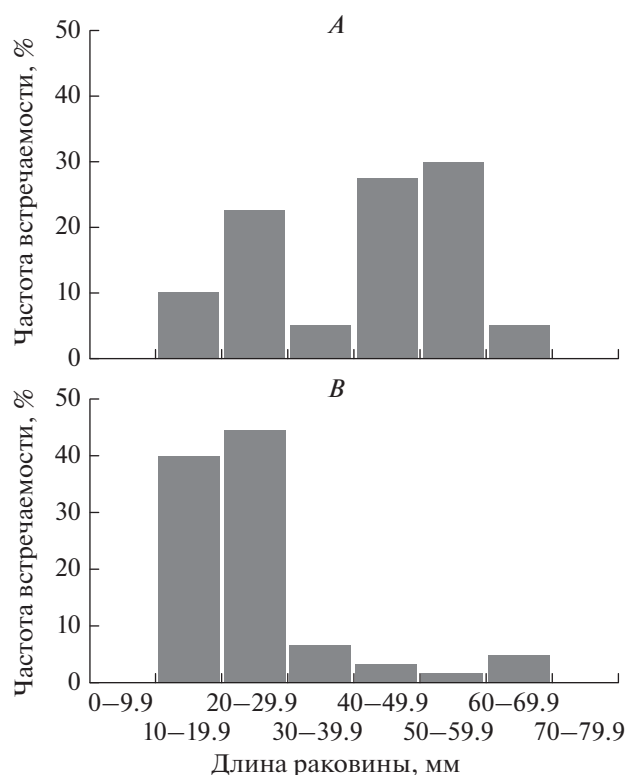


Рис. 5. Распределение размеров моллюсков губ Зеленецкая (А) и Ярнышная (В) Баренцева моря.

Соотношение размерно-весовых характеристик моллюсков описывается аллометрическими уравнениями:

$W = 1.0 \pm 0.34 \times 10^{-4} L^{2.9 \pm 0.07}$, $R^2 = 0.96$ – для губ Ярнышная;

$W = 0.6 \pm 0.41 \times 10^{-4} L^{3.1 \pm 0.2}$, $R^2 = 0.99$ – для губ Зеленецкая.

В губе Ярнышная увеличение массы тела моллюсков происходит медленнее роста раковины в длину и зависимость параметров характеризуется отрицательной аллометрией ($b < 3$). В губе Зеле-

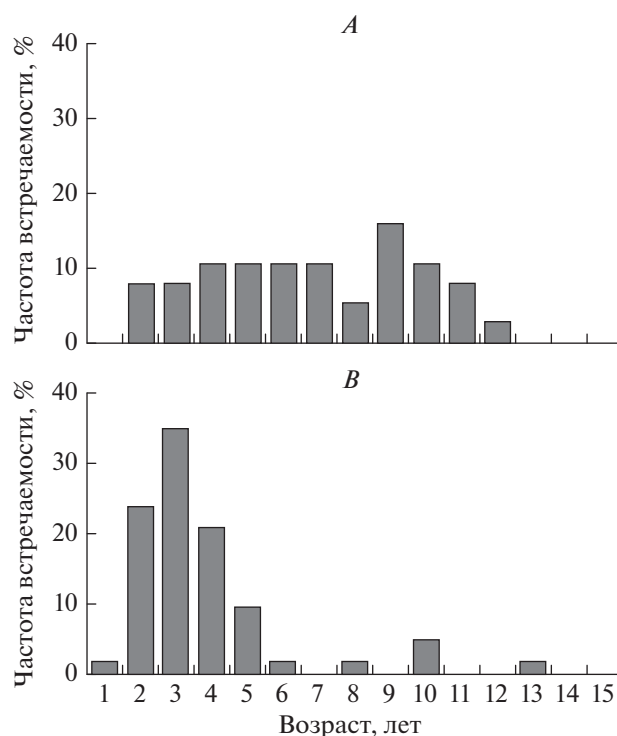


Рис. 6. Возрастная структура поселений моллюсков губ Зеленецкая (А) и Ярнышная (В).

нецкая $b = 3.1$, т.е. рост протекает с сохранением геометрического подобия, без изменения формы раковины (изометрический рост).

Изучение аллометрических отношений между весовыми параметрами моллюсков и анализ относительного роста массы мягких тканей (W_m), массы сифона (W_s) и раковины (W_r) от общей массы целого моллюска (W) представляет особый интерес для решения ряда практических задач и оценки возможности использования *M. arenaria* в марикультуре. Статистический анализ показал, что связь между параметрами описывается ли-

Таблица 1. Морфометрические показатели моллюсков *M. arenaria*, обитающих в губах Зеленецкая и Ярнышная

Показатель	Районы исследований			
	Губа Ярнышная		Губа Зеленецкая	
	Среднее	Стандартная ошибка	Среднее	Стандартная ошибка
Длина раковины, мм	25.2	1.5	41.2	2.3
Высота раковины, мм	15.0	0.9	24.4	1.3
Выпуклость раковины, мм	9.2	0.6	15.3	0.9
Общая масса, г	2.3	0.6	7.0	0.9
Масса раковины, г	1.6	0.4	3.2	0.4
Масса мягких тканей, г	1.4	0.3	3.8	0.4
Масса сифона, г	1.5	0.1	1.7	0.2

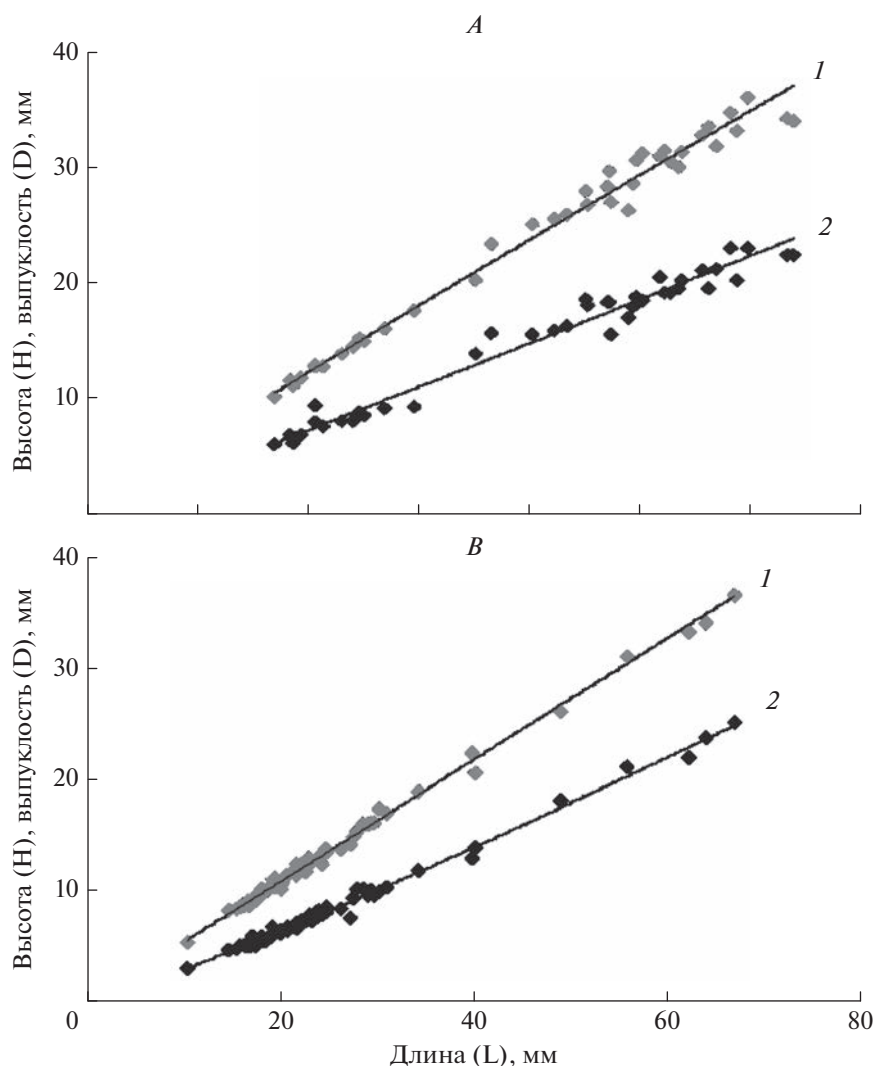


Рис. 7. Зависимость высоты (H, 1) и толщины (D, 2) от длины (L) раковины *M. arenaria* в губах Зеленецкая (А) и Ярнышная (В).

нейной функцией с коэффициентами детерминации $R^2 = 0.95–0.99$. Доля средней массы раковины (W_r/W) мии в губе Зеленецкая составила 45%, с колебаниями от 37 до 59% (табл. 2). Средняя масса мягких тканей составляет 55% относительно общей массы (табл. 2) при изменчивости от 41 до 63%. Масса сифона составляет 19% от общей массы тела. Соотношение W_r/W в губе Ярнышная составляет 47%, масса мягких тканей 53%, масса сифона — 8% от общей массы моллюсков. Значения коэффициентов корреляции представлены в табл. 2. Значения варьируются слабо и находятся в диапазоне 0.95–0.99. Самые низкие значения g для соотношения W_s/W , %.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно результатам нашего исследования мелководные участки губ Ярнышная и Зеленец-

кая Баренцева моря представляют собой типичные, характерные для поселений *M. arenaria* биотопы. Это кустовые участки различных губ с илисто-песчаной литоралью, где моллюски образуют довольно плотные поселения.

Гранулометрический состав грунта на литорали губы Ярнышная разнообразный и изменяется от разнозернистого песка с примесью гравия в нижней и верхней частях литорали до илистого песка в центральной части. Донные отложения губы Зеленецкая в нижней части литорали представлены песком, который на глубине залегания 10 см замещается песчаным илом с примесью разнозернистого песка и гравия. Среднее содержание органического вещества составляет 0.8% в губе Зеленецкая, 2.2% — в губе Ярнышная.

Средняя плотность поселения моллюсков в губе Зеленецкая составляет 40.0 ± 0.13 экз./м², биомасса — 279.7 ± 0.86 г/м². Наибольшую плотность

Таблица 2. Данные регрессионного анализа и коэффициент корреляции, рассчитанные для весовых параметров моллюсков

Показатель, %	M ± SD	min–max	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>
Губа Зеленецкая					
W_r/W	45.3 ± 0.05	37.1–58.7	0.05 ± 0.007	0.45 ± 0.123	0.988
W_m/W	54.7 ± 0.05	41.3–62.9	-0.05 ± 0.007	0.55 ± 0.324	0.981
W_s/W	18.7 ± 0.07	3.6–37.9	-0.05 ± 0.008	0.21 ± 0.076	0.955
Губа Ярнышная					
W_r/W	47.2 ± 0.05	32.5–58.4	-0.57 ± 0.005	0.11 ± 0.009	0.997
W_m/W	52.9 ± 0.05	41.6–67.5	0.09 ± 0.005	0.45 ± 0.360	0.998
W_s/W	7.7 ± 0.05	4.1–23.2	-0.05 ± 0.006	0.14 ± 0.113	0.975

Примечания. M – средние значения исследуемых отношений; SD – стандартное отклонение; W, г – общая (живая) масса моллюска; W_r , г – масса раковины; W_m , г – сырая масса мягких тканей, W_s , г – масса сифона; *a* и *b* – параметры уравнения регрессии $y = a + bx$; *r* – коэффициент корреляции.

поселения (75 экз./м²) моллюски формируют на участках, представленных илистым песком с незначительной (до 9%) примесью гравийного материала, наименьшую (3 экз./м²) – на участках, сложенных разнотернистым песком с примесью гравия более 25%. В губе Ярнышная средняя плотность поселения 62.6 ± 0.29 экз./м² при биомассе 141.9 ± 0.60 г/м². Наибольшая (60 экз./м²) – на участках разнотернистого песка с примесью (до 14%) алевритовых и пелитовых фракций, наименьшая – в местах, где донные отложения более чем на 90% состоят из песчаных фракций.

Тесная связь между составом грунта и количественными показателями поселений *M. arenaria* была показана в работах В.А. Свешникова на Белом море в 1963 г., где отмечается, что наличие в грунте грубообломочного материала неблагоприятно сказывается на жизни моллюсков, затрудняет закапывание и приводит к сдавливанию раковин моллюсков. По результатам проведенного подробного анализа донных отложений на мелководных участках губ Ярнышная и Зеленецкая, выявлено, что присутствие гравийного материала в пределах 7–9% является допустимым для жизни и успешного закапывания *M. arenaria*. Грунт, представленный илистым или разнотернистым песком с содержанием алевритовых и пелитовых фракций не менее 20%, вполне пригоден для построения неоплывающих нор.

Количественные характеристики *M. arenaria* в исследованных районах достаточно высокие и сопоставимы с показателями обилия моллюсков в других географических районах, а иногда и гораздо выше этих показателей. Схожие показатели обилия отмечаются в Белом море на литорали губы Северная (46.7 экз./м²) Кандалакшского залива (Шербакова, 2006), губы Колежемская (66.7 экз./м²) Онежского залива (Smolkova, 2021). В Керченском проливе Черного моря плотность поселений

моллюсков *M. arenaria* составляет 23 экз./м² (Иванов, Синегуб, 2008), на литорали губы Долгая Кандалакшского залива – 25.4 экз./м² (Шербакова, 2006), что практически в 2 раза ниже показателей обилия данного вида на литорали исследованных районов Восточного Мурмана.

Характер аллометрического роста моллюсков из разных поселений различается. Рассчитанные величины параметров уравнения аллометрического роста показали, что у *M. arenaria* губы Зеленецкая формообразование раковины происходит по принципу слабой отрицательной аллометрии ($b \leq 1$), близкой к изометрии. Отрицательная аллометрия указывает на то, что нарастание высоты и толщины (выпуклости) раковины относительно ее длины у моллюсков, собранных в губе Зеленецкая, происходит медленнее, поэтому раковина имеет уплощенную форму. Полученные данные согласуются с результатами исследований, проведенных для моллюсков *M. arenaria* северо-западной части Черного моря (Савчук, 1976) и южной части Азовского моря (Золотницкий, Сытник, 2020), губы Хлебная Кольского залива (Смолькова, Мещеряков, 2022).

Для поселений *M. arenaria* губы Ярнышная характерны более высокие показатели роста (коэффициенты *a* и *b*) по сравнению с показателями для губы Зеленецкая. Скорее всего это связано с размерно-возрастными особенностями поселений. В губе Зеленецкая основную долю в поселении составляют взрослые мии, относительный рост которых идет по принципу отрицательной аллометрии, и особи имеют уплощенную раковину. В губе Ярнышная поселение состоит преимущественно из моллюсков младших возрастных групп (2–4 года), и относительное изменение размеров характеризуется выраженной положительной аллометрией. Вектор роста раковины в толщину (выпуклость) преобладает. Молодые моллюски, населяющие по-

Таблица 3. Параметры уравнений зависимости общей массы от длины раковины моллюсков *M. arenaria* губ Зеленецкая и Ярнышная и других районов исследования

Район исследования	<i>a</i>	<i>b</i>	Ссылка
Баренцево море (губа Зеленецкая)	0.6×10^{-4}	3.10	Смолькова, 2021
Баренцево море (губа Ярнышная)	1.0×10^{-4}	2.90	Смолькова, 2021
Баренцево море (губа Хлебная)	3.5×10^{-4}	2.08	Смолькова, 2022
Белое море (губа Чупа)	2.0×10^{-4}	2.86	Максимович, 1978
Балтийское море (устье р. Варнов)	1.8×10^{-4}	2.75	Schaffer, Zettler, 2007
Азовское море (бухта Булганак)	1.6×10^{-4}	2.90	Золотницкий, Сытник, 2020

верхностный слой грунта, в большей степени подвержены воздействию динамичной внешней среды (приливно-отливные течения, волновые нагоны), чем взрослые особи, которые занимают более глубокие горизонты грунта. Выпуклая раковина позволяет молодым моллюскам легче удерживаться в поверхностных слоях илисто-песчаных донных отложений.

Анализ соотношения размерно-весовых характеристик показал, что коэффициенты *a*, отражающие силу взаимодействия исследуемых параметров друг относительно друга, имеют в исследованных районах существенные различия. Прирост массы у моллюсков в губе Ярнышная происходит быстрее, чем у моллюсков из губы Зеленецкая (табл. 2). Более высокий прирост биомассы у моллюсков из губы Ярнышная в 2021 г., скорее всего, связан с трофическим фактором и содержанием органического вещества в грунте.

Для *M. arenaria*, которые являются инфаунными малоподвижными животными и всю свою жизнь проводят в грунте, важным фактором, определяющим прирост биомассы, является трофический. Моллюски заселяют кутовые участки различных губ с вытекающими на литораль ручьями, которые выносят достаточное количество органического вещества, что в свою очередь обеспечивает успешное протекание важных физиологических процессов у моллюсков (питание, дыхание, размножение). Содержание органического вещества донных отложений в местах наибольшего скопления моллюсков на литорали губы Ярнышная варьирует от 1.6 до 4.5%, в губе Зеленецкая этот показатель не превышает 1.4%.

Связь длины с массой тела может существенно варьировать в зависимости от различных факторов среды (Feder, Paul, 1974; Miac et al., 1997). В работах по изучению аллометрического роста мии в Белом (Максимович, 1978), Балтийском (Schaffer, Zettler, 2007) и Азовском (Золотницкий, Сытник, 2020) морях получены немного иные коэффициенты *a* и *b* (табл. 3), что объясняется различными условиями окружающей среды в разных географических районах.

Помимо прочего, *M. arenaria* обладают высокой пластичностью и способны выдерживать критические значения различных факторов среды (соленость, температура, содержание кислорода и сероводорода), что дает возможность моллюскам адаптироваться и формировать поселения с высокой плотностью в районах, неблагоприятных для других, менее устойчивых к изменениям среды видов-конкурентов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные исследования позволили получить информацию о современном состоянии поселений двустворчатого моллюска *M. arenaria* на литорали губ Зеленецкая и Ярнышная Баренцева моря и охарактеризовать некоторые особенности относительного роста различных частей тела. Впервые проведен подробный гранулометрический анализ донных отложений исследованных участков, определено содержание органического вещества.

Формообразование раковины отражает различную размерно-возрастную структуру поселений *M. arenaria*. У моллюсков старших возрастных групп относительный рост происходит по принципу слабой отрицательной аллометрии, у молодых особей раковина нарастает изометрически. Прирост общей массы у моллюсков в губе Ярнышная выше, чем в губе Зеленецкая. Основными показателями, определяющими наиболее благоприятные условия жизни, являются содержание в грунте органического вещества в пределах от 1.6 до 4.5%, состав донных отложений, характеризующийся преобладанием илистого песком с примесью гравийного материала не более 7–9%, и высокая устойчивость моллюсков к изменению условий среды.

Полученные данные о биологии двустворчатого моллюска *M. arenaria* на мелководных участках губ Ярнышная и Зеленецкая Баренцева моря в дальнейшем послужат базой для мониторинга возможных изменений, вызванных антропогенным воздействием или климатическими флуктуациями. Кроме того, с помощью этих данных мож-

но решать практические задачи, связанные с использованием *M. arenaria* в марикультуре.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы НИР № 122020900044-2 “Донные биоценозы Баренцева моря, его водосборного бассейна и сопредельных вод в современных условиях” государственного задания ММБИ РАН на 2022–2024 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, Ленинградское отделение. Т. 96. С. 137–154.
- Андреева И.А., Лапина Н.Н., 1998. Методика гранулометрического анализа донных осадков Мирового океана и геологическая интерпретация результатов лабораторного изучения вещественного состава осадков. Изд. СПб.: ВНИИОкеангеология. 45 с.
- Бешевли Л.Е., Колягин В.А., 1967. О находке моллюска *Mya arenaria* (Bivalvia) в северо-западной части Черного моря // Вестник зоологии. № 3. С. 82–84.
- Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В., 1929. Литораль Кольского залива. Ч. II // Труды Ленингр. общества естествоиспытателей. Т. 59. Вып. 2. С. 17–107.
- Дерюгин К.М., 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Академии наук. СПб. Т. 34. № 1. 929 с.
- Золотницкий А.П., Сытник Н.А., 2020. Характеристика аллометрического роста песчаной ракушки мии (*Mya arenaria* Linnaeus, 1758) Южной части Азовского моря // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 3. № 3. С. 56–66. <http://journal.azniir.kh.ru>, www.azniir.kh.ru ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024
- Иванов Д.А., Синегуб И.А., 2008. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона. Материалы III Международной конференции. Керчь. С. 45–51.
- Клёнова М.В., 1948. Геология моря. М.: Учпедгиз. 182 с.
- Любина О.С., Ахметчина О.Ю., Фролова Е.А., Фролов А.А., Дикаева Д.Р., Гарбуль Е.А., 2009. Зообентос литорали и сублиторали. Количественное распределение, пространственно-временная изменчивость // Кольский залив: освоение и рациональное природопользование. Отв. ред. Матишов Г.Г. М.: Наука. С. 161–182.
- Максимович Н.В., 1978. Особенности экологии и биоэнергетические свойства популяций *Mya arenaria* L. (Bivalvia) в губе Чупа // Вестник Ленинградского государственного университета. Серия 3: Биология. № 21. С. 28–36.
- Максимович Н.В., 1979. Некоторые особенности экологии массовых видов двустворчатых моллюсков губы Чупа // Моллюски. Основные результаты их изучения. Авторефераты докладов. Сборник 6. Л.: Наука. С. 86–88.
- Науом А.Д., 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. Исследования фауны морей. Т. 59 (67). Изд. СПб. С. 23–24.
- Савчук М.Я., 1970. Распространение и некоторые особенности биологии двустворчатого моллюска *Mya arenaria* L. в прибрежном мелководье северо-западной части Черного моря и в лиманах // Океанология. Т. 10. Вып. 3. С. 521–528.
- Савчук М.Я., 1976. Акклиматизация двустворчатого моллюска *Mya arenaria* в Черном море // Биология моря. № 6. С. 40–46
- Свешников В.А., 1963. Биоценотипические связи и условия существования некоторых кормовых беспозвоночных инфауны литорали Кандакшского залива Белого моря // Труды Кандакшского государственного заповедника. Вып. IV. Труды ББС МГУ. Т. II. С. 114–134.
- Скарлато О.А., 1990. Методы изучения двустворчатых моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 219. 208 с.
- Смолькова О.В., 2021. Продукционные характеристики поселений двустворчатого моллюска *Mya arenaria* Linne, 1758 Баренцева моря // Труды Кольского научного центра. Т. 3 (12). Серия Океанология. Вып. 9. С. 141–150. <https://doi.org/10.37614/2307-5252.2021.11>
- Смолькова О.В., Мещеряков Н.И., 2022. Биология двустворчатых моллюсков *Mya arenaria* (Linnaeus, 1758) Кольского залива Баренцева моря // Труды Кольского научного центра РАН. Т. 4 (13). Сер. Океанология. Вып. 10. С. 86–99. <https://doi.org/10.37614/2307-5252.2022.4.10.009>
- Фролов А.А., 2009. Двустворчатые моллюски верхней сублиторали среднего и южного колена залива // Кольский залив: освоение и рациональное природопользование. М.: Наука. С. 182–202.
- Хлебович В.В., Станкявичюс А.Б., 1979. Пределы ступенчатой адаптации *Macoma balthica*, *Mytilus edulis* и *Mya arenaria* из восточной части Балтийского моря // Моллюски. Основные результаты их изучения. Авторефераты докладов. Сборник 6. Л.: Наука. С. 42–43.
- Щербакова И.Б., 2006. Двустворчатый моллюск *Mya arenaria* в экосистемах литорали Белого моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Изд-во ПетрГУ. 29 с.
- Baker P., Mann R.L., 1990. Habitat requirements for the softshell clam, *Mya arenaria* in the Chesapeake Bay // Special Scientific Report № 125. Williamsburg: Virginia Institute of Marine Science Publ., College of William and Mary Publ. 35 p. <https://doi.org/10.25773/v5-jc3f-tk19>
- Bernard F.R., 1979. Identification of the living *Mya* (Bivalvia: Myoida) // Japanese Journal of Malacology. V. 38. P. 185–204.
- Bouchet P., Gofas S., 2013. *Mya* Linnaeus, 1758. In: MolluscaBase (2017). World Register of Marine Species. Available at: <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=138211>
- Cardoso J.F.M.F., Witte J.I.J., van der Veer H.W., 2009. Differential reproductive strategies of two bivalves in the Dutch Wadden Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 84. № 1. P. 37–44. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.05.026>

- Carlton G.T., 1992. Introduced marine and estuarine mollusks of the North America: an end-of-the-20-th-century perspective // J. Shell-life Res. V. 11. P. 489–505.
- Conde A., Novais J., Dominguez J., 2010. Southern limit of distribution of the soft-shell clam *Mya arenaria* on the Atlantic East Coast // Biol. Inv. V. 12. P. 424–432.
- Feder H.M., Paul A.J., 1974. Age, growth and size-weight relationships of the soft-shelled clam, *M. arenaria*, in Prince William Sound, Alaska // Proceedings of the National Shellfisheries Association. V. 64. P. 45–52.
- Forster S., Zettler M.L., 2004. The capacity of the filter-feeding bivalve *Mya arenaria* L. water transport in sandy beds // Mar. Biol. 144. P. 1183–1189. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1278-2>
- Gerasimova A.V., Martynov F.M., Filippova N.A., Maximovich N.V., 2016. Growth of *Mya arenaria* L. at the northern edge of the range: heterogeneity of soft-shell clam growth characteristics in the White Sea // Helgoland Marine Research. V. 70. 14 p. <https://doi.org/10.1186/s10152-016-0457-8>
- Haskin H.H., 1954. Age determination in mollusks // Transactions of the New York Academy of Science. V. 16. P. 300–304.
- ITIS, 2017. *Mya* Linnaeus, 1758. Integrated Taxonomic Information System. Available at: https://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=81691#null
- Kennish M.J., Olsson R.K., 1975. Effects of thermal discharges on the microstructural growth of *Mercenaria mercenaria* // Environmental Geology. V. 1. № 1. P. 41–64. <https://doi.org/10.1007/BF02426940>
- MacNeil F.S., 1965. Evolution and distribution of the genus *Mya*, and Tertiary migrations of Mollusca // Professional Paper US, Department of the Interior, Geological Survey. V. 483. P. 1–51.
- Miac J., Groth M., Wolowicz M., 1997. Seasonal changes in the *Mya arenaria* (L.) population from Inner Puck Bay // Oceanologia. V. 39. № 2. P. 177–195.
- Pedersen T.F., 1992. Temporal variations in heat dissipation and oxygen uptake of the soft shell clam *Mya arenaria* L. (Bivalvia) // Ophelia. V. 36. № 3. P. 203–216.
- Petersen G.H., 1999. Five recent *Mya* species, including three new species and their fossil connections // Polar Biology. V. 22. P. 322–328.
- Riisgard H.U., Seerup D.F., 2003. Filtration rates in the soft clam *Mya arenaria*: effects of temperature and body size // Sarsia. V. 88. P. 415–428.
- Schaffer F., Zettler M.L., 2007. The clam siphon as indicator for growth indices in the soft-shell clam *Mya arenaria* // Helgoland Marine Research. V. 61. № 1. P. 9–16. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0049-0>
- Smolkova O.V., 2021. Linear growth and yield of bivalve mollusks *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 in the conditions of the littoral of the Barents and White seas // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science: AFE-2021 (Fundamental and Applied Scientific Research in the Development of Agriculture in the Far East (AFE-2021, 20–21 June 2021, Ussurijsk, Russian Federation). 2021. V. 937. Article № 022078. P. 1–10. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/937/2/022078>
- Strasser M., 1999. *Mya arenaria* – an ancient invader of the North Sea coast // Helgolander Meeresuntersuchungen. V. 52. № 3–4. P. 309–324. doi: 10.1007/BF02908905
- Thamdrup H.M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattentfauna // Meddelelser Fra komm. Danmarks Fiskeri-og Havundersgelser, Ser. Fiskeri. V. 10. P. 62–65.
- Wheaton F.W., Schaffer G.U., Ingling A.L., Douglass L.W., 2008. Physical properties of soft shell clams, *Mya arenaria*, Aquacultural Engineering. V. 38. Iss 3. P. 181–188. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2008.03.002>
- Zhang J.L., Yurchenko O.V., Lutaenko K.A., Kalachev A.V., Nekhaev I.O., Aguilar R., Zhan Z.F., Ogburn M.B., 2018. A tale of two soft-shell clams: an integrative taxonomic analysis confirms *Mya japonica* as a valid species distinct from *Mya arenaria* (Bivalvia: Myidae) // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 184 (3). P. 605–622. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx107>

THE SOFT-SHELL CLAM, *MYA ARENARIA* LINNAEUS 1758 (MYIDAE), IN THE SHALLOW WATERS OF ZELENETSKAYA AND YARNYSHNAYA INLETS OF THE BARENTS SEA: ALLOMETRIC GROWTH

O. V. Smolkova¹ *, N. I. Meshcheryakov¹ **

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

*e-mail: sm.olj@mail.ru

**e-mail: meshcheriakov104@mail.ru

Information concerning the allometric growth of the bivalve mollusk *Mya arenaria* populations in the intertidal zones of Zelenetskaya and Yarnyshnaya inlets, Barents Sea is presented. The population density in the Zelenetskaya Inlet averages 40 ind./m², biomass 280 g/m², vs 62.6 ind./m² and 142 g/m² in the Yarnyshnaya Inlet, respectively. A detailed analysis of the granulometric composition of the intertidal zone's bottom sediments and the content of organic matter are determined for the first time. The study areas are found to differ in the composition of bottom sediments. The organic matter in the Zelenetskaya Inlet averages 0.8, vs 2.2% in the Yarnyshnaya Inlet. Shell formation is determined by adaptations to living conditions, also reflecting the different size and age structure of *M. arenaria* populations. Among the mollusks of older age groups, the shell grows allometrically, following the principle of weak negative allometry, vs. isometrically among young individuals.

Keywords: bivalve, ecology, benthos, intertidal zone

УДК 595.4

CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE ORIBATID MITE GENUS *ALEURODAMAEUS* (ACARI, ORIBATIDA, ALEURODAMAEIDAE), WITH DESCRIPTION OF A NEW SPECIES FROM ETHIOPIA

© 2023 г. S. G. Ermilov^a, *, E. A. Hugo-Coetzee^b, **, L. B. Rybalov^c, ***

^aTyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

^bNational Museum, Bloemfontein, 9301 South Africa; University of the Free State,
Bloemfontein, 9301 South Africa

^cInstitute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: lhugo@nasmus.co.za

***e-mail: lrybalov52@mail.ru

Received May 19, 2022

Revised May 24, 2022

Accepted May 26, 2022

A new species of the genus *Aleurodamaeus* (Oribatida, Aleurodamaeidae) is described from heather forest litter in central Ethiopia. *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n. differs from all related species of the genus by the presence of a thick cerotegument with specific ornamentations (densely cellular with a median longitudinal interruption) on the notogaster. An identification key to all known species of *Aleurodamaeus* is provided.

Keywords: aleurodamaeid mites, taxonomy, morphology, identification key, Afrotropical Region

DOI: 10.31857/S0044513423020058, **EDN:** HQSYXO

The oribatid mite genus *Aleurodamaeus* (Acari, Oribatida, Aleurodamaeidae) was proposed by Grandjean (1954) with *Damaeus setosus* Berlese 1883 as type species. So far, it comprises 17 species, which are collectively distributed in the Afrotropical, Neotropical and southern Palaearctic regions (Subías, 2004, online version 2022). The revised generic diagnosis and an identification key to nine species of *Aleurodamaeus* from South Africa were provided by Hugo-Coetzee (2013). Grandjean (1954) characterized *Aleurodamaeus* as retaining the exuvial scalps in the adult stage, while Hugo-Coetzee (2013) stated that the exuvial scalps are retained as adults, but they are weakly attached and are easily lost so that only a few or not any individuals with scalps may be found in a sample. However, there are clearly species that either retain the scalps or do not retain the scalps, i.e. there are a complete absence of scalps in all the studied individuals and also no loose scalps in the sample. Therefore, in our opinion, *Aleurodamaeus* adults either retain the scalps or not. Unfortunately ontogenetic studies of *Aleurodamaeus* are scarce with only juveniles of *A. africanus* and *A. setosus* known (both species retain the exuviae in the adult stage) (Norton, Ermilov, 2014). Ontogenetic studies (of preferably juveniles bred in the laboratory) of species which do not retain the exuviae

in the adult phase are necessary to clarify this characteristic.

The main goal of our paper is to describe and illustrate a new species of *Aleurodamaeus*, based on adults, collected from Ethiopia. Presently, the Ethiopian mite fauna is insufficiently studied, and only two species of the genus have been registered (e.g. Ermilov et al., 2010; Ermilov, Rybalov, 2012): *A. africanus* Mahunka 1984; *A. recenfesevpi* Ermilov et Rybalov 2012. The additional goal of our paper is to present an identification key to all known species of *Aleurodamaeus*.

METHODS

Observation and documentation. Specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides for measurement and illustration. Body length was measured in dorsal view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster. 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". For SEM microscopy alcohol preserved mites were dusted with gold and scanned with the aid of a TESCAN Mira3 LMU SEM microscope.

Terminology and conventions. General morphological terminology used in this paper mostly follows that of Grandjean (see Travé and Vachon (1975) for references), Norton (1977), and Norton and Behan-Pelletier (2009).

Abbreviations. *Prodorsum*: *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial seta, respectively. *Notogaster*: *h*, *p* = notogastral setae; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = notogastral lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. *Gnathosoma*: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; *d*, *l*, *sup*, *inf*, *cm*, *ul*, *sul*, *vt*, *lt* = palp setae; ω = palp solenidium; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a*–*c*, *2a*, *3a*–*c*, *4a*–*c* = epimeral setae; *PdI*, *PdII* = pedotectum I, II, respectively. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal seta, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *p.o.* = preanal organ. *Legs*: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, and tarsus, respectively; ω , ϕ , σ = solenidia; ε = famulus; *d*, *l*, *v*, *bv*, *ev*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = leg setae; *p.a.* = porose area.

TAXONOMY

Aleurodamaeus aethiopicus Ermilov, Hugo-Coetzee et Rybalov sp. n. (Figs 1–6)

Material. Holotype and 20 paratypes: Ethiopia, Oromia Region, Arsi Zone, Arsi Mountains National Park, Mount Chilalo, 07°56'09.5" N, 039°11'54.7" E, 3177 m a.s.l., point № 8, sifting litter under *Hypericum* sp., *Thymus* sp. and green mosses in heather bushes (*Erica arborea*), Berlese's funnels, 27.11.2021 (leg. L.B. Rybalov) (Fig. 6).

The holotype is deposited in the collection of the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany; 20 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: 713–830. Notogaster with thick, gel-like, densely cellular cerotegument, with a longitudinally elongate central part with interrupted or very thin cerotegument. Rostral and lamellar setae setiform, barbed; interlamellar seta spiniform, roughened; bothridial seta long, rod-like, roughened. Exuvial scalps always absent. Four pairs of notogastral setae barbed (*h*₁, *p*₁ very long, flagellate; *p*₂ long, flagellate; *p*₃ medium-sized, setiform). Epimeral and anogenital setae setiform, barbed. Nine pairs of genital setae. Two pairs of adanal setae. Discidium and parastig-

matic enantiophysis absent. Leg famulus sunken in cylindrical apophysis.

Description. Measurements. Large species. Body length: 796 (holotype), 713–830 (20 paratypes); body width: 498 (holotype), 448–514 (20 paratypes). Sex not identified.

Integument. Body color brown. Surface with dense microtuberculate sculpturing (visible under high magnification in dissected specimens). Notogaster, dorsal part of prodorsum and marginal zone of ventral plate covered by thick (large masses), gel-like, densely cellular layer of cerotegument; central part of notogastral with longitudinally elongated region with interrupted or very thin cerotegument. Body, legs and setae partially covered by dense microgranules and filaments; microgranule is hollow and multicellular (Fig. 5c, 5d).

Prodorsum. Rostrum broadly rounded. Rostral (123–143), lamellar (143–154) and exobothridial (53–61) setae setiform, flexible, slightly barbed. Interlamellar seta (24–32) spiniform, roughened. Bothridial seta (164–172) rod-like, roughened.

Notogaster. Exuvial scalps always absent. Dorsose-jugal furrow deep, narrow. Four pairs of flexible, slightly barbed setae; *h*₁, *p*₁ (205–287) and *p*₂ (90–98) flagellate, *p*₃ (53–61) setiform. Opisthonotal gland opening and all lyrifissures distinct.

Gnathosoma. Subcapitulum size: 164–184 × 123–143. Subcapitular setae (*a*: 32–41; *m*, *h*: 45–49) and adoral (20–24) setae setiform, flexible, slightly barbed. Palp (length: 94–102) setation: 0-2-1-3-9(+ ω). Postpalpal seta (6) spiniform, smooth. Chelicera (length: 164–184) with two setiform, barbed setae (*cha*: 45–53; *chb*: 36–41).

Epimeral and lateral podosomal regions. Epimeral setal formula: 3-1-3-3; setae (*1a*, *2a*, *3a*: 32–41; *1b*, *3b*, *4a*, *4b*: 53–61; *1c*, *3c*, *4c*: 86–98) setiform, flexible, slightly barbed. Discidium and tubercles of parastigmatic enantiophysis absent.

Anogenital region. Genital (32–41), aggenital (49–61), anal (24–32), and adanal (49–61) setae setiform, flexible, slightly barbed. Nine pairs of genital setae and two pairs of adanal setae present. Adanal lyrifissure poorly observed.

Legs. Tridactylous; median claw slightly thicker than lateral claws, all roughened on dorsal side. Porose area on leg femora I–IV and trochanters III, IV well observed. Formulas of leg setation and solenidia: I (1-5-4-5-20) [1-2-2], II (1-5-4-5-16) [1-1-2], III (2-3-3-4-15) [1-1-0], IV (1-2-3-4-13) [0-1-0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Famulus on tarsus I minute, sunken in cylindrical apophysis. Seta *s* on tarsus I setiform, barbed (not eupathidial), located between setae *a* and *pv*.

Remarks. In having four pairs of notogastral setae (e.g. *h*₁, *p*₁ very long, flagellate; *p*₂ long, flagellate; *p*₃ medium-sized, setiform), thick and gel-like cerote-



Fig. 1. *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n., adult: *a* – dorsal view (not shown: legs); *b* – dorsal view (not shown: legs, prodorsal and notogastral cerotegument); *c* – right lateral view (not shown: gnathosoma, legs, prodorsal and notogastral cerotegument). Scale bar 100 μ m.



Fig. 2. *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n., adult: *a* – ventral view (not shown: gnathosoma, legs); *b* – posterior view; *c* – subcapitulum, ventral view; *d* – palp, left, paraxial view; *e* – chelicera, left, paraxial view. Scale bar (µm): *a*, *b* – 100; *c*, *e* – 50; *d* – 20.

gument on the notogaster, two pairs of adanal setae, rod-like bothridial seta, and sunken leg famulus, *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n. is most similar to *A. woasi* Hugo-Coetzee, 2013 from South Africa. However, the new species can be distinguished from the latter by the larger body length (713–830 versus 318–420), the presence of densely cellular cerotegumental layer on

the notogaster (versus cerotegument represented by large polygonal parts), the number of genital setae (nine pairs versus seven pairs), and the absence (versus presence) of parastigmatic tubercle *Sp*.

Etymology. The species name *aethiopicus* refers to the country of origin, Ethiopia.

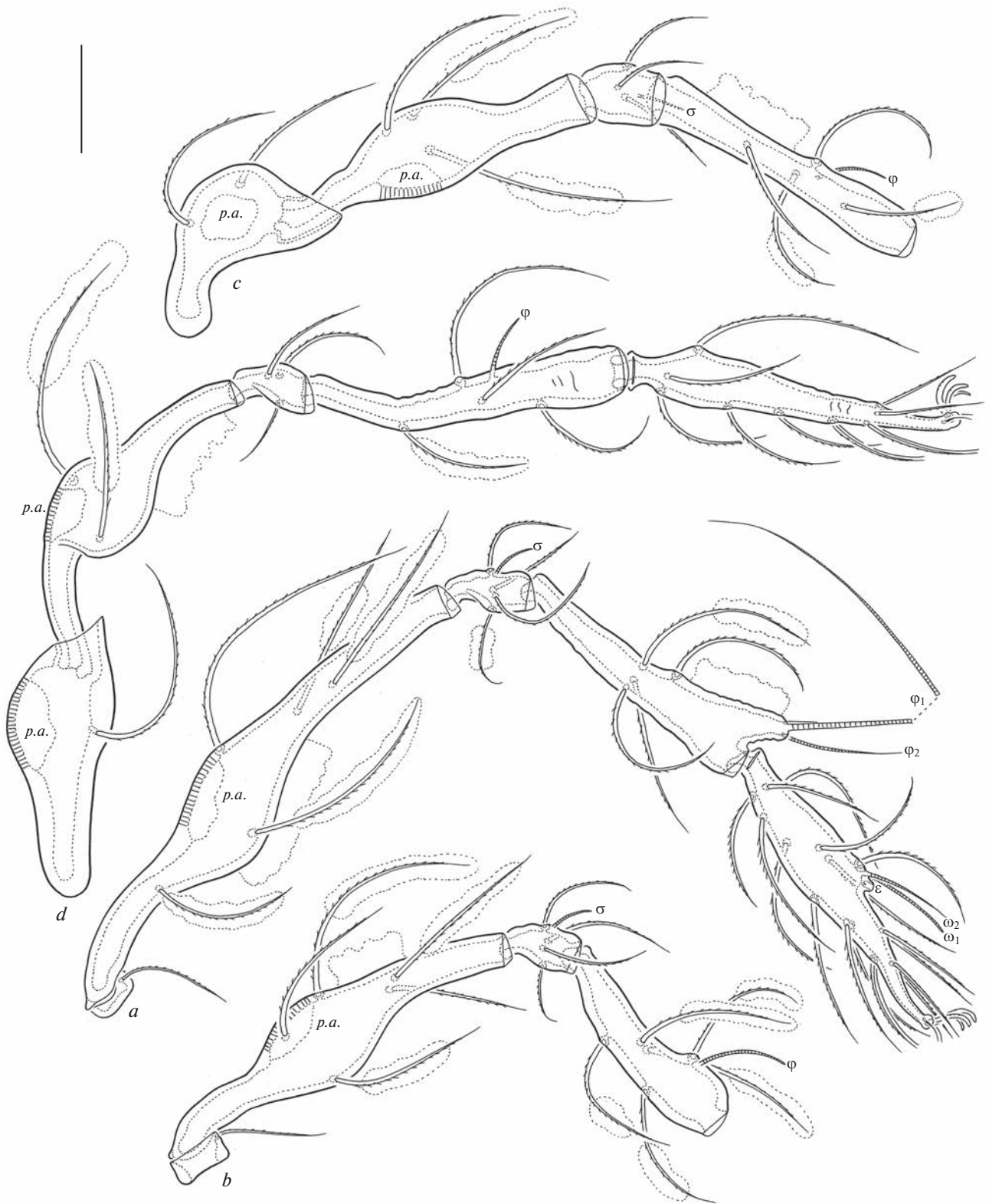


Fig. 3. *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n., adult: *a* – leg I, right, antiaxial view; *b* – leg II, without tarsus, right, antiaxial view; *c* – leg III, without tarsus, right, ventral view; *d* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar 50 μ m.

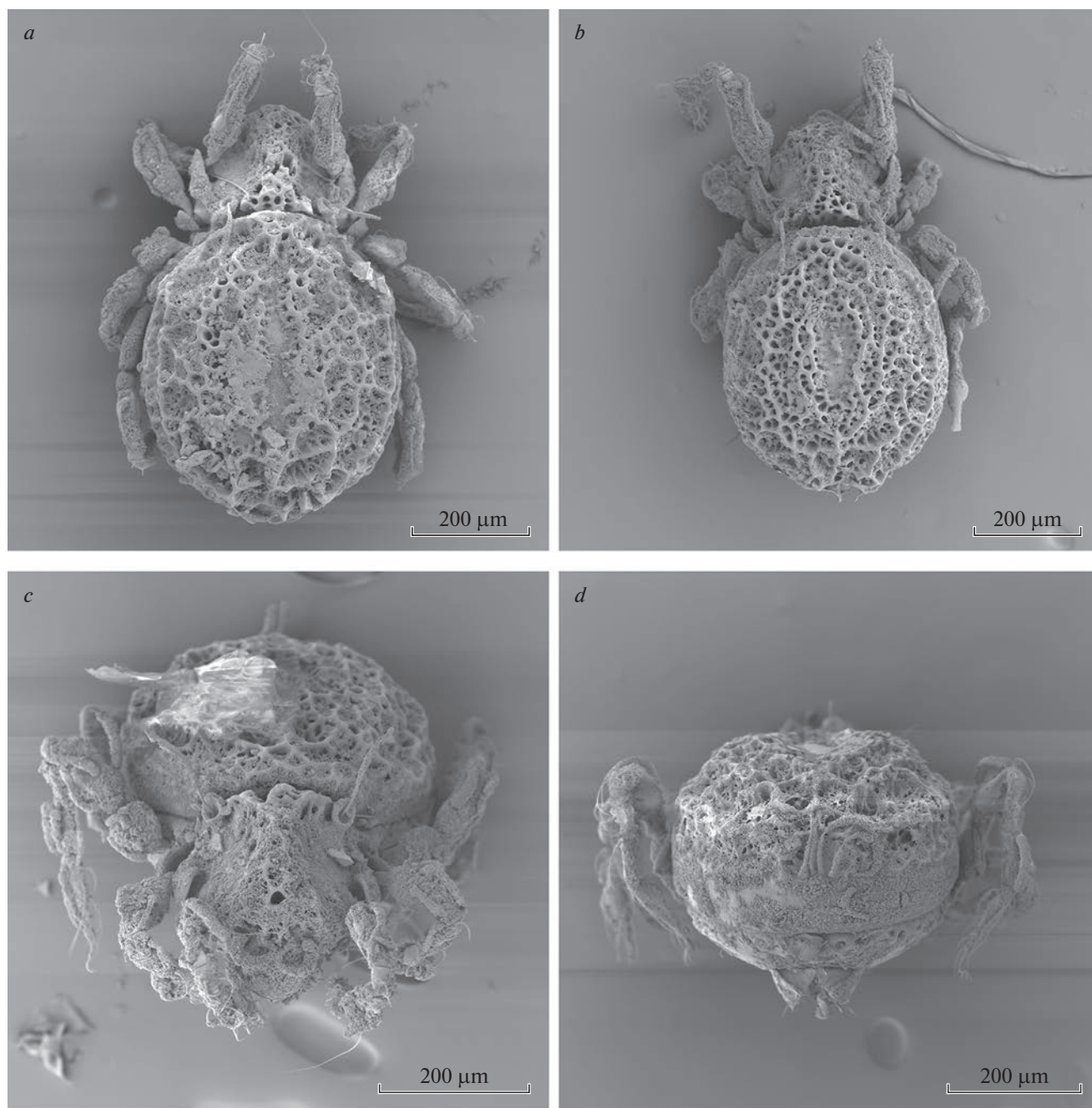


Fig. 4. *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n., adult, SEM micrographs: a, b – dorsal view; c – anterodorsal view; d – posterior view.

KEY TO KNOWN SPECIES OF *ALEURODAMAEUS*

Aleurodamaeus hungaricus Paschoal et Johnson 1985 from south-central Europe and *A. trichosus* (Kulijev 1979) from Caucasus are excluded from this key. The description of *A. hungaricus* is complicated and confusing, with much information on the ratio of leg segments, but little about the characteristics of the body. It has a body length of 504, cerotegument piled on prodorsum and notogaster, long bothridial seta,

four pairs of notogastral setae, all on tubercles, with h_1 , p_2 (could be p_1) long, seven pairs of genital setae, two pairs of adanal setae with ad_1 posterolateral to anal plates and ad_2 paraanal (Paschoal, Johnson, 1985). *Aleurodamaeus trichosus* is also not well described. It has a body length of 775, presumably three pairs of notogastral setae, all subequal in length, long flagellate bothridial seta, cerotegumental granules on the notogaster and cerotegument in a sideways 'I' form on both sides on the prodorsum (Kulijev, 1979).

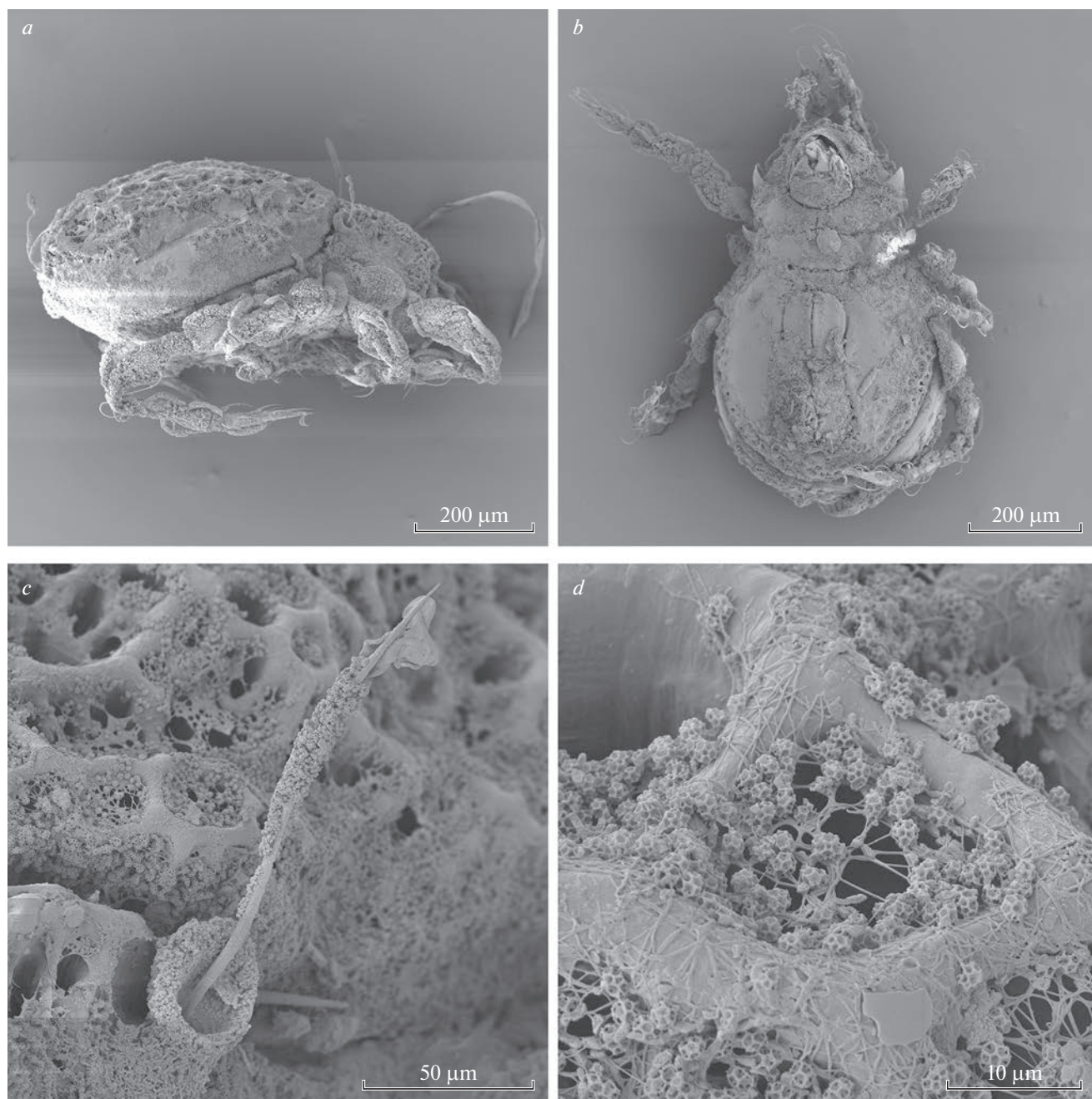


Fig. 5. *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n., adult, SEM micrographs: *a* – right lateral view; *b* – ventral view; *c* – bothridium and bothridial seta; *d* – notogastral cerotegument.

1 Five pairs of notogastral setae, i.e. seta h_2 present 2
 – Three¹ or four pairs of notogastral setae, i.e. seta h_2 absent 3

¹ *Aleurodamaeus cephalotes* was described and figured with three pairs of notogastral setae (Kulijev, 1979; Mahunka, Mahunka-Papp, 1995). This number needs to be confirmed by studying the original material since it may be possible that one or two additional setae could have been overlooked.

2 Notogastral seta h_2 setiform, curving laterally; anterior transverse ridge on notogaster absent; cerotegument on prodorsum in the form of a sideways 'm' on both sides; body length: 491–555 *A. salvadordalii* Hugo-Coetzee 2013 (see Hugo-Coetzee, 2013). Distribution: South Africa.

– Notogastral seta h_2 flexible, twisted; anterior transverse ridge on notogaster present; cerotegument on prodorsum in the form of an 'A'; body length: 455–



Fig. 6. Collecting place of *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n.

- 550*A. deswardti* (Hugo 2010) (see Hugo, 2010). Distribution: South Africa.
- 3 All notogastral setae distinctly shorter than the bothridial seta 4
- All or some notogastral setae similar or longer in length to the bothridial seta 7
- 4 Large masses of notogastral cerotegument forming four longitudinal bands; prodorsum with a large mass of cerotegument; body length: 359–439 *A. angelae* Hugo-Coetzee 2013 (see Hugo-Coetzee, 2013). Distribution: South Africa.
- Large masses of notogastral cerotegument mostly absent, except sometimes anterior and posterior parts of notogaster; prodorsum without a large mass of cerotegument or with narrow cerotegument across the lamellar region 5
- 5 Large masses of cerotegument present in anterior and posterior parts of the notogaster; insertions of notogastral setae p_2 and p_3 very close to each other, almost touching; body length: 491–550 *A. vicinus* Hugo-Coetzee 2013 (see Hugo-Coetzee, 2013). Distribution: Afrotropical region.
- Large masses of cerotegument absent in anterior and posterior parts of the notogaster; insertions of notogastral setae p_2 and p_3 clearly distanced from each other 6
- 6 Notogastral setae h_1 and p_1 much longer than p_2 and p_3 ; all notogastral setae smooth; body length: 319–367 *A. minutus* Hugo-Coetzee 2013 (see Hugo-Coetzee, 2013). Distribution: South Africa.

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta
I	v'	$d, (l), bv'', v''$	$d, (l), v', \sigma$	$(l), (v), d\phi_1, \phi_2$	$(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), l'', v', (pl), \varepsilon, \omega_1, \omega_2$
II	v'	$d, (l), bv'', v''$	$d, (l), v', \sigma$	$d, (l), (v), \phi$	$(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), l'', \omega_1, \omega_2$
III	l', v'	d, l', ev'	d, l', v', σ	$d, l', (v), \phi$	$(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)$
IV	v'	d, ev'	d, l', v'	$d, l', (v), \phi$	$(fi), (tc), (p), (u), (a), s, (pv)$

Roman letters refer to normal setae, Greek letters – to solenidia (except ε = famulus). Single quotation mark (') designates setae on the anterior and double quotation mark (") – setae on the posterior side of a given leg segment; parentheses refer to a pair of setae.

- Notogastral setae h_1 , p_1 , p_2 , and p_3 similar in length; all notogastral setae ciliate; body length: 431–481 *A. murombodziensis* Ermilov 2021 (see Ermilov, Bąkowski, 2021). Distribution: Mozambique.
- 7 Exuvial scalps present on the notogaster 8
- Exuvial scalps absent on the notogaster 10
- 8 Nine to ten pairs of genital setae; body length: 662–739 *A. africanus* Mahunka 1984 (see Mahunka, 1984). Distribution: Afrotropical region.
- Seven pairs of genital setae 9
- 9 Notogastral setae h_1 and p_1 long, similar in length, both inserted on strong tubercles; body length: 550–660 *A. setosus* (Berlese 1883) (see Berlese, 1883; Pérez-Íñigo, 1970, 1986; Seniczak et al., 2012). Distribution: southern Palearctic region, Mexico.
- Notogastral seta h_1 long, distinctly longer than medium-sized seta p_1 , both not inserted on tubercles; body length: 727–858 *A. ermilovi* (Hugo-Coetzee 2014) (see Hugo-Coetzee, 2014). Distribution: South Africa.
- 10 Discidium well developed, prominent 11
- Discidium weak or absent 12
- 11 Large masses of cerotegument in central part of notogaster forming two longitudinal parallel bands; two pairs of adanal setae; body length: 543–620 *A. prominens* Hugo-Coetzee 2013 (see Hugo-Coetzee, 2013). Distribution: South Africa.
- Large masses of cerotegument in central part of notogaster forming elongate diamond-shaped structure; three pairs of adanal setae; body length: 770 *A. cephalotes* (Berlese 1916) (see Berlese, 1916; Mahunka, Mahunka-Papp, 1995). Distribution: Afrotropical region.
- 12 Large masses of cerotegument in central part of notogaster forming three longitudinal parallel bands 13
- Large masses of cerotegument in central part of notogaster not forming longitudinal parallel bands 14
- 13 Notogastral setae p_1 and h_1 similar in length; adanal setae ad_1 located posterior to anal aperture; body length: 547–664 *A. recenfesevpi* Ermilov et Rybalov 2012 (see Ermilov, Rybalov, 2012). Distribution: Ethiopia.
- Notogastral seta p_1 longer than h_1 ; adanal setae ad_1 located lateral to anal aperture; body length: 447–532 *A. niedbalai* Hugo-Coetzee 2013 (see Hugo-Coetzee, 2013). Distribution: South Africa.
- 14 Nine pairs of genital setae; body length: 713–830 *A. aethiopicus* sp. n. Distribution: Ethiopia.

- Seven pairs of genital setae 15
- 15 Large masses of notogastral cerotegument forming polygonal structures; cerotegument on prodorsum without alveoli; anterior transverse ridge on notogaster present; body length: 318–420 *A. woasi* Hugo-Coetzee 2013 (see Hugo-Coetzee, 2013). Distribution: South Africa.
- Large masses of notogastral cerotegument with craterlike alveoli and lines; cerotegument on prodorsum with small alveoli; anterior transverse ridge on notogaster absent; body length: 430 *A. australis* Woas 1992 (see Woas, 1992). Distribution: South Africa, Mozambique.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank E. Terekhin and Dr. Gezahegn Degefe for supporting the field studies and organizing laboratory works; Dr. N.A. Ryabinin for valuable comments; and A.A. Gubin for SEM micrographs. The field work was performed within the framework of Joint Russian-Ethiopian Biological Expedition. This research was supported by the cooperative agreement No. FEWZ-2021-0004 from the Russian Ministry of Science and Higher Education.

REFERENCES

- Berlese A., 1883. Sopra due nuovi generi di Acari italiani // Lettura fatta alla R. Accademia di Padova. Atti R. Accademia, Padova. Vol. 33. P. 45–52.
- Berlese A., 1916. Centuria prima di Acari nuovi // Redia. Vol. 12. P. 19–67.
- Ermilov S.G., Bąkowski M., 2021. Three new species of oribatid mites (Acari, Oribatida) from Mozambique // Systematic and Applied Acarology. Vol. 26. № 5. P. 885–901.
- Ermilov S.G., Rybalov L.B., 2012. A new species of *Aleurodamaeus* from Ethiopia, with remarks on the taxonomic status of *Aleurodamaeus* (*Trichodamaeus*) Mahunka, 1984 (Acari: Oribatida: Aleurodamaeidae) // Opuscula Zoologica Budapest. Vol. 43. № 1. P. 21–26.
- Ermilov S.G., Sidorchuk E.A., Rybalov L.B., 2010. Morphology of juvenile stages of *Pedrocortesella africana* Pletzen, 1963 and *Aleurodamaeus africanus* Mahunka, 1984 (Acari, Oribatida) // Annales Zoologici. Vol. 60. № 3. P. 391–406.
- Grandjean F., 1954. Observations sur les Oribates (28e serie) I – sur les Gymnodamaeidae // Bulletin de Muséum national d'Histoire naturelle. Vol. 26. № 2. P. 204–211.
- Hugo E.A., 2010. Two new species of Gymnodamaeidae (Acari: Oribatida) from South Africa // International Journal of Acarology. Vol. 36. № 3. P. 199–210.
- Hugo-Coetzee E.A., 2013. New species of *Aleurodamaeus* Grandjean, 1954 (Oribatida: Aleurodamaeidae) from South Africa // Zootaxa. Vol. 367. № 4. P. 531–556.
- Hugo-Coetzee E.A., 2014. A new species of *Adrodamaeus* (Acari, Oribatida, Gymnodamaeidae) from South Africa // Navorsinge van die Nasionale Museum, Bloemfontein. Vol. 30. № 6. P. 87–99.

- Kulijev K.A., 1979. New species of oribatid mites of the genera *Plesiodamaeus*, *Allodamaeus*, *Carabodes*, *Hermaniella* // Doklady Akademii Nauk Azerbaijan SSR. Vol. 35. № 12. P. 78–83.
- Mahunka S., 1984. Oribatids of the Eastern Part of the Ethiopian Region (Acari). V // Acta Zoologica Hungarica. Vol. 30. № 1–2. P. 87–136.
- Mahunka S., Mahunka-Papp L., 1995. The oribatid species described by Berlese (Acari). Budapest: Hungarian Natural History Museum. 325 p.
- 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 // Dindal D.L., ed. 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.
- Norton R.A., Ermilov S.G., 2014. Catalogue and historical overview of juvenile instars of oribatid mites (Acari: Oribatida) // Zootaxa. Vol. 3833. № 1. P. 1–132.
- Paschoal A.D., Johnston D.E., 1985. Aleurodamaeidae (Acari: Oribatei) a new family of Oribatid, with a description of *Aleurodamaeus hungaricus* sp. n. // Revista brasileira de entomologia. Vol. 29. № 1. P. 21–26.
- Pérez-Íñigo C., 1970. Acaros Oribatidos de suelos de España Peninsular e islas Baleares (Acari, Oribatei) Parte II // Eos. Revista española de entomología Madrid. Vol. 45. P. 241–317.
- Pérez-Íñigo C., 1986. Contribucion al conocimiento de los Oribatidos (Acari, Oribatei) de la Gomera (Islas Canarias) // Eos. Revista española de entomología Madrid. Vol. 62. P. 187–208.
- 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. Vol. 46. № 7–8. P. 411–451.
- Subías L.S., 2004. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes, Oribatida) del mundo (1758–2002) // Graellsia. Vol. 60. Número extraordinario. P. 3–305.
- Subías L.S., 2022. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los Ácaros Oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). 17ª actualización. 537 p. Available from: bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf.
- Travé J., Vachon M., 1975. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // Acarologia. Vol. 17. № 1. P. 1–19.
- Woas S., 1992. Beitrag zur Revision der Gymnodamaeidae Grandjean, 1954 (Acari, Oribatei) // Andrias. Vol. 9. P. 121–161.

К ИЗУЧЕНИЮ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ РОДА *ALEURODAMAEUS* (ACARI, ORIBATIDA, ALEURODAMAEIDAE) С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА ИЗ ЭФИОПИИ

С. Г. Ермилов^{1, *}, Э. А. Хьюго-Коти^{2, **}, Л. Б. Рыбалов^{3, ***}

¹Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

²Национальный Музей, Блумфонтейн, 9301 Южная Африка; Университет Фри-Стейт, Блумфонтейн, 9301 Южная Африка

³Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: lhugo@nasmus.co.za

***e-mail: lrybalov52@mail.ru

Описан новый вид рода *Aleurodamaeus* (Oribatida, Aleurodamaeidae), собранный из лесной подстилки верескового леса в центральной Эфиопии. *Aleurodamaeus aethiopicus* sp. n. отличается от всех похожих видов рода присутствием толстого черотегумента, имеющего специфический орнамент (плотно ячеистый со срединным продольным прерыванием) на нотогастре. Представлен ключ для определения известных видов *Aleurodamaeus*.

Ключевые слова: клещи, таксономия, морфология, идентификационный ключ, Афротропическая область

УДК 574.9

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СТРУКТУРА АРЕАЛОВ ЩЕТИНОХВОСТОК РОДА *ALLOPSONTUS* SILV. (MACHILIDAE, MICROCORYPHIA)

© 2023 г. В. Г. Каплин*

Всероссийский научно-исследовательский институт
защиты растений, Санкт-Петербург—Пушкин, 196608 Россия

*e-mail: stenolepisma@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2022 г.

После доработки 06.06.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Проанализировано распространение подродов и видов крупного южнопалеарктического рода *Allopsontus* Silv., включающего 8 подродов и 52 вида. Виды этого рода встречаются преимущественно в открытых предгорных и горных местообитаниях со степной растительностью и каменисто-щебнистым субстратом. Общий ареал рода расположен в Скифской (степной), Сахаро-Гобийской (пустынной), Европейской и Стенопейской (неморальных), а также в Средиземноморско-Макаронезийской и Ортрийской (вечнозеленолесных) областях Палеарктики. Виды номинативного и наиболее богатого видами подрода занимают большую часть ареала рода. В филогенетическом ряду от сравнительно примитивного подрода *Kaplinilis* к наиболее специализированному подроду *Machilinus* наблюдается тенденция к смещению ареалов подродов с севера на юг, которая сопровождается сдвигом их местообитаний от нижних горных поясов к верхним с каменистым субстратом. Центр разнообразия подродов рода *Allopsontus* располагается в горах более древней Урало-Монгольской горной системы, откуда происходило распространение его видов в горы более молодого Альпийско-Гималайского пояса.

Ключевые слова: подрод, Палеарктика, природные зоны, высотные пояса, картографирование, дизъюнкции

DOI: 10.31857/S0044513423010063, **EDN:** ETNPAU

Ареалы видов, родов и более высоких таксонов животных являются основой зоогеографических построений. У насекомых видовые ареалы крайне разнообразны, поэтому целесообразно брать за основу ареалы подродов и родов и на их фоне рассматривать ареалы видов (Крыжановский, 2002). При анализе ареалов наземных видов необходимо учитывать три их основные составляющие: широтную (зональную), долготную (региональную) и высотную, обусловленные распространением, соответственно с севера на юг, с запада на восток и по поясам высотной зональности (Городков, 1984). При изучении структуры ареалов насекомых большое значение имеет также исследование их фациально-биотопических связей. Сопреженный анализ филогенетических отношений видов рода, их ареалов, современных и палеогеографических условий обитания способствует выяснению вопросов происхождения, направлений эволюции и распространения видов.

Главной целью настоящей работы является анализ структуры ареалов видов и подродов щетинохвосток рода *Allopsontus* Silvestri 1911. В задачи исследования входило обобщение имеющихся

данных по особенностям экологии и биологии видов рода, их внешнего строения, эколого-морфологических приспособлений к условиям обитания, а также картографирование ареалов видов и подродов.

Полевые учеты численности, изучение ландшафтно-биотопического распределения, сезонного развития, возрастного состава популяций, суточной активности, питания проводили при помощи визуальных оценок в 1981–2021 гг. в Монголии, Казахстане, Средней Азии, в Крыму, на Кавказе, в Самарской и Оренбургской областях РФ. Карты ареалов видов построены в Google Maps по собственным и литературным данным. Большинство видов рода *Allopsontus* известны по единичным находкам, поэтому при анализе пространственной структуры ареала основное внимание уделяли распространению подродов и на их фоне — распространению видов с учетом их биоэкологических особенностей и изученных ранее филогенетических отношений между ними (Каплин, 1993). Среди 45 выделенных родов семейства Machilidae род *Allopsontus* имеет наибольший ареал, простирающийся на 9 тыс. км с запада на восток и на 3 тыс. км с се-

вера на юг. Род *Allopsontus* включает 8 подродов, что кардинально отличает его как от 34 родов махилид, где подроды не выделены, так и от остальных 10 родов, разделяемых на 2 подрода. По числу видов (52) род *Allopsontus* уступает лишь европейскому роду *Machilis* Latr. (94 вида). В связи с этим в семействе Machilidae род *Allopsontus*, наряду с родом *Machilis*, является одним из наиболее репрезентативных для ареалогических исследований. При составлении карт ареалов подродов и видов этого рода использованы 90 координатных точек, в том числе 20 для подрода *Kaplinilis*, 25 для *Allopsontus* s. str., 26 для *Anisopsontus* и 8 для *Machilanus*.

Эколого-морфологические особенности. На брюшных кокситовидных частях видов рода *Allopsontus*, как и у многих других представителей Machilidae, имеется одна (медиальная) или две (медиальная и латеральная) пары втяжных пузырьков (рис. 1, 1–2). Медиальные пузырьки являются первичными, а латеральные — вторичными, появляющимися у личинок Machilidae, начиная с 5-го возраста (Delany, 1957; Weyda, 1975). Основная функция втяжных пузырьков — поглощение капельной воды или влаги с поверхности субстрата. Вторичная функция пузырьков — фиксация экзuvia на субстрате во время линьки (Weyda, 1974). У 11 описанных видов рода *Allopsontus* самцы с одной парой, а самки с двумя парами пузырьков. Верхние челюсти с 4-зубчатыми вершинами (рис. 1, 3). Бедря передних ног самца с выступом, покрыты многочисленными игловидными щетинками (рис. 1, 4); тазики средних и задних ног с грифельками (рис. 2, 1).

У самок семейства Machilidae известны три типа яйцеклада (Sturm, Bach de Roca, 1993). Среди них в роде *Allopsontus* представлены яйцеклады двух типов: длинный, тонкий, без копательных шипов и сравнительно короткий, утолщенный и склеротизованный с копательными шипами на дистальных члениках (рис. 2, 2–4). Первый тип яйцеклада характерен для 36 (69%), второй — для 16 (31%) описанных видов рода. Длинный, тонкий яйцеклад приспособлен для откладки яиц в расщелины субстрата (Delany, 1959; Емельянов, 2014). Самки с яйцекладом второго типа с помощью копательных шипов в дистальной части задних гонапофизов делают углубления в субстрате при откладке яиц. Передние и задние гонапофизы яйцеклада принимают также участие в передвижении (Smith, 1970). Самцы с одной парой парамер. Пенис и парамеры доходят до вершин кокситов IX сегмента брюшка (рис. 2, 5).

Особенности развития и питания. По нашим наблюдениям в Казахстане, у видов рода *Allopsontus* зимуют личинки старших возрастов и взрослые особи в укрытиях в почве, среди камней, чаще в каменисто-щебнистых местообитаниях. Половозрелого состояния достигают в течение первого года или в начале второго года развития, продол-

жительность жизни до 3 лет. Развитие взрослых особей сопровождается линьками, и они существенно различаются по размерам. Крупные особи 3-го года жизни в популяциях встречаются сравнительно редко. По типу питания относятся к сапрофагам, трофически связанным с разлагающимися растительными остатками и развивающейся на них микрофлорой, питаются также лишайниками на камнях, поверхности почвы.

Разнообразие подродов и видов. В 1993 г., когда был выполнен первый обзор рода *Allopsontus*, в его состав входило 30 видов и 5 подродов (Каплин, 1993). В настоящее время известно 52 вида рода, относящихся к 8 подкладам, которые различаются распределением и числом втяжных пузырьков на брюшных сегментах самца и самки и типом яйцеклада (табл. 1).

Распространение и местообитания. Ареал рода *Allopsontus* охватывает петрофитно-степные биомы в лесостепной и степной зонах, а также в предгорьях и горах полупустынной и пустынной зон Палеарктики и простирается от 27° (Северная Индия) до 54° с.ш. (Самарская обл., Южный Урал) и от 34° (Крым) до 116° в.д. (Восточный Китай). Согласно зоогеографическому делению Палеарктики, предложенному Емельяновым (1974), этот ареал находится в пределах 6 зоогеографических выделов (областей): Скифской степной, Сахаро-Гобийской пустынной, Европейской (Крым, Кавказ) и Стенопейской (Восточный Китай) неморальных, а также Средиземноморско-Макаронезийской (Израиль) и Ортрийской (Гималаи, Сычуань) вечно-зеленолесных. Виды рода встречаются исключительно в открытых местообитаниях со степной растительностью и каменисто-щебнистым субстратом. Не известно ни одной находки видов этого рода в равнинных лесных биоме со значительной сомкнутостью древесного полога. В горных районах широко распространены в высотных поясах со степной и разреженной нагорно-степной растительностью.

Структура ареала. Наибольшее число плезиоморфных признаков характерно для видов подрода *Kaplinilis*, самцы и самки которого имеют одну пару втяжных пузырьков на I–VII кокситах брюшка, а самки имеют яйцеклад первого типа: сравнительно длинный и тонкий без копательных шипов. Ареал этого подрода дизъюнктивный, состоит из четырех частей: кавказской, двух европейских (жигулевской и южноуральской) и азиатской (рис. 3). По зоогеографическому районированию Палеарктики Емельянова (1974), ареал подрода охватывает Евксинскую горную провинцию Европейской неморальной области, Западноскифскую подобласть, Западно- и Восточномонгольскую провинции Скифской степной области и Алатавскую провинцию Сахаро-Гобийской пустынной области.

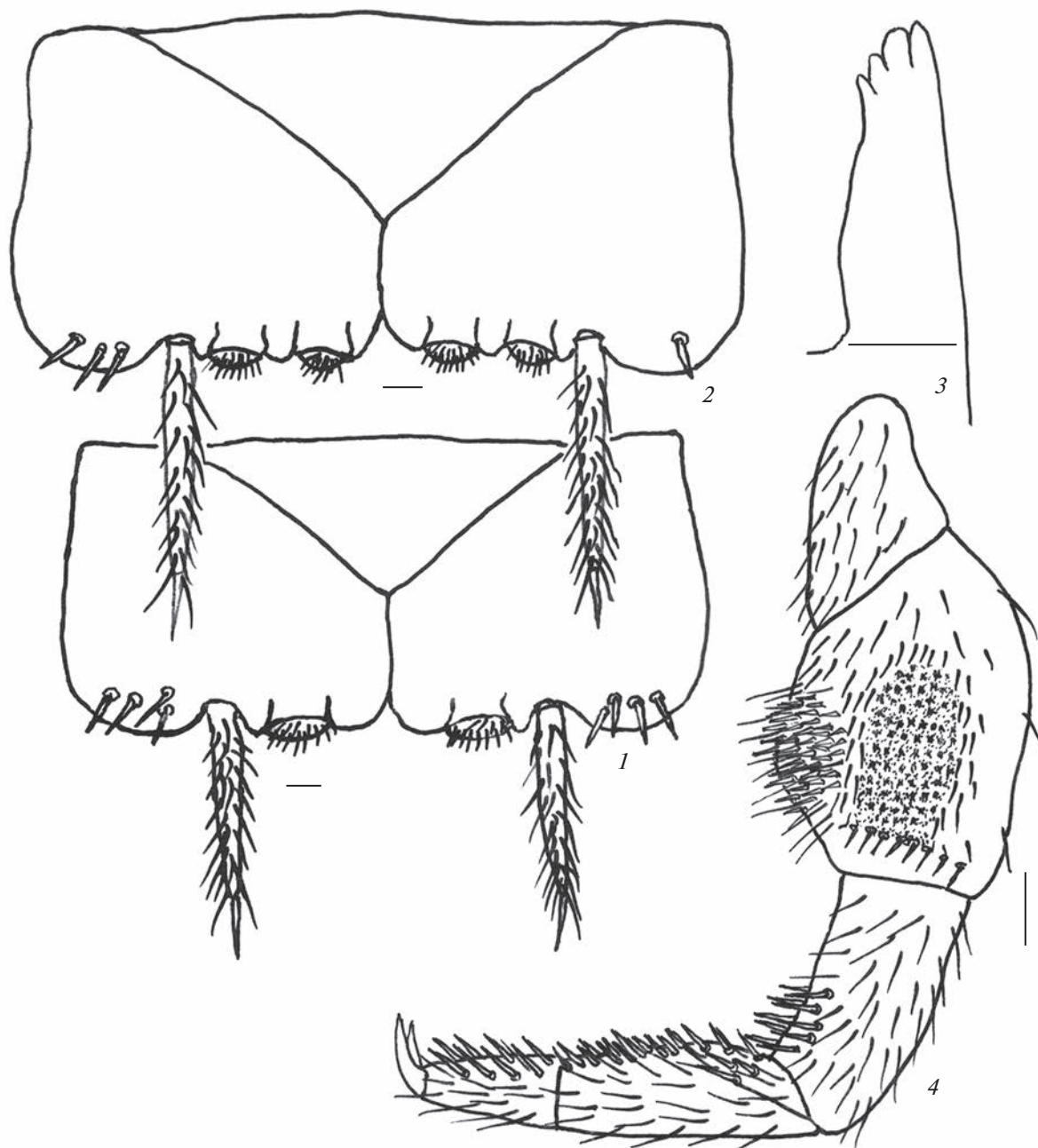


Рис. 1. Детали строения *Allopsontus*: 1 — стернит и кокситы с грифельками и втяжными пузырьками VI сегмента брюшка самца *A. perfectus*; 2 — то же V сегмента брюшка; 3 — дистальная часть верхней челюсти самца *A. ilyai*; 4 — вертлуг, бедро, голень и лапка передней ноги самца *A. nigrostriatus*. Масштабная линейка 0.1 мм.

С Кавказа описаны два вида (*A. abkhazicus* Kaplin 2017 и *A. tyrnuazi* Kaplin 2019), встречающихся в лесостепном поясе на высоте 500–1300 м над ур. м. В Жигулевских горах распространен *A. volgensis* Kaplin 1999 (100–400 м над ур. м.), на Южном Урале в Оренбургской обл. и на юге Башкирии — *A. smelanskyi* Kaplin 1999 (200–600 м над ур. м.); в азиатской части в горах и предгорьях Киргизии и Юго-Восточного Казахстана — *A. atrans* (Kaplin 1982)

(1900 м над ур. м.), *A. nigrostriatus* Kaplin 2021 (1800 м), *A. dzhungaricus* (Kaplin 1985) (900–1000 м); Восточного Казахстана (Тарбагатай) — *A. ilyai* Kaplin 2018 (800–900 м); Монголии и Тувы — *A. bifarius* (Wygodzinsky 1970), *A. intergerivus* (Wygodzinsky 1970), *A. conforatus* (Wygodzinsky 1970) (1500–1900 м).

Дизъюнкции в кавказско-европейской части ареала этого подрода, вероятно, связаны с регио-

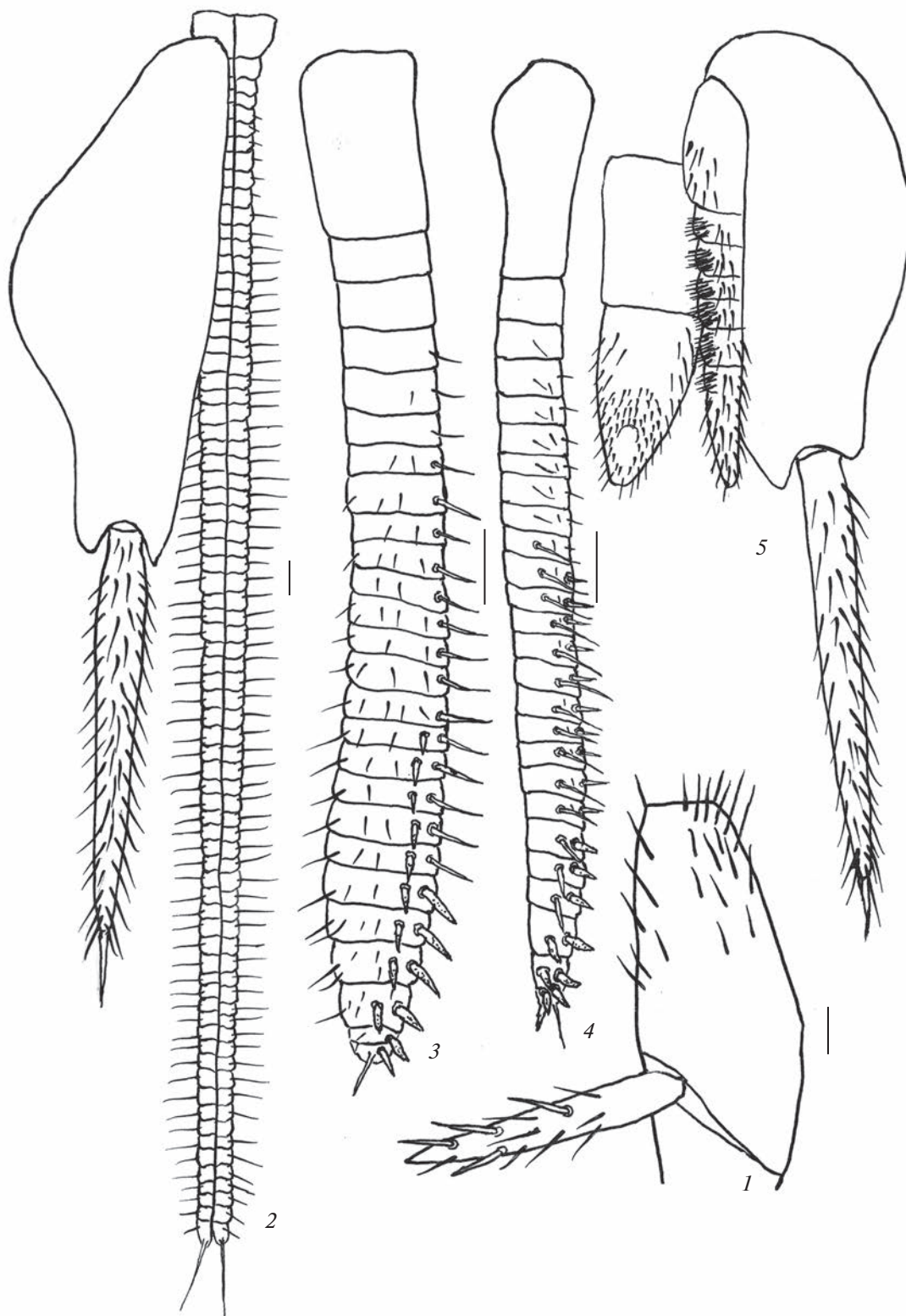


Рис. 2. Детали строения *Allopsontus*: 1 – тазик задней ноги самца *A. perfectus* с грифельком; 2 – коксит IX сегмента брюшка с грифельком и передними гонапофизами яйцеклада самки *A. ilyai*; 3 – передний гонапофиз яйцеклада самки *A. perfectus*; 4 – то же, задний гонапофиз; 5 – коксит IX сегмента брюшка самца *A. ilyai* с грифельком, парамером и пенисом. Масштабная линейка 0.1 мм.

Таблица 1. Состав и основные отличительные особенности подродов рода *Allopsontus* Silvestri 1911

Подрод	Яйцеклад самки	Количество выпячивающихся мешочков на I–VII брюшных кокситов		Число видов	
		Самцы	Самки	<i>n</i>	%
<i>A. (Kaplinilis)</i> Mendes 1990	Длинный, тонкий членистый, без копательных шипов	1 + 1		11	21.2
<i>A. (Allopsontoides)</i> Mendes 1990		1 + 1	I, V–VII – 1 + 1; II–IV – 2 + 2	1	1.9
<i>A. (Anisoptinus)</i> Kaplin 2015		1 + 1	I, VI, VII – 1 + 1; II–V – 2 + 2	2	3.8
<i>A. (Allopsontinus)</i> Kaplin 1993		II–IV – 2 + 2		2	3.8
<i>Allopsontus</i> s. str. Silvestri 1911		II–V – 2 + 2		20	38.5
<i>A. (Aridopsontinus)</i> Kaplin 2012	Короткий утолщенный, с копательными шипами в дистальной части	1 + 1		1	1.9
<i>A. (Anisopsontus)</i> Mendes 1990		1 + 1	I, VI, VII – 1 + 1; II–V – 2 + 2	8	15.4
<i>A. (Machilanus)</i> Mendes 1990		I, VI, VII – 1 + 1; II–V – 2 + 2		7	13.5
Итого:				52	100

нально-тектоническими процессами в позднем плиocene и плейстоцене, обусловившими опускание прикаспийской впадины и затопление обширных пространств между Кавказом, Приволжской возвышенностью и Южным Уралом. При анализе дизъюнкций ареалов растений в Самарско-Ульяновском Поволжье установлено, что большинство их видов – также растения горно-степных условий обитания, связанные с Южноуральским флористическим рефугиумом (Сенатор, Саксонов, 2010).

Дизъюнкция в южноуральско-восточноказахстанской части ареала подрода, по-видимому, прежде всего связана с формированием текто-

нической субширотной тургайской ложбины между Южным Уралом и Казахским мелкосопочником, простирающейся от юга Западной Сибири до Северного Приаралья. До плиоцена – начала плейстоцена обширные морские трансгрессии по Тургайской ложбине соединяли Западносибирское море с Туранским (Городецкая, 1975). К сожалению, фауна махилид Казахского мелкосопочника слабо изучена. Ближайшая к мелкосопочнику находка вида подрода *Kaplinilis* относится к Тарбагатау.

К подроду *Allopsontoides* относится лишь один вид, *A. simplex* (Kaplin 1982), описанный с Джунгарского Алатау и Казахского мелкосопочника (рис. 4). Самцы этого вида с одной парой, а самки



Рис. 3. Распространение *Allopsontus* (*Kaplinilis*) (A) и *A. (Aridopsontus)* (B): A1 – *A. abkhazicus*, A2 – *A. tyrnuazi*, A3 – *A. volgensis*, A4 – *A. smelanskyi*, A5 – *A. atrans*, A6 – *A. dzhungaricus*, A7 – *A. nigrostriatus*, A8 – *A. ilyai*, A9 – *A. bifarius*, A10 – *A. intergerivus*, A11 – *A. confaratus*, B1 – *A. varvarae*.



Рис. 4. Распространение *Allopsontus* (*Allopsontoides*) (C), *A. (Anisoptinus)* (D), *A. (Allopsontinus)* (E) и *Allopsontinus* s. str. (F): C1 – *A. simplex*, D1 – *A. nigrus*, D2 – *A. borgustani*, E1 – *A. caucasicus*, E2 – *A. kabaki*, F1 – *A. europaeus*, F2 – *A. agvalensis*, F3 – *A. armenicus*, F4 – *A. hebraeus*, F5 – *A. spinosissimus*, F6 – *A. oubehi*, F7 – *A. lyakhovi*, F8 – *A. davydovae*, F9 – *A. tuxeni*, F10 – *A. wygodzinskyi*, F11 – *A. tianshanicus*, F12 – *A. kerzhneri*, F13 – *A. saryozeki*, F14 – *A. asiaticus*, F15 – *A. verae*, F16 – *A. linnaeusi*, F17 – *A. annandalei*, F18 – *A. nepalensis*, F19 – *A. swani*, F20 – *A. schmidi*.

с двумя парами втяжных пузырьков на II–IV кокситов брюшка. В подроде *Allopsontinus*, включающем два описанных вида, а именно, *A. caucasicus* (Kaplín 1990) с Армянского нагорья и *A. kabaki* Kaplín 2016 с Восточного Тянь-Шаня, II–IV кокситы брюшка с двумя парами втяжных пузырьков у обоих полов. В подроде *Anisoptinus* также известно два вида: *A. borgustani* Kaplín 2015 (Кавказ) и *A. nigrus* Kaplín 2017 (Джунгарский Алатау); самцы этих видов имеют одну пару, а самки две пары втяжных пузырьков на II–V кокситов брюшка (рис. 4). Яйцеклад у представителей этих трех подродев длинный, тонкий, членистый без копательных шипов. Распространены они преимущественно в низко- и среднегорьях (700–1900 м над ур. м.), реже в высокогорьях до 3200 м над ур. м. (*A. kabaki*) в сухих каменисто-щебнистых полынно-типчакково-ковыльных, кустарниковых и разнотравно-злаковых степях. Значительное расстояние между ареалами видов двух последних подродев (Кавказ, Восточный Тянь-Шань и Джунгарский Алатау), вероятно, можно объяснить недостаточной изученностью этих таксонов и существованием еще не описанных видов из промежуточных регионов.

Наибольшее видовое разнообразие характерно для номинативного подрода, включающего 20 видов и населяющего большую часть ареала рода

(рис. 4). Для этого подрода характерны две пары втяжных пузырьков на II–V кокситов брюшка самца и самки и длинный тонкий яйцеклад. Ареал этого подрода охватывает Крым (*A. europaeus* (Kaplín 1983)), Кавказ (*A. agvalensis* Kaplín 2020, *A. armenicus* (Mendes 1983)), Израиль, Копет-Даг (*A. hebraeus* (Wygodzinsky 1974)), горы северного Ирана (*A. spinosissimus* (Mendes 1981)), Афганистана (*A. wygodzinskyi* (Bitsch 1968)), Таджикистана (*A. davydovae* Kaplín 1987)), юга Узбекистана (*A. lyakhovi* Kaplín 1999), Киргизии (*A. tianshanicus* (Kaplín 1982)), Юго-Восточного Казахстана (*A. kerzhneri* (Kaplín 1982), *A. saryozeki* Kaplín 2015, *A. verae* Kaplín 2015, *A. asiaticus* Kaplín 2014), Восточного Казахстана (*A. linnaeusi* Kaplín 2007), Западной Монголии (*A. kerzhneri* (Kaplín 1982)), Непала (*A. swani* (Wygodzinsky 1974), *A. nepalensis* (Sturm 1990)), Северной Индии (*A. schmidi* (Wygodzinsky 1974), *A. annandalei* (Silvestri 1911)). Среди них 5 видов (*A. kerzhneri*, *A. saryozeki*, *A. verae*, *A. asiaticus*, *A. linnaeusi*) приурочены к территории Урало-Монгольской горной системы (Джунгарский Алатау, горы Монголии), остальные виды приурочены к территории Альпийско-Гималайской горной системы в условиях, соответственно, умеренного и субтропического климатических поясов. В Джунгарском

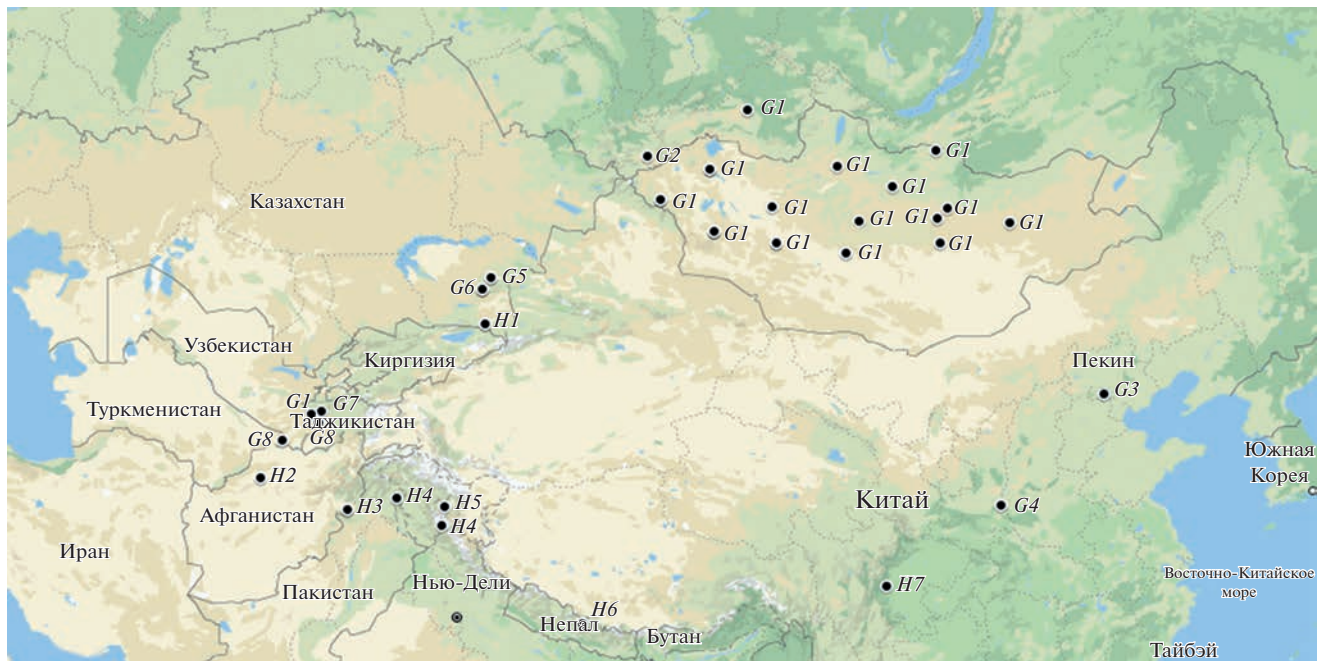


Рис. 5. Распространение *Allopsontus* (*Anisopsontus*) (G) и *A.* (*Machilanus*) (H): G1 – *A. ciliatus*, G2 – *A. lineatus*, G3 – *A. longistylis*, G4 – *A. huashanmendesi*, G5 – *A. tekelensis*, G6 – *A. pulchellus*, G7 – *A. zinchenkoi*, G8 – *A. hissaricus*, H1 – *A. perfectus*, H2 – *A. bitschi*, H3 – *A. povolnyi*, H4 – *A. lapidicola*, H5 – *A. hutchinsoni*, H6 – *A. probsti*, H7 – *A. hummeli*.

Алатау и Монголии они распространены в предгорьях и низогорьях, а также в среднегорном поясе в степных сообществах на высотах 450–2000 м над ур. м. В горах Альпийско-Гималайской горной системы высотное распределение видов этого подрода более широкое: они встречаются от низкогорий до высокогорий, что обусловлено ее большой широтной протяженностью, расположением преимущественно в условиях теплого умеренного и субтропического климатов, благоприятных для развития махил, высокой амплитудой высоты ее гор, широким распространением в них степных и кустарниково-степных биомов. В Гималаях виды подрода отмечались на высотах от 2500–2900 до 5700–6200 м над ур. м. (*A. nepalensis*, *A. swani*, *A. schmidi*), в Северном Иране (Эльбрус) – 3800–4000 м (*A. spinosissimus*), на Армянском нагорье (*A. armenicus*), в горах Памиро-Алая (*A. davydovae*, *A. lyakhovi*), Внутреннего Тянь-Шаня (*A. tianshanicus*) и Афганистана (*A. wygodzinskyi*, *A. tuxeni*) – 1500–2300 м, а также в Иудейских горах (*A. hebraeus*) и горах Крыма (*A. europaeus*) – 650–1000 м над ур. м. в нагорно-луговых, нагорно-степных, кустарниково-степных, полынно-ковыльных, лесостепных местообитаниях, разреженных остепненных арчевниках. Ареал этого подрода охватывает большинство характерных для рода зоогеографических областей, за исключением Стенопейской неморальной.

У видов подрода *Anisopsontus*, включающего 8 видов, самки имеют укороченный, утолщенный

яйцеклад с копательными шипами в дистальной части передних и задних гонапофизов; самцы с одной парой втяжных пузырьков на I–VII кокситов брюшка, а самки – с двумя парами на II–V брюшных кокситах. Среди видов этого подрода в горах Урало-Монгольской горной системы в Джунгарском Алатау распространены *A. pulchellus* (Kaplín 1982) и *A. tekelensis* Kaplín 2015, на Алтае в Чуйской степи – *A. lineatus* (Kaplín 2002), в северо-восточном Китае – *A. longistylis* (Silvestri 1936)) (рис. 5). В горах Памиро-Алая, относящихся к Альпийско-Гималайской горной системе, распространены *A. hissaricus* (Kaplín 1987) и *A. zinchenkoi* Kaplín 2019, а на его продолжении в Китае, хребте Куньлунь – *A. huashanmendesi* Huang et al. 2006. Наиболее широкий ареал имеет *A. ciliatus* (Wygodzinsky 1970), обнаруженный почти повсеместно в горах Монголии, Бурятии, в Тыве, Юго-Восточном Казахстане (Джунгарский Алатау), Киргизии (Кунгей Алатау) и в Таджикистане (Гиссарский хребет), т.е. в горах обоих горных поясов. Виды этого подрода встречаются преимущественно в среднегорном поясе на высоте 800–2400 м над ур. м. в каменистых, каменисто-щебнистых местообитаниях в петрофитных степных, кустарниково-степных биомов, разреженных арчевниках, в восточной части Скифской степной области, в Центральноазиатской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области и на западе Стенопейской неморальной области (Емельянов, 1974).

У *A. varvarae* Kaplin 2012 с Джунгарского Алатау, являющегося единственным представителем подрода *Aridopsontus*, самцы и самки с одной парой втяжных пузырьков, а яйцеклад самки укороченный с копательными шипами на дистальных члениках. Вид был собран в подгорной щебнисто-глинистой полупустыне на высоте около 1000 м над ур. м.

У видов подрода *Machilanus*, включающего 7 видов, самки имеют укороченный, утолщенный яйцеклад с копательными шипами в дистальной части передних и задних гонапофизов. У самцов и самок I, VI и VII брюшные кокситы с одной, II–V — с двумя парами втяжных пузырьков. Виды этого подрода распространены преимущественно в южной части ареала рода: *A. hummeli* (Silvestri 1934) в горах Сычуаня на южной окраине Тибетского нагорья; *A. hutchinsoni* (Silvestri 1936) в Гималаях, Северная Индия; *A. lapidicola* (Wygodzinsky 1974) в Северо-Западной Индии (Кашмир) и Северо-Западном Пакистане; *A. bitschi* (Wygodzinsky 1962), *A. probsti* (Sturm 1990) и *A. povolnyi* (Bitsch 1968) в Афганистане; *A. perfectus* Kaplin 2021 в Юго-Восточном Казахстане (рис. 5). Ареал этого подрода охватывает Афганскую горную, Внутреннетяньшанскую горную и Тибетскую высокогорную провинции, соответственно Ирано-Туранской и Центральноазиатской подобластей Сахаро-Гобийской пустынной области, а также Гималайскую горную провинцию Ортрийской вечнозеленолесной области.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Виды наиболее примитивного подрода *Kaplinilis* распространены преимущественно в северной части ареала рода в предгорных (*A. smelyanskiyi*, *A. volgensis*, *A. abkhazicus*), низкогорных (*A. tyrnyaui*, *A. ilyai*, *A. dzhungaricus*) и среднегорных (*A. bifarius*, *A. intygergerivus*, *A. confaratus*, *A. nigrostriatus*, *A. atrans*) ландшафтах. Представители номинативного подрода, характеризующегося наибольшим видовым разнообразием и занимающего большую часть ареала рода, встречаются в предгорных (*A. linnaeusi*), низкогорных (*A. hebraeus*, *A. kerzhneri*, *A. asiaticus*, *A. saryozeki*, *A. agualensis*, *A. europaeus*), среднегорных (*A. verae*, *A. tianshanicus*, *A. lyakhovi*, *A. davydovae*, *A. wygodzinskyi*, *A. tuxeni*, *A. oubehi*, *A. annandalei* и *A. armenicus*) и высокогорных (*A. swani*, *A. schmidi*, *A. spinosissimus* и *A. nepalensis*) ландшафтах. Виды подрода *Anisopsontus* распространены преимущественно в центральной части ареала рода в среднегорном поясе, а виды подрода *Machilanus* приурочены к южной части ареала рода в низкогорных (*A. povolnyi*), среднегорных (*A. perfectus*, *A. bitschi*, *A. lapidicola*) и высокогорных (*A. hummeli*, *A. probsti*, *A. hutchinsoni*) ландшафтах. Иными словами, в филогенетическом ряду от сравнительно примитивного подрода *Kaplinilis* к наиболее специализированному подроду *Machilanus* наблюдается постепенное смещение ареалов подродов с севера

на юг, со сдвигом их местообитаний от нижних поясов гор к более высоким с каменистым субстратом. Так, в подрode *Kaplinilis* 55% известных видов распространены в предгорных и низкогорных ландшафтах и 45% — в среднегорных каменисто-щебнистых местообитаниях со степной растительностью со сравнительно высоким проективным покрытием, а в подрode *Machilanus* только 14% видов обнаружены в низкогорных и по 43% — в среднегорных и высокогорных местообитаниях с каменистым субстратом, покрытым преимущественно лишайниками. Одна из функций их укороченного склеротизованного яйцеклада с копательными шипами — приспособление к передвижению по плотному каменистому субстрату.

Наибольшее разнообразие подродов (7 из 8) отмечено в центральной части ареала в Юго-Восточном Казахстане, откуда известны два монотипичных подрода — 1 эндемичный (*Aridopsontus*) и 1 субэндемичный (*Allopsontoides*), а также 9 эндемичных видов из других подродов: в частности, один из двух видов (*A. nigrus*) подрода *Anisoptinus*, два вида (*A. nigrostriatus*, *A. dzhungaricus*) подрода *Kaplinilis*, три вида (*A. asiaticus*, *A. saryozeki*, *A. verae*) из политипического номинативного подрода, два вида (*A. pulchellus*, *A. tekelenensis*) из подрода *Anisopsontus* и один вид (*A. perfectus*) подрода *Machilanus*. Возможно, это связано с лучшей изученностью фауны рода *Allopsontus* в этом регионе. Иными словами, по современным данным, центр многообразия подродов рода *Allopsontus* располагается в более древних горных системах Урало-Монгольского горного пояса, с которым также связаны подроды и виды с наибольшим количеством плезиоморфных признаков. Отсюда, по-видимому, представители рода проникли в горные системы более молодого Альпийско-Гималайского пояса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен рецензенту за ценные замечания и предложения, которые способствовали улучшению статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Городецкая М.Е., 1975. О субширотной новейшей структуре Тургайского прогиба // Геоморфология. № 47. С. 60–67.
- Городков К.Б., 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР, карты 179–221. Ленинград: Наука. С. 3–20.
- Емельянов А.Ф., 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомологическое обозрение. Т. 53. Вып. 3. С. 497–522.
- Емельянов А.Ф., 2014. Эволюционная роль и судьба первичного яйцеклада насекомых // Энтомологическое обозрение. Т. 93. Вып. 1. С. 91–130.
- Каплин В.Г., 1993. Щетинохвостки рода *Allopsontus* (Thysanura, Machilidae) мировой фауны // Зоологический журнал. Т. 72. № 3. С. 53–67.
- Крыжановский О.Л., 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК. 237 с.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., 2010. Причины дизъюнкций ареалов растений в Самарско-Ульяновском Поволжье (в порядке дискуссии) // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы: V Любищевские чтения. Тольятти: Кассандра. С. 180–189.
- Delany M.J., 1957. Life histories in the Thysanura // Acta Zoologica Cracoviensia (Kraków). № 2/3. P. 61–90.
- Delany M.J., 1959. The Life Histories and Ecology of Two Species of *Petrobius* Leach, *P. brevistylis* and *P. maritimus* // Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh. V. 63. № 3. P. 501–533. <https://doi.org/10.1017/S0080456800003124>
- Smith E.L., 1970. Biology and structure of some California bristletails and silverfish // Pan-Pacific Entomologist. V. 46. P. 212–225.
- Sturm H., Bach de Roca C., 1993. On the systematics of the Archaeognatha (Insecta) // Entomologia Generalis. V. 18. № 1–2. P. 55–90.
- Weyda F., 1974. Coxal vesicles of Machilidae // Pedobiologia. V. 14. P. 138–141.
- Weyda F., 1975. Topography, anatomy and histology of the vesicular glands in Machilidae (Thysanura) // Acta Entomologica Bohemoslovaca. V. 72. № 6. 3. 391–397.

DISTRIBUTION AND RANGE STRUCTURE OF THE BRISTLETAIL GENUS *ALLOPSONTUS* SILV. (MACHILIDAE, MICROCORYPHIA)

V. G. Kaplin*

All-Russia Institute of Plant Protection, St. Petersburg–Pushkin, 196608 Russia

*e-mail: ctenolepisma@mail.ru

The distributions of all eight subgenera and 52 species of the large southern Palearctic genus *Allopsontus* are analyzed. Species of this genus are found mainly in open foothill and mountain habitats with steppe vegetation and rocky-gravelly substrates. The general distribution range of the genus lies within the Scythian (steppe), Sahara-Gobi (desert), European and Stenopean (broadleaf's), as well as Mediterranean-Macaronesian and Ortrian (evergreen) regions of the Palearctic. The species of the nominative and most species-rich subgenus occupy most of the range of the genus. Phylogenetically, from the relatively primitive subgenus *Kaplinilis* to the most specialized subgenus *Machilanus*, there is a tendency to shift the ranges of the subgenera from north to south, which is accompanied by a shift in their habitats from the lower mountain belts to the upper ones with a rocky substrate. The center of subgeneric diversity of the genus *Allopsontus* is located in the mountains of the older Ural-Mongolian mountain system, whence its species could have spread to the mountains of the younger Alpine-Himalayan belt.

Keywords: subgenus, species, Palearctic, natural zones, altitudinal belts, mapping, disjunctions

УДК 595.727,591.9

К ВОПРОСУ О ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ИТАЛЬЯНСКОЙ САРАНЧИ *CALLIPTAMUS ITALICUS ITALICUS* (L.) (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

© 2023 г. К. Е. Гаранин^а, *, М. Е. Черняховский^а, **

^аИнститут биологии и химии,

Московский педагогический государственный университет, Москва, 129164 Россия

*e-mail: kirik952@rambler.ru

**e-mail: mech41@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.04.2022 г.

После доработки 20.09.2022 г.

Принята к публикации 22.09.2022 г.

Описана клинальная изменчивость ряда морфологических признаков *Calliptamus italicus italicus*. Увеличение размеров с запада на восток и с севера на юг может быть объяснено влиянием климатических факторов, в основном температурой, числом теплых дней и количеством осадков в теплый период. Приведены данные о находке вида в Восточном Забайкалье за пределами известного ареала.

Ключевые слова: итальянская саранча, клинальная изменчивость, Забайкалье, Сибирь

DOI: 10.31857/S004451342302006X, **EDN:** HSVMMJ

Размер тела прямокрылых нередко подвержен географической изменчивости как в широтном, так и в долготном направлении. При этом у разных видов ряды изменчивости одного и того же признака могут иметь противоположную направленность. Подобные различия в действии природных факторов на морфологические признаки привлекают внимание многих исследователей (Ciplak et al., 2008; Parsons, Joern, 2014).

В настоящее время существует несколько гипотез, объясняющих это явление (Brown et al., 2004; Whitman, 2008; Parsons, Joern, 2014). Одна из них связывает его с правилом Бергмана, сформулированным изначально для теплокровных животных. Действительно, размеры частей тела у некоторых прямокрылых увеличиваются с увеличением широты (Bidau, Marti, 2008; Ciplak et al., 2008). Однако у других видов наблюдается обратная закономерность — уменьшение размера тела с запада на восток. Некоторые авторы предполагают, что направление изменений может зависеть от размера тела и продолжительности развития конкретного вида: у мелких видов изменчивость соответствует правилу Бергмана, а крупные виды с более длительным временем развития демонстрируют противоположную тенденцию (Blanckenhorn, Demont, 2004).

Однако, как показали Леманн и Леманн (Lehmann, Lehmann, 2008), многие факторы, такие

как продолжительность теплого сезона, плотность популяции, наличие кормовых ресурсов, местные патогены и межвидовая конкуренция, могут корректировать направление и размах клинальной изменчивости. Помимо этого, на формирование морфологических признаков влияют генетический полиморфизм и фенотипическая пластичность.

Олигер (1971) показал, что у *Chorthippus* (*Glyptobothrus*) *brunneus* (Thunberg 1815) и *Ch. (Gl.) mollis* (Charpentier 1825) (Orthoptera, Acrididae) с севера на юг наблюдаются увеличение размеров тела и изменение формы надкрылья. Аналогичная закономерность была описана Крицкой (1972) для *Chorthippus macrocerus* (Fischer-Waldheim 1846), у которого с севера на юг происходит увеличение общей длины тела, длины переднеспинки, надкрылий, задних бедер и ширины медиального и кубитального полей надкрылий. Литвиновой (1972) установлены закономерности географической изменчивости ряда морфологических признаков *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer-Waldheim 1846).

Calliptamus italicus (Linnaeus 1758) распространен в центре и на юге Европы, на юге европейской части России, Кипре, в Малой Азии, на Северном Кавказе, в Закавказье, Средней Азии, Сирии, Ираке, Иране, Афганистане, на юге западной Сибири, по всему Казахстану и в Северо-

Западном Китае (Синьцзян) (Лачининский и др., 2002; Сергеев и др., 2016). На большей части ареала он представлен номинативным подвидом *C. italicus italicus*, который достаточно хорошо изучен вследствие своего практического значения.

Вполне закономерно, что в пределах столь обширного ареала у номинативного подвида проявляется географическая изменчивость. Для некоторых признаков это было показано в работах Ваньковой (2002, 2006) и Сергеева и др. (2016); например, в направлении с севера на юг в популяциях увеличивается доля особей с полосами на затылке, переднеспинке и на надкрыльях (Ванькова, 2006).

Цель настоящей работы – изучение географической изменчивости *C. italicus italicus* в широтном и долготном направлениях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для морфометрических исследований был использован материал, хранящийся в коллекции кафедры зоологии и экологии Московского педагогического государственного университета и в коллекции Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Изучено 428 особей из 7 точек: Республика Крым, окрестности города Белогорск, сборы В.С. Гусевой (44 самки, 59 самцов); Ростовская обл., окрестности Цимлянска, сборы Д.П. Довнар-Запольского (16 самок, 18 самцов); Ставропольский край, окрестности поселка Арзгир, сборы М.Е. Черняховского (46 самок, 43 самцов); Грузия, поселок Кулеви, сборы Е.Г. Банковской (26 самок, 56 самцов); Казахстан, Туркестанская обл., Ордабасынский р-н, окрестности поселка имени Исаханова, сборы М.Е. Черняховского (18 самок, 12 самцов); Таджикистан, заповедник Рамит, сборы М.Е. Черняховского (26 самок, 26 самцов); Забайкальский край, окрестности поселка Абагайтуй, сборы М.Е. Черняховского (24 самки, 12 самцов). Во всех случаях особи относились к одиночной форме.

Были использованы следующие показатели (рис. 1), обычно применяемые в систематике саранчовых (Uvarov, 1966): ELL – длина, ELW – ширина надкрылья; sEL – площадь надкрылья ($ELL \times ELW$), FEL – длина, FEW – ширина бедра; PRL – длина, PRW – ширина переднеспинки; iGR – индекс стадности (ELL/FEL), iFE – индекс бедра (FEL/FEW). Измерения проводились с помощью стереомикроскопа МБС-9, оснащенного окуляр-микрометром с ценой деления 0.1 мм.

Статистическая обработка включала проверку нормальности распределения, оценку связи морфологических признаков с климатическими фак-

торами (коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена) и проверку достоверности различий средних (критерии Стьюдента и Манна–Уитни). Совместное использование параметрических и непараметрических методов связано с тем, что распределение значений в ряде случаев (ширина переднеспинки у самцов из Крыма, Грузии, Ставропольского края, Таджикистана и Казахстана и индекс бедра у самцов из Крыма, Грузии, Таджикистана и Казахстана) значительно отличается от нормального (табл. 1).

Для корреляционного анализа использовали следующие климатические показатели: средняя температура января, средняя температура июля, число дней с максимальной температурой воздуха выше 20°C, число дней с максимальной температурой воздуха выше 10°C, число дней без отрицательной температуры воздуха, число дней со снежным покровом за год, количество осадков в теплый период (мм), количество осадков за год (мм) (Атлас СССР, 1983).

Расчеты проведены в программе Statistica 10.0. В табл. 1–3, 5 серая заливка ячейки обозначает наличие статистической значимой связи ($p < 0.05$); белая заливка ячейки обозначает отсутствие статистически значимой связи ($p > 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Географическую изменчивость оценивали как корреляцию широты или долготы местности с величиной признака. Этот анализ показал разную степень клинальной изменчивости изученных признаков (табл. 2).

Долготная изменчивость не обнаружена для ширины переднеспинки, индекса стадности и индекса бедра. Для одного из признаков (площадь надкрылья) обнаружена ложная корреляция. Анализ полной выборки показал, что у самцов и самок есть слабая, но значимая связь между площадью надкрылья и долготой (самцы $r = 0.20$ и самки $r = 0.28$, $p < 0.05$). Однако на графике (рис. 2А, 2С) видно, что это вызвано влиянием выборки из Забайкальского края. После процедуры цензурирования выборки, т.е. изъятия из нее забайкальских особей, получена иная картина: площадь надкрылья увеличивается с запада на восток, как показано на рис. 3В, 3Д.

Популяция *C. italicus italicus* из Восточного Забайкалья (окрестности поселка Абагайтуй) находится за пределами известного ареала этого вида. Данная находка значительно дополняет представления о его распространении, смещая границу ареала на восток более чем на 1500 км. По основным морфологическим признакам, а именно, окраске задних крыльев, форме и размеру над-

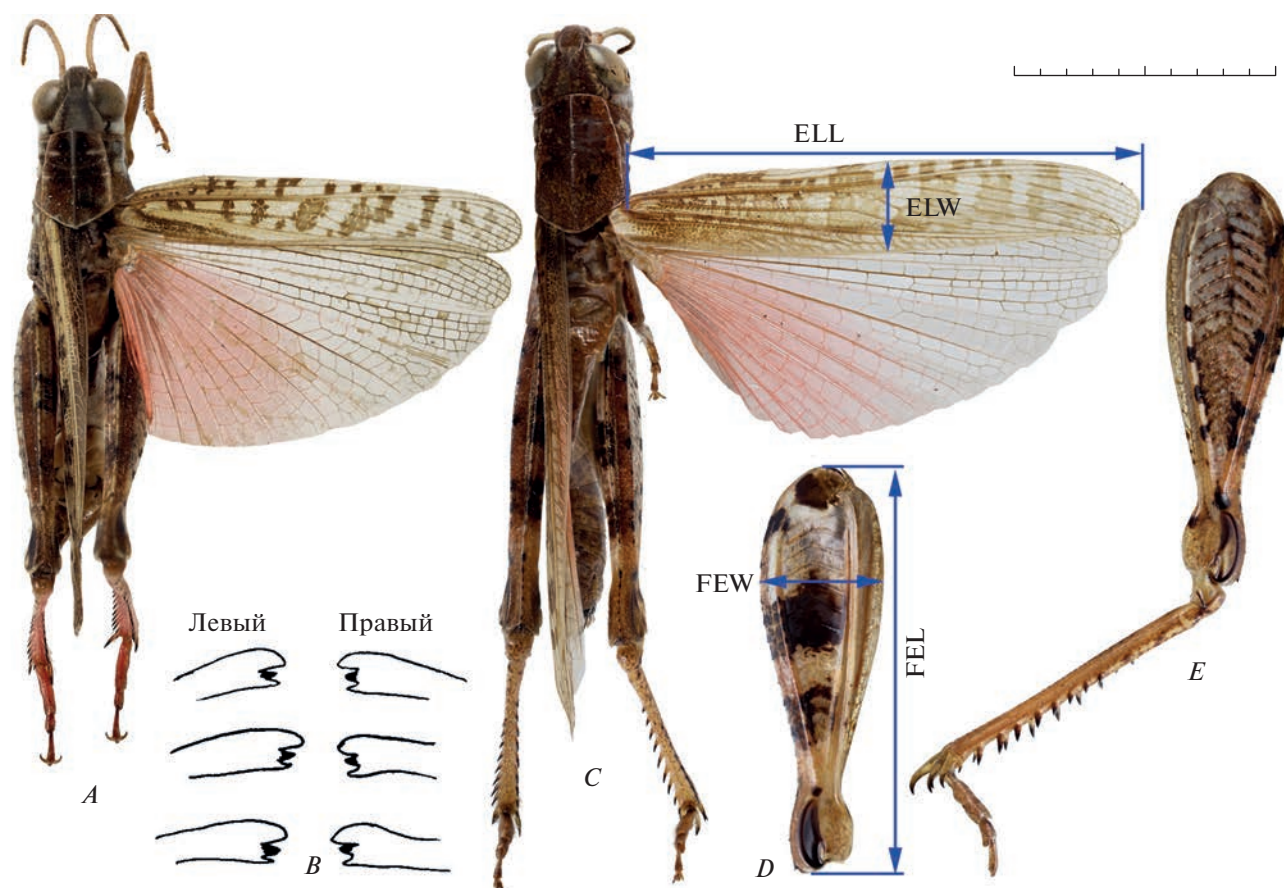


Рис. 1. Основные морфологические признаки особей из Восточного Забайкалья: *A* – самец; *B* – вариации формы церков самцов; *C* – самка, показаны промеры надкрылья; *D* – заднее бедро, изнутри, показаны промеры бедра; *E* – задняя нога, снаружи; ELL – длина надкрылья; ELW – ширина надкрылья; FEL – длина бедра; FEW – ширина бедра.

крылий, форме церок самцов, изученные особи относятся именно к подвиду *C. italicus italicus* (рис. 1). Насекомые встречались на каменистых участках мелкосопочника, а также на выходах коренной породы с ксероморфной растительностью (эфедра, полынь, колючетравие); покрытие составило 60–70%, высота травостоя – порядка 50 см.

Широтная изменчивость прослеживается для всех показателей, кроме индекса бедра, а у самок еще и ширины переднеспинки; кроме того, у самцов не изменяется индекс стадности. При этом и у самцов и у самок с юга на север уменьшаются длина и ширина надкрылья, длина и ширина бедра, и длина переднеспинки (рис. 4).

Очевидно, что выявленная географическая изменчивость имеет много причин, часть из которых – свойства местообитания, в какой-то мере определяемые широтой и долготой местности. Поэтому на следующем этапе анализа мы оценили зависимость признаков *C. italicus italicus* от параметров климата в районах сборов (табл. 3).

Ряд показателей (длина и ширина надкрылья, длина и ширина бедра у обоих полов; у самцов – еще и длина переднеспинки) положительно коррелирует со среднемесячной температурой в июле (рис. 4). Почти все морфологические показатели, кроме индекса бедра и ширины переднеспинки у самцов и длины переднеспинки у самок, положительно коррелируют с числом дней с температурой воздуха выше 20°C (табл. 3, рис. 4).

Обилие осадков в теплый период, напротив, отрицательно влияет на длину и ширину бедра и длину переднеспинки. Количество осадков за год положительно влияет только на индекс стадности.

Для многих показателей (средняя температура января, число дней с температурой воздуха больше 10°C, число дней с положительной температурой воздуха и число дней со снегопадом за год) не выявлено статистической значимого влияния на морфологические признаки (табл. 3).

Степень различий между выборками из разных популяций варьировала. Наиболее обособленной оказалась Забайкальская популяция, особи из ко-

Таблица 1. Результаты проверки признаков тестом Колмогорова—Смирнова

Точки сборов	Пол	Признаки								
		sEL	ELL	ELW	FEL	FEW	iFE	iGR	PRL	PRW
Крым	Самки	0.08	0.09	0.18	0.09	0.18	0.07	0.11	0.11	0.17
	Самцы	0.08	0.06	0.11	0.10	0.16	0.07	0.12	0.24	0.20
Ростов	Самки	0.15	0.19	0.13	0.16	0.12	0.13	0.16	0.13	0.18
	Самцы	0.17	0.14	0.15	0.15	0.18	0.21	0.15	0.20	0.14
Грузия	Самки	0.19	0.14	0.09	0.14	0.10	0.14	0.11	0.21	0.13
	Самцы	0.20	0.11	0.21	0.08	0.11	0.10	0.10	0.21	0.18
Ставропольский край	Самки	0.06	0.07	0.09	0.09	0.13	0.13	0.13	0.09	0.19
	Самцы	0.18	0.14	0.15	0.19	0.11	0.12	0.14	0.18	0.21
Таджикистан	Самки	0.10	0.13	0.21	0.11	0.17	0.09	0.15	0.12	0.20
	Самцы	0.16	0.15	0.10	0.12	0.12	0.11	0.17	0.13	0.21
Казахстан	Самки	0.24	0.17	0.20	0.10	0.19	0.17	0.11	0.19	0.32
	Самцы	0.25	0.25	0.23	0.14	0.16	0.14	0.18	0.17	0.23
Забайкальский край	Самки	0.13	0.12	0.21	0.11	0.20	0.12	0.12	0.16	0.13
	Самцы	0.18	0.16	0.26	0.19	0.34	0.2	0.23	0.15	0.24

Примечания. Обозначения признаков см. в тексте.

Таблица 2. Клиальная изменчивость признаков *Calliptamus italicus*, оцененная как корреляция соответствующего признака и долготы/широты местообитания

Географические координаты	sEL	ELL	ELW	FEL	FEW	iGR	iFE	PRL	PRW
	Значение коэффициента корреляции Пирсона у самок								
Долгота	0.28	0.11	0.23	0.18	0.28	−0.05	−0.15	0.26	0.09**
Широта	−0.47	−0.45	−0.39	−0.48	−0.47	−0.17	−0.05	−0.37	−0.10
Географические координаты	Значение коэффициента корреляции Пирсона и Спирмена у самцов								
	sEL	ELL	ELW	FEL	FEW	iGR	iFE*	PRL	PRW*
Долгота	0.20	0.23	0.36	0.41	0.36	−0.08	−0.01	0.40	0.16
Широта	−0.31	−0.37	−0.39	−0.47	−0.43	−0.14	0.06	−0.54	−0.18

Примечания. * — признаки, для которых использовалась корреляция Спирмена. Обозначения признаков см. в тексте.

торой практически по всем морфологическим признакам (площадь надкрылья, длина и ширина надкрылья и бедра) достоверно отличаются от особей из других точек ($p < 0.05$) (табл. 4, 5). Только при сравнении с выборкой из Ростовской обл. не выявлено статистически значимых различий между средними значениями длины и ширины бедра у самцов, а также длины и ширины надкрылья и бедра у самок (табл. 4, 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, для номинативного подвида *C. italicus italicus* доказана клиальная изменчивость площади надкрылий, длины и ширины надкрылий и бедра, длины переднеспинки в широтном направлении. Аналогичную закономерность выявила Литвинова (1972) у *Euchortippus pulvinatus*, в популяциях которого с севера на юг увеличивается длина тела и переднеспинки. Увеличе-

Таблица 3. Зависимость морфологических признаков *Calliptamus italicus* от климатических параметров

Параметр	Значение коэффициента корреляции Пирсона и Спирмена у самцов								
	sEL	ELL	ELW	FEL	FEW	iGR	iFE*	PRL	PRW*
A	−0.091	−0.095	−0.082	−0.076	−0.013	−0.059	−0.03	−0.071	0.10
B	0.249	0.228	0.272	0.358	0.333	0.045	0.13	0.448	−0.10
C	0.426	0.48	0.422	0.503	0.437	0.272	−0.00	0.486	0.05
D	0.405	0.486	0.273	0.285	0.259	0.475	−0.02	0.267	0.19
E	0.035	−0.065	0.005	0.016	0.038	−0.095	−0.04	0.119	0.04
F	−0.139	−0.184	−0.101	−0.017	0.015	−0.224	−0.56	0.128	−0.02
G	−0.117	−0.168	−0.271	−0.353	−0.347	0.059	−0.39	−0.417	0.02
H	0.156	0.28	0.115	0.048	0.037	0.323	−0.00	−0.135	−0.06
Параметр	Значение коэффициента корреляции Пирсона у самок								
	sEL	ELL	ELW	FEL	FEW	iGR	iFE*	PRL	PRW*
A	−0.091	−0.095	−0.082	−0.076	−0.013	−0.059	−0.069	−0.071	0.132
B	0.296	0.346	0.234	0.321	0.254	0.168	0.107	0.106	−0.073
C	0.529	0.578	0.357	0.358	0.246	0.407	0.175	0.139	−0.244
D	0.243	0.247	0.132	0.096	0.05	0.151	0.045	−0.002	−0.168
E	−0.09	−0.092	−0.063	−0.052	−0.149	−0.033	0.124	−0.13	0.085
F	−0.299	−0.393	−0.214	−0.287	−0.131	−0.269	−0.238	−0.061	0.048
G	−0.139	−0.092	−0.197	−0.216	−0.219	0.047	0.006	−0.179	−0.133
H	0.265	0.266	0.129	−0.053	−0.017	0.34	−0.042	−0.015	−0.356

Примечания. * — признаки, для которых использовалась корреляция Спирмена. Параметры: А — среднемесячная температура января, В — среднемесячная температура июля, С — число дней в году с температурой больше 20°C, D — число дней в году с температурой больше 10°C, E — число дней в году с положительной температурой, F — число дней в году со снегом, G — количество осадков в теплый период, I — количество осадков за год. Остальные обозначение см. в тексте.

ние размерных признаков в южных популяциях по сравнению с северными было описано и у ряда других саранчовых (Laiolo et al., 2013), а некоторые авторы считают это явление характерным для насекомых в целом (Арнольди, 1939).

Клиальная изменчивость в долготном направлении у *C. italicus italicus* менее выражена и выявлена только для длины и ширины заднего бедра и длины переднеспинки.

В большинстве случаев (длина и ширина надкрылья, длина и ширина бедра, а у самцов еще и длина переднеспинки) клиальная изменчивость согласована с изменением климатических параметров (среднемесячная температура в июле и число дней с температурой воздуха больше 20°C). Положительная корреляция температуры и дли-

ны тела была также выявлена у южноамериканских саранчовых *Dichroplus vittatus* Bruner 1900 и *D. pratensis* Bruner 1900 (Bidau, Marti, 2007, 2008). Аналогичную зависимость описывали и другие авторы (Крицкая, 1972; Laiolo et al., 2013).

Роль увлажнения (количества осадков) неоднозначна. Положительная связь обнаружена только с индексом стадности, а ряд признаков (длина и ширина бедра, длина переднеспинки) демонстрирует отрицательную корреляцию с обилием осадков в теплый период. Ряд авторов (Harris et al., 2012; Bai et al., 2016) также указывает на отрицательное влияние осадков на размерные признаки (длину тела и надкрылий): чем больше количество осадков в том или ином регионе, тем

Таблица 4. Среднее значение морфологических показателей *Calliptamus italicus*

Точки сборов	Пол	sEL	ELL	ELW	FEL	FEW	PRL	PRW
Крым	Самцы	91.9 ± 15.9	15.9 ± 1.8	2.9 ± 0.2	11.8 ± 0.9	3.5 ± 0.3	3.6 ± 0.3	3.1 ± 0.5
	Самки	37.7 ± 7.4	24.0 ± 0.2	5.0 ± 0.6	18.7 ± 1.8	5.4 ± 0.5	6.1 ± 0.5	5.4 ± 1.2
Ростов	Самцы	98.8 ± 11.7	16.4 ± 1.5	3.1 ± 0.3	11.5 ± 0.8	4.0 ± 0.3	2.8 ± 0.3	2.8 ± 0.3
	Самки	51.1 ± 26.3	24.2 ± 2.7	4.3 ± 0.7	17.1 ± 2.0	4.7 ± 0.5	5.9 ± 0.6	4.3 ± 0.4
Грузия	Самцы	151.4 ± 19.3	17.7 ± 2.9	3.2 ± 0.5	12.6 ± 0.7	3.9 ± 0.2	4.2 ± 0.2	3.1 ± 0.2
	Самки	35.7 ± 2.9	26.9 ± 3.0	5.0 ± 0.4	19.3 ± 1.3	5.6 ± 0.4	6.7 ± 0.6	4.9 ± 0.4
Ставрополь	Самцы	114.9 ± 23.0	17.6 ± 2.9	3.2 ± 0.5	12.6 ± 1.1	3.7 ± 0.4	3.8 ± 0.4	2.8 ± 0.4
	Самки	47.9 ± 14.1	26.9 ± 3.0	5.3 ± 0.6	19.1 ± 1.6	5.4 ± 0.4	6.2 ± 0.4	3.9 ± 1.0
Таджикистан	Самцы	115.7 ± 27.4	17.3 ± 3.4	3.1 ± 0.4	13.5 ± 1.3	4.2 ± 0.6	4.6 ± 0.8	3.9 ± 1.0
	Самки	48.3 ± 16.3	26.9 ± 3.0	5.1 ± 0.7	19.5 ± 2.2	5.7 ± 0.6	6.8 ± 1.0	6.0 ± 1.7
Казахстан	Самцы	117.1 ± 29.6	17.8 ± 3.5	3.3 ± 0.5	12.8 ± 1.2	3.7 ± 0.2	3.7 ± 0.2	3.7 ± 0.3
	Самки	39.2 ± 15.4	25.8 ± 3.0	5.6 ± 1.0	18.8 ± 2.2	6.7 ± 0.8	5.2 ± 1.4	5.2 ± 1.5
Забайкалье	Самцы	60.8 ± 11.1	10.8 ± 1.4	2.6 ± 0.3	10.9 ± 1.0	3.3 ± 0.3	3.3 ± 0.4	3.4 ± 0.2
	Самки	21.7 ± 2.8	18.3 ± 1.8	4.4 ± 0.3	16.5 ± 0.9	5.0 ± 0.1	5.8 ± 0.9	5.9 ± 0.7

Таблица 5. Результаты оценки критерием Стьюдента и Манна–Уитни особей *Calliptamus italicus* из разных популяций

Признак	Самцы из сравниваемых популяций											
	Казахстан/ Забайкалье		Забайкалье/ Ставрополь		Крым/ Забайкалье		Забайкалье/ Таджикистан		Забайкалье/ Ростов		Забайкалье/ Грузия	
	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>
sEL	3.87	0.00	−6.32	0.00	7.27	0.00	−5.57	0.00	−4.1	0.00	−8.39	0.00
ELL	6.26	0.00	−7.62	0.00	8.87	0.00	−6.14	0.00	−9.75	0.00	−12.28	0.00
ELW	3.65	0.00	−3.4	0.00	3.75	0.00	−4.73	0.00	−3.45	0.00	−7.1	0.00
FEL	3.67	0.00	−3.98	0.00	2.87	0.01	−5.51	0.00	−1.73	0.09	−6.08	0.00
FEW	2.88	0.00	−3.17	0.00	2.34	0.02	−4.69	0.00	−2.02	0.05	−6.14	0.00
PRL	2.13	0.05	−3.19	0.00	2.43	0.02	−4.88	0.00	−4.59	0.00	−9.25	0.00
PRW	4*	0.00	55*	0.00	230*	0.16	127*	0.37	5.16	0.00	21*	0.00
Признак	Самки из сравниваемых популяций											
	Казахстан/ Забайкалье		Забайкалье/ Ставрополь		Крым/ Забайкалье		Забайкалье/ Таджикистан		Забайкалье/ Ростов		Забайкалье/ Грузия	
	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>	значение критерия	<i>p</i>
sEL	−10.85	0.00	−8.52	0.00	−10.63	0.00	−6.89	0.00	8.47	0.00	9.09	0.00
ELL	−12.81	0.00	−10.03	0.00	−15.94	0.00	−8.14	0.00	11.75	0.00	9.12	0.00
ELW	−5.92	0.00	−4.95	0.00	−5.63	0.00	−0.83	0.41	3.68	0.00	7.54	0.00
FEL	−7.23	0.00	−4.59	0.00	−8.48	0.00	−1.16	0.25	5.52	0.00	6.93	0.00
FEW	−3.98	0.00	−1.56	0.13	−6.28	0.00	1.83	0.08	3.33	0.00	4.9	0.00
PRL	−1.85	0.07	−2.64	0.01	−4.07	0.00	−0.16	0.87	0.79	0.43	3.25	0.00
PRW	9.87	0.00	2.06	0.05	6.21	0.00	7.76	0.00	−1.81	0.07	0.27	0.79

Примечание. * — в связи со значимым отличием распределения признака от нормального использован критерий *U* Манна–Уитни, в остальных случаях использован критерий Стьюдента.

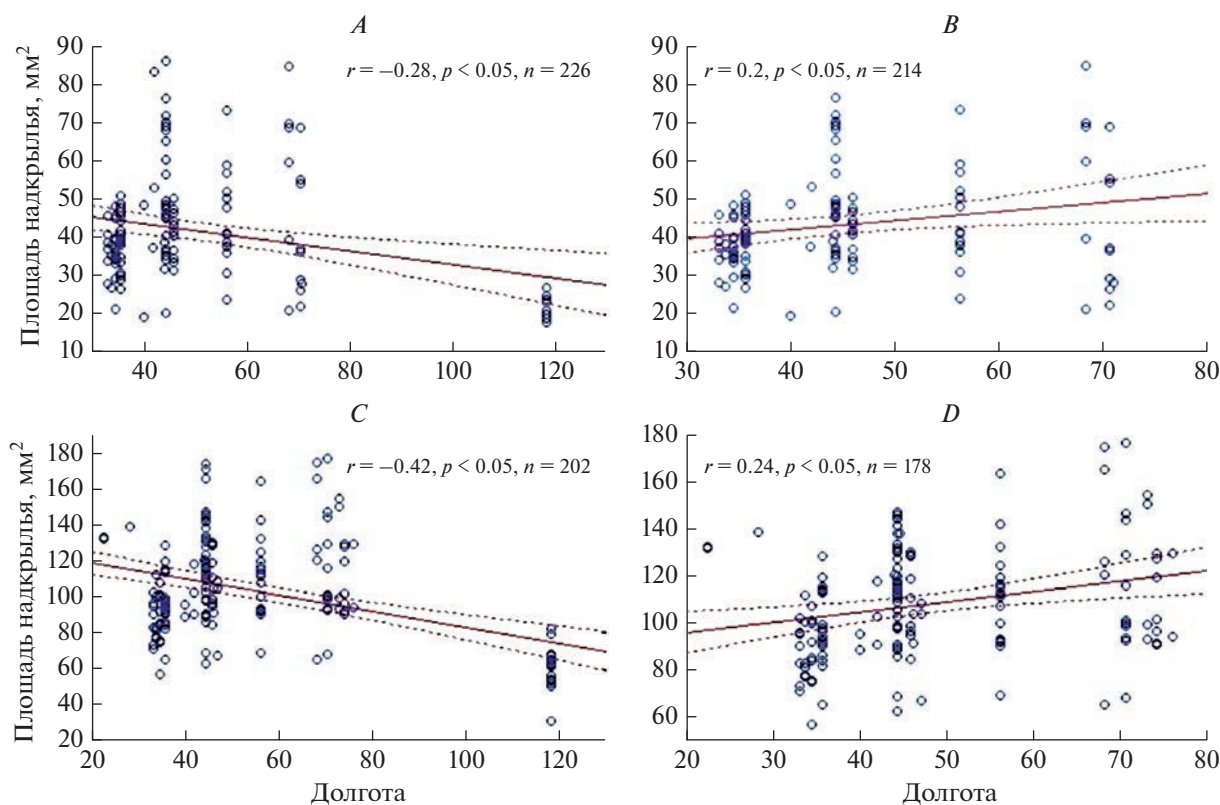


Рис. 2. Долготная изменчивость (r – коэффициент корреляции Пирсона) площади надкрылья у итальянской саранчи: *A, C* – полная выборка; *B, D* – цензурированная (удалены особи Забайкальской точки); *A, B* – самцы; *C, D* – самки; p – уровень значимости; n – объем выборки; сплошная линия – линия регрессии, пунктирная линия – доверительный интервал.

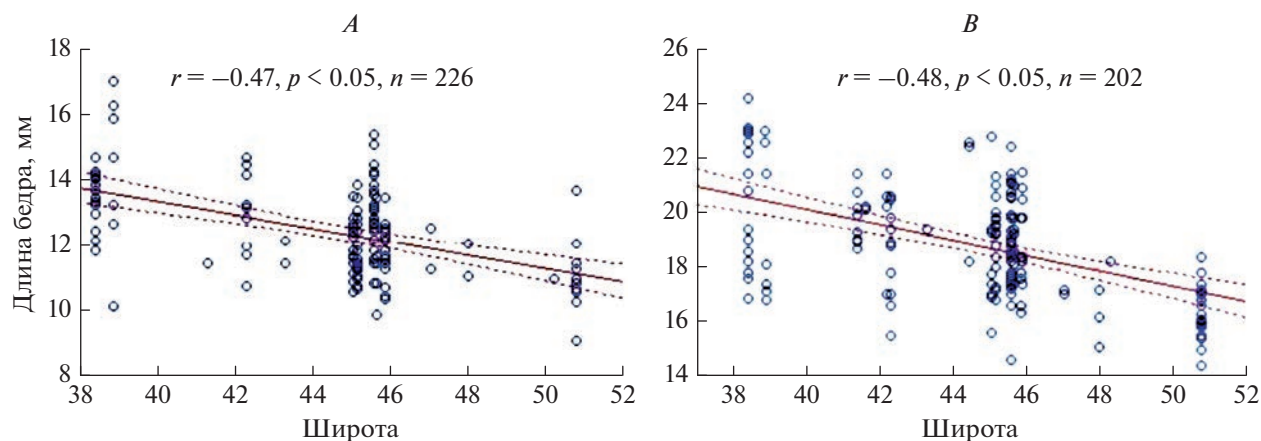


Рис. 3. Широтная изменчивость (r – коэффициент корреляции Пирсона) длины бедра у итальянской саранчи: *A, B* – самцы и самки полная выборка; p – уровень значимости; n – объем выборки; сплошная линия – линия регрессии; пунктирная линия – доверительный интервал.

меньше морфологические показатели в обитающей там популяции.

Особи, из обнаруженной за пределами известного ареала изолированной популяции в Восточном Забайкалье, хотя и соответствуют диагнозу

номинативного подвида, по ряду морфометрических признаков (площадь надкрылья, длина и ширина надкрылья и бедра) значительно отличаются от *C. italicus* из других регионов. Однако об их принадлежности к этому виду свидетельствуют

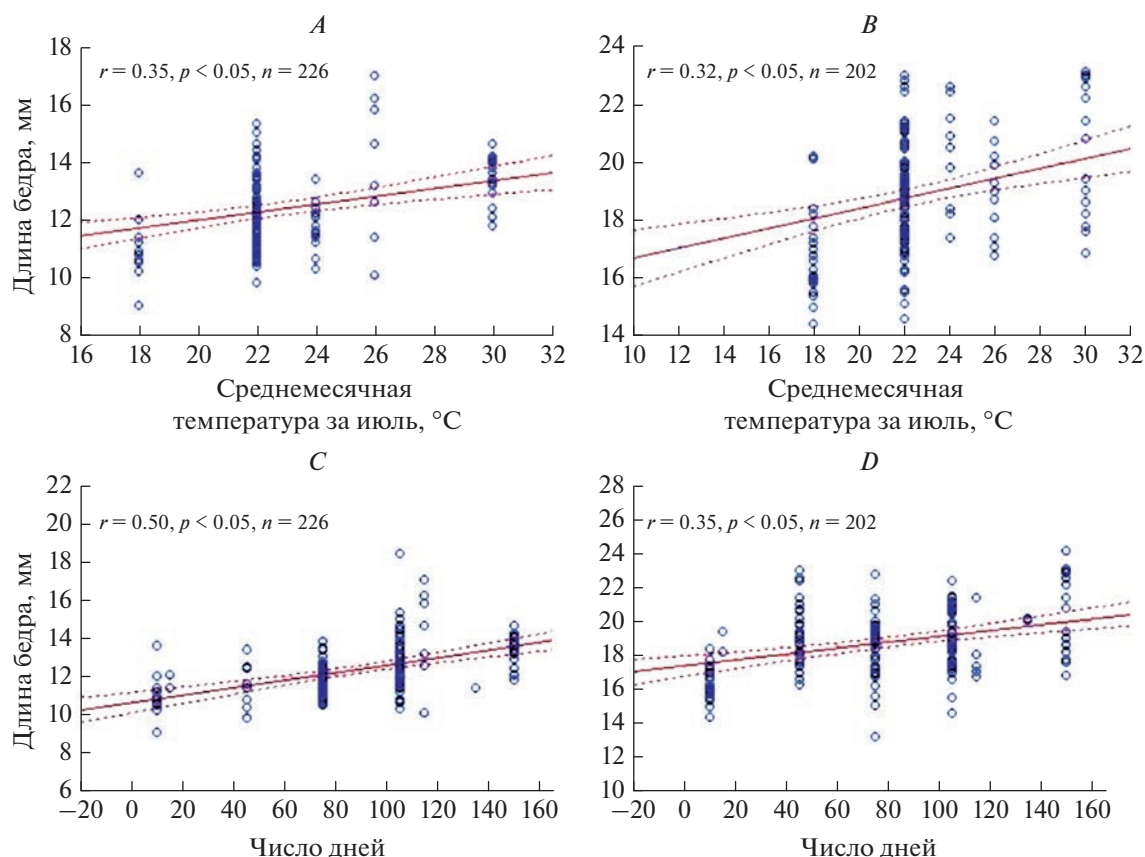


Рис. 4. Зависимость между климатическими факторами и длиной бедра у итальянской саранчи: r — коэффициент корреляции Пирсона; *A, C* — самцы; *B, D* — самки; *A, B* — среднемесячная температура июля; *C, D* — число дней с температурой выше 20°C; p — уровень значимости; n — объем выборки; сплошная линия — линия регрессии, пунктирная линия — доверительный интервал.

следующие признаки. Задние крылья у основания окрашены, надкрылья с закругленной вершиной, слабо сужены, заходят за вершину задних бедер. Церки у самца с резким заостренным нижним зубцом нижней вершинной лопасти (рис. 1). Согласно имеющимся определительным ключам и описаниям (Мищенко, 1952 и др.), по окраске и форме крыльев, по строению церок изученные особи из Забайкальского края относятся к номинативному подвиду. Что касается размеров тела, то морфометрические отличия особей из забайкальской популяции можно объяснить экстремальными условиями обитания, такими, как сильная инсоляция и высокое количество осадков. Сходная закономерность была описана у *Ch. macrocerus* (Крицкая, 1972) и *Phaulacridium vittatum* Brunner (Parsons, Joern, 2014). Не исключено, что выявленные отличия *C. italicus italicus* из Забайкальской популяции обусловлены географической изоляцией и представляют собой проявление первой стадии формообразовательного процесса (см. Правдин, 1964).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К.В., 1939. К вопросу о непрерывной географической изменчивости в ее общем и таксономическом значении // Зоологический журнал. Т. 18. № 4. С. 685–709.
- Атлас СССР, 1983. Ред.: Точенов В.В., Марков В.Ф. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР. 194 с.
- Ванькова И.А., 2002. Географическая изменчивость фенотипических признаков саранчовых рода *Calliptamus* Serv. (Orthoptera. Acrididae) // 12-й съезд Русского энтомологического общества. Тезисы докладов. СПб. С. 53–54.
- Ванькова И.А., 2006. Особенности фенотипической изменчивости итальянского пруса *Calliptamus italicus* L. (Orthoptera. Acrididae) в период вспышки в Кулундинской степи в 1999–2002 гг. // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы 7-го Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. С. 321–322.
- Крицкая И.Г., 1972. Географическая изменчивость и внутривидовая дифференциация усатого конька *Chorthippus macrocerus* (F.-W.) (Orthoptera, Acrididae) //

- Энтомологическое обозрение. Т. 51. № 2. С. 254–266.
- Лачининский А.В., Сергеев М.Г., Чильдебаев М.К., Черняховский М.Е., Локвуд Дж.А., Камбулин В.Е., Гаппаров Ф.А., 2002. Саранчовые Казахстана, Средней Азии и сопредельных территорий. Ларами: Международная Ассоциация Прикладной Акридологии и Университет Вайоминга. 387 с.
- Литвинова Н.Ф., 1972. Закономерности географической изменчивости морфологических признаков в роде *Euchorthippus* (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. Т. 51. № 6. С. 821–828.
- Мищенко Л.Л., 1952. Насекомые прямокрылые. Фауна СССР. Т. 4. Вып. 2. М.—Л.: изд. АН СССР. 610 с.
- Олигер И.М., 1971. О географической и популяционной изменчивости у некоторых видов саранчовых рода *Chorthippus* (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. Т. 50. № 11. С. 1658–1664.
- Правдин Ф.Н., 1964. Эндемизм и формообразовательный процесс у прямокрылых насекомых (Orthoptera) в горах Средней Азии // Зоологический журнал. Т. 43. № 12. С. 1784–1794.
- Сергеев М.Г., Чильдебаев М.К., Ванькова И.А., Гаппаров Ф.А., Камбулин В.Е., Коканова Э., Лачининский А.В., Пшеницына Л.Б., Темрешев И.И., Черняховский М.Е., Соболев Н.Н., Молодцов В.В., 2016. Итальянская саранча [*Calliptamus italicus* (Linnaeus. 1758)]: морфология, распространение, экология, управление популяциями. Рим: Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН. 330 с.
- Bai Y., Dong J.J., Guan D.L., Xie J.Y., Xu J.Y., 2016. Geographic variation in wing size and shape of the grasshopper *Trilophidia annulata* (Orthoptera: Oedipodidae): morphological trait variations follow an ecogeographical rule // Scientific reports. V. 6. № 1. P. 1–15.
- Bidau C.J., Marti D.A., 2007. *Dichroplus vittatus* (Orthoptera: Acrididae) follows the converse to Bergmann's rule although male morphological variability increases with latitude // Bulletin of Entomological Research. V. 97. P. 69–79.
- Bidau C.J., Marti D.A., 2008. Geographic and climatic factors related to a body-size cline in *Dichroplus pratensis* Bruner, 1900 (Acrididae, Melanoplinae) // Journal of Orthoptera Research. V. 17. № 2. P. 149–156.
- Blanckenhorn W.U., Demont M., 2004. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? // Integrative and Comparative Biology. V. 44. № 6. P. 413–424.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., West G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology // Ecology. V. 85. № 7. P. 1771–1789.
- Ciplak B., Sirin D., Taylan M.S., Kaya S., 2008. Altitudinal size clines, species richness and population density: case studies in Orthoptera // Journal of Orthoptera Research. V. 17. № 2. P. 157–163.
- Harris R., McQuillan P., Hughes L., 2012. Patterns in body size and melanism along a latitudinal cline in the wingless grasshopper, *Phaulacridium vittatum* // Journal of Biogeography. V. 39. № 8. P. 1450–1461.
- Laiolo P., Illera J.C., Obeso J.R., 2013. Local climate determines intra- and interspecific variation in sexual size dimorphism in mountain grasshopper communities // Journal of Evolutionary Biology. V. 26. № 10. P. 2171–2183.
- Lehmann G.U.C., Lehmann A.W., 2008. Variation in body size among populations of the bushcricket *Poecilimon thessalicus* (Orthoptera: Phaneropteridae): an ecological adaptation // Journal of Orthoptera Research. V. 17. № 2. P. 165–169.
- Parsons S.M.A., Joern A., 2014. Life history traits associated with body size covary along a latitudinal gradient in a generalist grasshopper // Oecologia. V. 174. № 2. P. 379–391.
- Uvarov B.P., 1966. Grasshoppers and Locusts: Anatomy, physiology, development, phase polymorphism, introduction to taxonomy. Cambridge University Press. Published for the Anti-Locust Research Centre. V. 1. 481 p.
- Whitman D.W., 2008. The significance of body size in the Orthoptera: a review // Journal of Orthoptera research. V. 17. № 2. P. 117–134.

TO THE PROBLEM OF THE GEOGRAPHIC VARIABILITY OF THE ITALIAN LOCUST, *CALLIPTAMUS ITALICUS ITALICUS* (L.) (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

K. E. Garanin¹, *, M. E. Chernyakhovsky¹, **

¹Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, Moscow, 129164 Russia

*e-mail: kirik952@rambler.ru

**e-mail: mech41@yandex.ru

Clinal variations in a number of morphological characteristics are revealed in the acrid, these increasing from west to east, but decreasing from south to north. Variations seems to be caused by the influence of climatic factors such as the number of warm days and the amount of precipitation during the warm period. Records of the species in eastern Transbaikalia outside the known distribution range are presented.

Keywords: italian locust, clinal variation, Transbaikalia, Siberia

УДК 598.241.2

СОВРЕМЕННЫЕ ТРЕНДЫ ПОПУЛЯЦИЙ СТЕРХА (*GRUS LEUCOGERANUS*) И КАНАДСКОГО (*GRUS CANADENSIS*) ЖУРАВЛЯ (GRUIDAE, GRUIFORMES) В ТУНДРАХ ЯКУТИИ И ЧУКОТКИ ПО ДАННЫМ АВИАУЧЕТОВ¹

© 2023 г. С. Б. Розенфельд^a, *, И. П. Бысыкатова-Харми^b, **,
Д. А. Барыкина^c, ***, Г. К. Киртаев^a, ****, Д. В. Соловьёва^c, *****

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

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

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

*e-mail: rozenfeldbro@mail.ru

**e-mail: ipbyskatova@gmail.com

***e-mail: daria.barykin@gmail.com

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

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

Поступила в редакцию 20.05.2022 г.

После доработки 07.11.2022 г.

Принята к публикации 24.11.2022 г.

Канадский журавль стал обычным, местами многочисленным, гнездящимся видом в тундрах Северо-Восточной Якутии, и его современный ареал широко перекрывается с областью гнездования стерха. По мере дальнейшей экспансии на запад и роста численности, он может составить конкуренцию стенотопному стерху, классифицируемому МСОП как критически угрожаемый вид. Для оценки динамики численности стерха и канадского журавля в 2020–2021 гг. мы повторили авиаучет 1993–1995 гг. вдоль побережья Якутии и Чукотки. Существенным отличием современного авиаучета стало использование фототехники, помимо диктофона и GPS навигатора. Данные авиаучета обработаны в программе QantumGIS 3.16.5. Область интерградации летних ареалов стерха и канадского журавля существенно расширилась в 2020–2021 гг. по сравнению с 1993–1995 гг. На западе Колымской низменности и, собственно, в дельте р. Колымы, где сейчас наблюдается пиковая плотность поселения канадского журавля, стерх не был отмечен в ходе нашего учета. Наши данные показывают некоторое сжатие (концентрацию) ядра ареала стерха в Яно-Индигирской низменности. На сегодняшний день зоны максимальной плотности этих двух видов не совпадают, расстояние между их центрами составляет 400 км. Очаг максимальной плотности населения канадского журавля сместился за 28 лет на 400 км к западу из Чаунской низменности в дельту Колымы, при этом численность вида остается практически стабильной: она увеличилась в 1.22 раза и оценена в 41 930 особей в районах авиаучета. Плотность населения стерха в районах авиаучета в прибрежной тундре за те же годы выросла в 5.3 раза, численность летней популяции по данным нашего учета может быть оценена в 2086 особей в областях учета.

Ключевые слова: стерх, канадский журавль, гнездовой ареал, доля молодняка, Арктика, область интерградации

DOI: 10.31857/S0044513423020149, **EDN:** HUCAUK

За последние десятилетия представление о распространении и характере пребывания стерха

(*Grus leucogeranus* Pallas 1773) и азиатских популяций канадского журавля (*G. canadensis* (Linnaeus 1758)) в целом значительно расширилось. Этому способствовали полевые исследования, использование ГИС-технологий и средств прослеживания миграций птиц, авиаучеты, анкетирование и опрос населения.

¹ Статья подготовлена в рамках тематической подборки материалов Международного симпозиума “Стерх (белый журавль) — символ надежды сохранения биоразнообразия в 21-м веке” (Салехард, Россия, 31 марта–1 апреля 2021).

Область гнездования якутской популяции стерха располагается в субарктической тундре и лесотундре Яно-Колымского междуречья, на площади более 80 тыс. км², формируя три очага повышенной плотности населения (Дегтярев, Лабути́н, 1991). В местах бывшего распространения в Якутии сохранились, вероятно, лишь отдельные гнездовья вида в лесотундре и в северо-таежной зоне: северная часть Лено-Вилуйского междуречья, Алазейская низменность (Воробьев, 1963; Перфильев, 1965, 1976; Яхонтов, 1976; Дегтярев, Лабути́н, 1991; Керемясов, 2017, 2019; Гермогенов и др., 2018). По данным Дегтярева и Лабутина (1991), зоной экологического оптимума стерха являются субарктические тундры, где регистрируется наибольшее количество встреч. Популяция стерха в субарктических тундрах распределена неравномерно, основное ядро популяции вида располагается в южном секторе субарктических тундр, на участках севернее 72° с.ш. в районе оз. Бустах и 71°20' с.ш., а севернее р. Волчья стерх не гнездится.

В настоящее время ареал канадского журавля в северо-восточных тундрах Якутии широко перекрывается с областью гнездования стерха (Дегтярев, Лабути́н, 1991). В придельтовых районах Индигирки и Алазеи — очагах повышенной плотности стерха (Дегтярев, Лабути́н, 1991) — канадский журавль стал обычным, местами многочисленным гнездящимся видом (Гермогенов и др., 2002). Обладающий большей степенью толерантности к условиям обитания (Boise, 1976; Флинт, 1987; Germogenov et al., 2003) канадский журавль, по мере дальнейшей экспансии на запад и роста численности, со временем может составить конкуренцию стенотопному стерху, который классифицируется МСОП как критически угрожаемый вид (CR) и который является третьим по редкости видом журавлей в мире (Birdlife International, 2018).

Информация о численности канадского журавля на азиатском континенте ограничена. Согласно данным Кишинского (1988), в 1960–1970-е гг. общую численность оценивали в 20–25 тыс. особей. В приколымских тундрах Якутии в междуречье рек Колыма и Сундрун, по результатам авиаучетных работ, в 1980 г. численность оценена в 1167 особей, в 1984–1985 гг. — 3700, в 1990-х гг. — 6500 особей (Лабути́н, Дегтярев, 1988; Дегтярев, 2009). В прибрежной части дельты Колымы и междуречье Алазеи и Колымы в 1993–1995 гг. численность оценена в 4000 особей (Поярков и др., 2000). С 1990-х годов канадский журавль — вполне обычная птица в северной части бассейна р. Берелех (левый приток р. Индигирки). Впервые достоверные данные о его гнездовании здесь (в 225 км к западу от ранее отмечаемой границы гнездовой части ареала) получены в 1999 г. (Гермогенов и др., 2002). За 10 лет граница ареала в Якутии сместилась от р. Берелех до низовьев

р. Селлях (Чондон-Хромское междуречье), т.е. на 200–300 км на запад (Krapu et al., 2011). Отмечено появление канадского журавля на местах гнездования стерха в северо-таежной зоне Якутии (Владимирцева, Гермогенов, 2018; Керемясов, 2019).

Целью настоящей работы является анализ динамики численности и ареалов стерха и канадского журавля в тундрах Якутии и Чукотки путем сравнения данных широкомасштабных авиаучетов, проведенных в 1993–1995 гг. (Поярков и др., 2000) и в 2020–2021 гг. Дополнительно настоящая статья представляет некоторые данные по демографии стерха.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на сопоставлении данных исторического авиаучета стерха и канадского журавля в тундрах восточного сектора Азиатской Арктики в 1993–1995 годах (Поярков и др., 2000; Hodges, Eldridge, 2001) и авиаучета авторов в 2020–2021 годах (рис. 1). В качестве источника данных об историческом учете 1993–1995 гг. использована русскоязычная сводка (Поярков и др., 2000), представляющая материалы авиаучетов Службы Рыбы и Дичи США в наиболее полном объеме.

В 2020 г. методика авиаучета вдоль субмеридиональных трансект или трансект, перпендикулярных морской береговой линии, имела незначительные отличия от исторической, описанной подробно (Поярков и др., 2000). Координаты трансект были получены от сотрудников Службы Рыбы и Дичи перед началом учета. Сроки проведения авиаучетов в значительной степени совпадали (табл. 1) и были оптимальными для подсчета размножающихся и неразмножающихся птиц.

Существенным отличием учета 2021 г. явилось использование фотографирования птиц вместо записи на диктофон, фотографирование велось с обоих бортов (табл. 1). Вид и количество птиц определяли по фотографиям в камеральных условиях. Фотография была привязана как к координате с точностью до 0001 градуса, так и к моменту времени встречи птицы с точностью до 1 с. К данным 2020 г. применен поправочный коэффициент 2, поскольку наш учет велся только с одного борта, а в историческом учете — с двух бортов. Для обработки данных учета 2021 г. по канадскому журавлю провели расчет ширины учетной полосы. Для этого из всего массива фотографий канадских журавлей выбрали 55 фотографий (выбор проводили при помощи генератора случайных чисел). Мы измеряли расстояние от фотоаппарата (координата, записанная фотоаппаратом) до самой удаленной из птиц в стае или паре, положение птиц определяли по конфигурации озер или проток на снимке ESRI Satellite. Птицы над

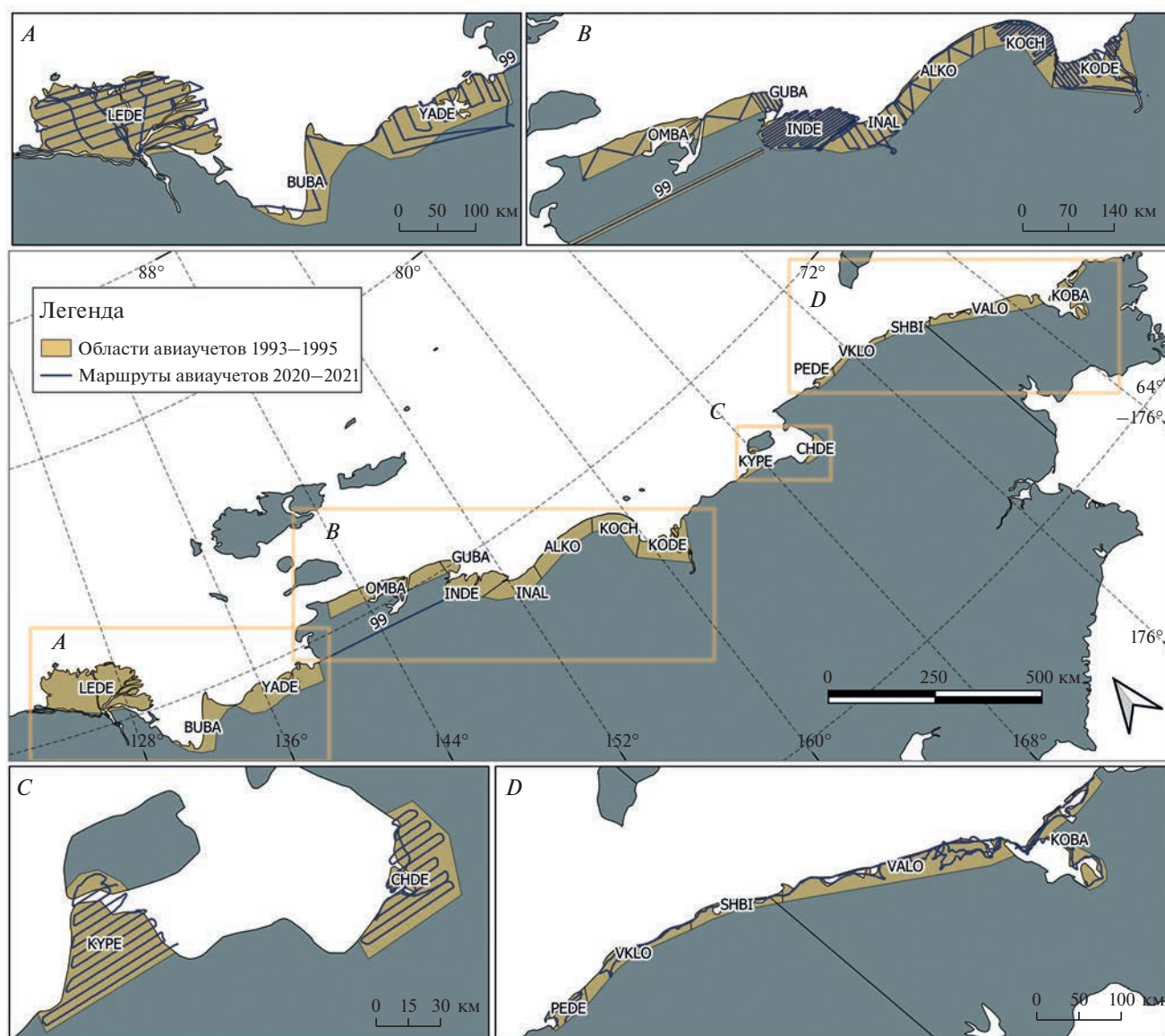


Рис. 1. Карта авиаучетных работ в тундровой зоне Восточной Азии в ходе исторического (1993–1995 гг., обозначен областями) и современного (2020–2021 гг., обозначен линиями трансект) учетов. Коды областей учета см. табл. 2. А–D – врезки с увеличенными областями учета, кодировка врезок совпадает с кодировкой областей на общей карте (центральный рисунок).

открытой водой или над сухой тундрой без озер были проигнорированы, поэтому из 55 фотографий измерения оказались возможными только в 26 случаях. Ширина учетной полосы для канадского журавля в 2021 г. составила 284 ± 48 м. Учетная полоса для стерха принята равной учетной полосе для тундрового лебедя 372 ± 53 м (принята за 400 м с учетом ошибки среднего (Соловьёва и др., 2023)), поскольку оба вида крупные и светлые, т.е. могут быть равновероятно замечены с самолета. Для анализа изменения обилия журавлей между 1993–1995 и 2020–2021 гг. использована линейная плотность в размерности особей/км.

В данных 1993–1995 гг. области учета имели однобуквенное обозначение (буквы английского алфавита), причем нумерация не была сквозной, например область А в 1993 г. – Ванкаремская низменность, а в 1994 г. этой же буквой обозначена область в дельте р. Колыма. Помимо областей учета на картах 1993–1995 гг. обозначены учетные маршруты, не входящие в выделенные области. Такие маршруты (обозначены цифрами, например, от 1 до 39 в 1994 г.) использовались при перелете из области в область или, если рельеф местности не позволял заложить настоящую сеть субмеридианальных трансект. Для унификации

Таблица 1. Методы авиаучета, использованные в 1993–1995 гг. (по: Поярков и др., 2000) и в 2020–2021 гг.

Параметр	1993–1995	2020–2021
Модель самолета	Beaver-754	Стерх-1С
Высота полета, м	40–60	38
Крейсерская скорость полета, км/ч	130–170	80–100
Число наблюдателей	2.5 ¹	1
Наблюдения с бортов	2 наблюдателя	2020 – 1 наблюдатель, 2021 – 2 наблюдателя
Фотофиксация птиц	Нет	2020 – нет, 2021 – да
Период учета ²	22 июня–5 июля	14 июня–13 июля

¹ Пилот-биолог частично участвовал в наблюдениях в процессе пилотирования самолета.

² Самая ранняя дата–самая поздняя дата (без учета года).

обозначений мы ввели кодировку всех областей учета 4-буквенным кодом (английский алфавит), соответствие наших и исторических областей учета приведено в табл. 2. Области исторического и нашего учета принимали за одинаковые, если они перекрывались на 90%. Птиц, учтенных вне перекрывающихся областей, игнорировали. Расчет перекрывания областей и обработка данных произведены в программе QantumGIS 3.16.5. Данные для ГИС представлены в формате шейп-файлов в конической системе координат Asia_North_Albers_Equal_Area_Conic. Система включала следующие слои: векторный слой карты мира, маршруты авиаучетов 2020 и 2021 гг. и полигоны учетов 1993–1995 гг. Эта же система позволяла подсчитать дистанции учета. Оценка численности для каждой области рассчитана для площади экстраполяции, приведенной в историческом учете (Поярков и др., 2000). Исключение сделано для области 99, в которой, как в 1994 и 1995 гг., так и в 2020 г. учет проведен вдоль одной субширотной трансекты, при этом данные экстраполированы на огромную площадь в 22 140 км². Мы сочли такую экстраполяцию неправомерной и пересчитали размер этой области из расчета длины единственной трансекты и ширины полосы экстраполяции в 5 км (табл. 2).

Сопоставление результатов наземных учетов с данными авиаучета канадского журавля проведено в Чаунской низменности (на о-ве Айопечан) в конце июня–начале июля 2021 г. Учет журавлей в полосе 1600 м проводили на пеших маршрутах общей длиной 29.3 км, птиц обнаруживали при помощи 8-кратного бинокля. Учет гнезд канадского журавля проводили на 9 модельных площадках, размером 1 км² каждая. Однако для расчета общей численности канадского журавля использованы опубликованные соотношения наземной и авиаучетной численностей (коэффициент пропуска) птиц этого вида при авиаучетах: 10.5 для птиц в кустарниковых тундрах и 3.7 для птиц в открытой тундре (Conant et al., 1981). Все участки нашего учета отнесены к кустарниковой (К, табл. 2)

или открытой (О) тундре в зависимости от преобладающего типа местообитаний.

Для иллюстрации распределения журавлей были построены карты плотностей, т.н. теплокарты. Ячейкой для теплокарт являлся выдел размером в 2 градуса по широте и по долготе. Для построения теплокарт были использованы все встречи журавлей обоих видов в 2020–2021 гг., в том числе и не попадающие в области, в которых проводится сравнение исторических и наших данных о численности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Канадский журавль

Сравнение данных исторического и нашего авиаучетов показало смещение летнего ареала канадского журавля на запад вдоль побережья Северного Ледовитого океана (рис. 2). Это смещение выражается не только в росте линейной плотности в западных областях (все области от побережья губы Буор-Хая до междуречья рек Алазея и Коньковая), но и в значительном снижении этой плотности в восточных областях ареала, т.е. повсеместно на Чукотке: от п-ова Кыттык до Колычинской губы (за исключением дельты р. Пегтымель). В ходе нашего авиаучета одна птица была отмечена в дельте р. Лена (рис. 3). Очаг максимальной плотности канадского журавля в 2020–2021 гг. был расположен в дельте р. Колыма (рис. 3).

Сравнение данных авиаучета с наземными учетами показала значительный недоучет канадских журавлей с самолета (плотность с самолета в Чаунской низменности в 2021 г. – 0.436 особей/км²). При этом на учетных площадках плотность гнездования канадского журавля в Чаунской низменности в 2021 г. была 1.0 ± 0.4 гнезда/км², что дает 2 особи/км². С учетом неразмножающихся журавлей плотность летом была 5.6 особей/км², это означает, что реальная плотность в 12.8 раз выше таковой, полученной в ходе авиаучетов в Чаунской низменности. Полученный нами коэффи-

Таблица 2. Области авиаучетов с запада на восток и суммарная длина учета в каждой области (км) в исторический период и наши данные

Код области	Название области	Код области 1993–1995	Тип тундры	Длина учета 1993–1995	Длина учета 2020–2021
LEDE	Дельта Лены	I_94	О	1165	2229.9
BUBA	Губа Буор-Хая	H2_94	К	217.5	308.6
YADE	Дельта Яны	H1_94	К	372.5	1036.7
OMBA	Омуляхская губа	F2_94	О	357.5	370.9
99	Яно-Индигирская низменность, внутренняя	99	К	260	307
GUBA	Гусиная губа	F1_94 + F3_95	О	255	232.3
INDE	Дельта Индигирки	E_94	К	1245	2098.9 ¹
INAL	Индигирка–Алазея	D_94	К	175	750.0
ALKO	Алазея–Коньковая	C_94	К	412.5	517.4
KOCH	Чукочья–Колыма	G_93+B_94	К	813	783.1
KODE	Дельта Колымы	(30–35) + F(1–8) + F(30–31)_93 + A_94	К	1435.6	1558.3 ¹
KYPE	П-ов Кыттык	E_93 + 24	О	251.7	519.2
CHDE	Чаунская низменность	D_93	К	267.8	457.3
PEDE	Дельта Пегтымеля	C + (16–18)_93	О	156.3	153.1
VKLO	Валькарайская низменность	(11–15)_93	О	187	269.3
SHBI	Биллингс-Мыс Шмидта	B_93	О	115	286.8
VALO	Ванкаремская низменность	A_93	О	307.5	960.0
KOVA	Колочинская губа	(1–10) 93	О	330.4	558.6

¹ Учет был проведен дважды в 2020 и 2021 гг. по разным маршрутам, дистанции учетов 2020 и 2021 гг. суммированы.

коэффициент пропуска канадского журавля при авиаучете 12.8 близок к 10.5 — аналогичному коэффициенту, полученному на Аляске в 1961–1962 гг. для кустарниковых тундр (Conant et al., 1981).

Общая численность канадского журавля выросла в 1.22 раза за период между авиаучетами, проведенными в периоды 1994–1995 гг. и 2020–2021 гг., с 7007 до 8533 особей. Т.е. журавли этого вида фактически сместились с востока на запад, практически не увеличив свою численность в прибрежных тундрах.

Стерх

В отличие от канадского журавля, плотность населения стерха увеличилась значительно, в 5.31 раза, за период между учетами (табл. 3, принимая во внимание наш перерасчет размера области 99). Максимальный рост плотности отмечен во внутренней части Яно-Индигирской низменности (в 9 раз, плотность составила 0.26 особей/км²) и в междуречье рек Алазея и Индигирка (в 7 раз, плотность 0.2 особей/км²; рис. 3). Нами учтены (сфотографированы или отмечены визуально на трансектах) 377 стерхов, тогда как в

1993–1995 гг. вся популяция была оценена в 393 особи, учтено 87 птиц.

При этом ареал летнего пребывания, возможно, несколько сократился в тундровой зоне, точнее, сконцентрировался в Яно-Колымской низменности (рис. 2, 3). В 1993–1995 гг. стерхи были отмечены западнее (на побережье губы Буор-Хая, т.е. к западу от р. Яна) и восточнее (вплоть до дельты Колымы) современного ареала. В 2020–2021 гг. все стерхи встречены в интервале долгот от 135° до 159.2° в.д. По нашим данным численность в пределах областей учета составила 2086 птиц, при этом коэффициент пропуска стерха при авиаучете мы не использовали (табл. 3).

Авиаучет с фотографированием всех птиц не позволяет достоверно оценить долю размножающихся пар в популяции, возможна только оценка состава популяции (табл. 4). В июне 2021 г. из 23 регистраций пар или одиночных стерхов две птицы сфотографированы на гнезде, еще для четырех наличие гнезда высоко вероятно (поведение птицы на серии фотоснимков и биотоп позволяют предполагать наличие гнезда). Первые пары с птенцами отмечены 8.07.2020 г. и 12.07.2021 г. Начиная с 12 июля 2021 г., 10 из 30 взрослых стерхов были с птенцами (как пары, так и одиночные

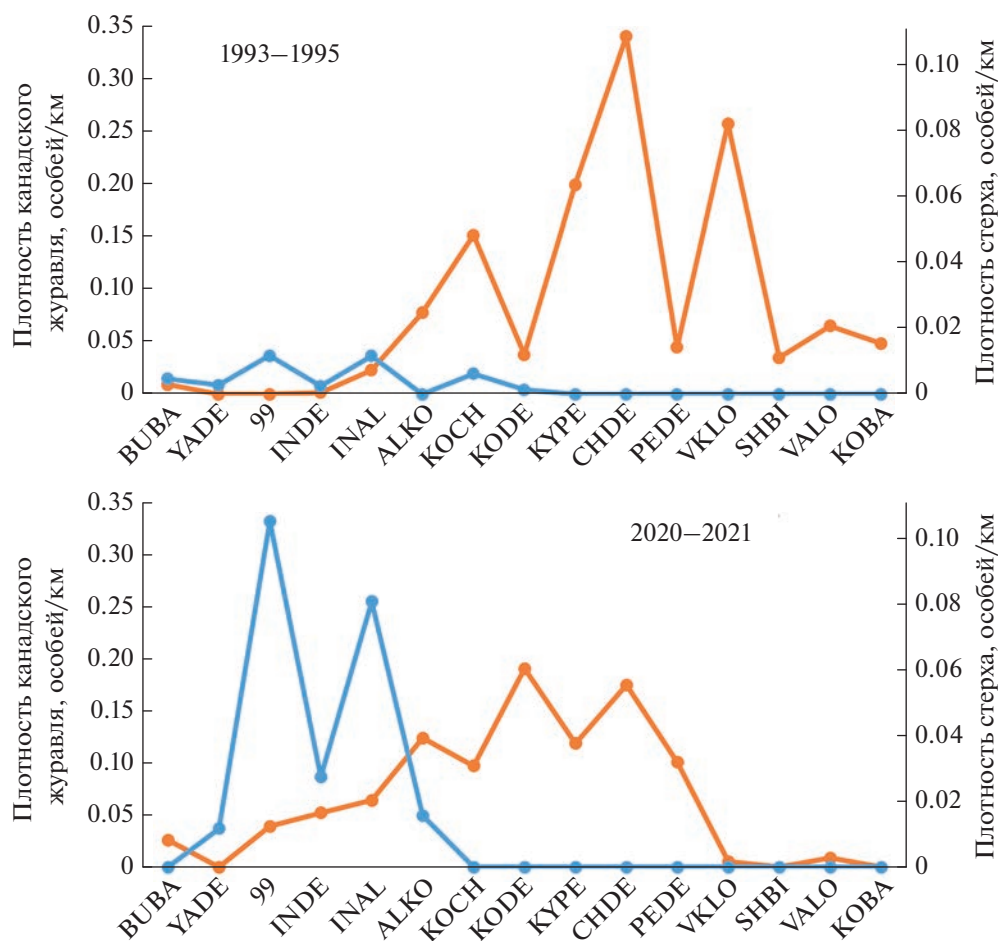


Рис. 2. Линейная плотность стерха (синим) и канадского журавля (красным) в полосе 400 м в разные периоды по областям учета. Области, в которых журавли обоих видов отсутствуют, исключены из графика, см. табл. 3.

птицы с птенцом, видимо второй член пары не попал “в объектив”), еще для одной пары наличие птенца можно предполагать по их поведению на серии фотографий. Таким образом, в 2021 г., доля птиц с птенцами составила 40% (с учетом предполагаемой пары с птенцом) от числа всех учтенных взрослых птиц. Доля молодняка (в пуховом наряде 12–13 июля, возрастом не более 1 недели) в популяции составила 16.6%. Четкое следование трансектам без отклонения от маршрута для детального фотографирования стерхов не позволило оценить долю птиц на гнезде или с птенцами в 2020 г. (сфотографировано только 1 гнездо и 3 птенца, табл. 4). Достоверно установлено, что 10 стерхов, встреченных 17–20 июня 2020 г., имели линьку полетного оперения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Канадский журавль

Мировая популяция канадских журавлей насчитывает 827000 птиц, малый канадский жу-

равль (*G. c. canadensis*) принадлежит к средне-континентальной североамериканской зимующей популяции (Mid-continent Population), численность которой оценивается в 660000 особей (Krapu et al., 2019). Данные прослеживания миграций показывают, что 20% средне-континентальных малых канадских журавлей пересекает Берингов пролив и летует в Евразии (Krapu et al., 2011). Численность малого канадского журавля азиатской популяции оценивают в 140000 особей (Krapu et al., 2021, unpublished report). Использование отдельных корректирующих коэффициентов для кустарниковой (10.5; Conant et al., 1981) и открытой (3.7) тундр дают оценку численности в 41930 особей в районах авиаучета. И это без учета птиц, гнездящихся в тундрах вне пределов нашего учета, в северо-таежной и лесотундровой зонах, в юго-восточной части ареала на Чукотке и вплоть до Магаданской обл. (Томкович и др., 2012; Андреев, 2019; Керемясов, 2019).

С 1960-х годов в центральных штатах Северной Америки канадский журавль является охот-

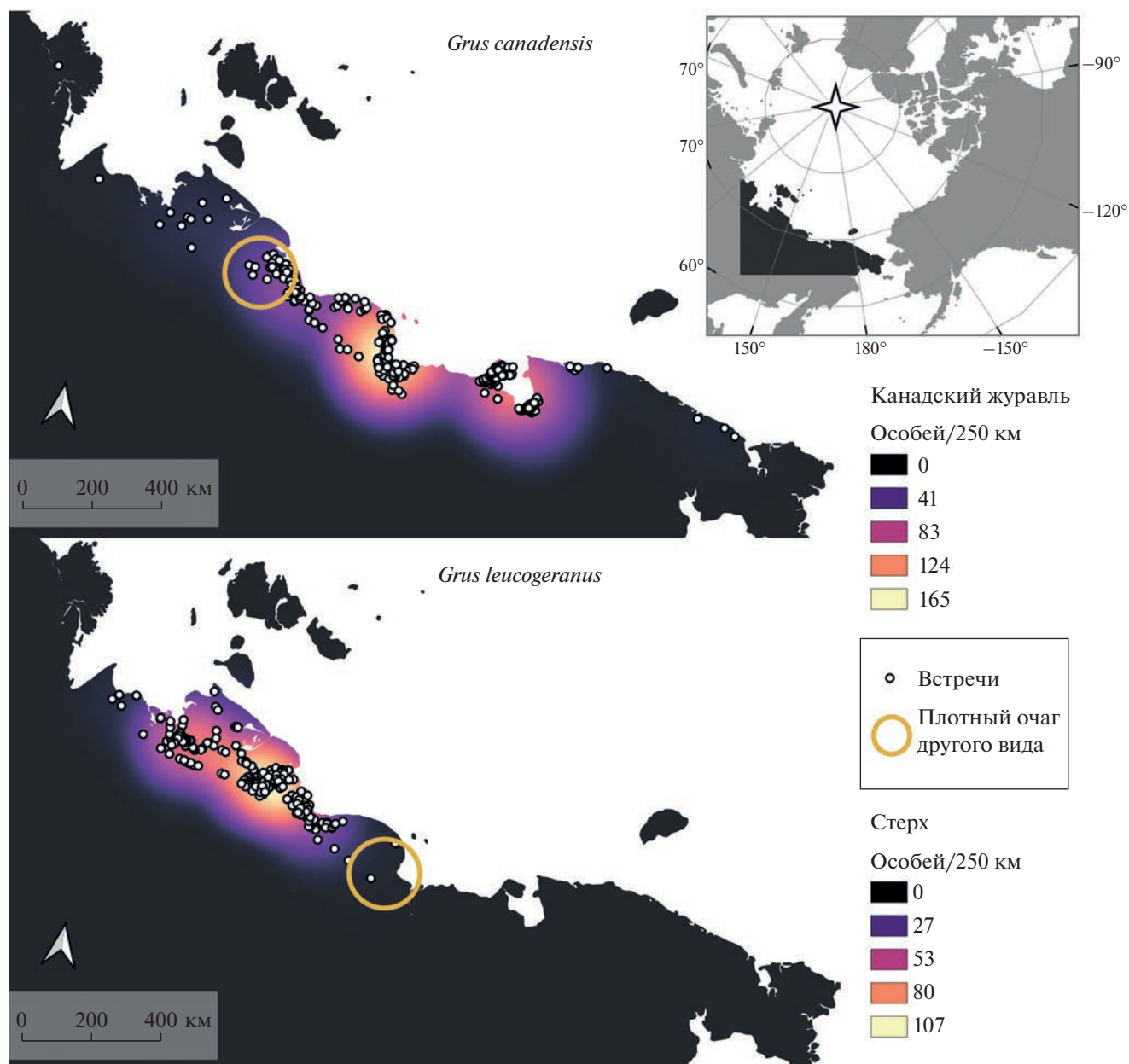


Рис. 3. Тепловая карта распределения двух видов журавлей по данным авиаучета 2020–2021 гг.

ничийм видом (Pearse et al., 2020). Для искусственного регулирования численности с целью поддержки фермерских хозяйств, которым журавли приносят серьезный вред, уничтожая посевы сельскохозяйственных культур, производится регуляторный отстрел (Barzen et al., 2018). Несмотря на это, средне-континентальная популяция журавлей растет ежегодно на 0.9% (Pearse et al., 2020). Сравнение данных авиаучетов показало, что годовой прирост численности журавлей азиатской популяции (за 28 лет) составляет 0.77%, что соответствует общей скорости роста средне-континентальной популяции.

Достоверно не известно, когда именно канадский журавль колонизовал Азию. Активная экспансия на запад отмечена со второй половины XX века (Портенко, 1972; Кишинский и др., 1983; Кишинский, 1988). В XXI веке залеты все чаще фиксируют к западу от современной границы ареала (Поздняков, 2015, 2021; Баженова, 2015; Пирогов, 2016; Головнюк, 2018). Наше исследование демонстрирует динамику экспансии — за 28 лет ядро ареала сместилось к западу на 400 км (рис. 3). В 1993–1995 гг. пик плотности журавля наблюдали в Чаунской низменности (CHDE), сейчас плотность населения птиц на данной территории

Таблица 3. Оценки численности канадского журавля и стерха (особей; среднее между годами учета) в областях учета вдоль побережья Якутии и Чукотки по данным авиаучетов в 1993–1995 и 2020–2021 гг. (без использования коэффициента пропуска журавлей при авиаучете)

Код области	Площадь экстраполяции, км ²	Канадский журавль		Стерх	
		1993–1995	2020–2021	1993–1995	2020–2021
LEDE	22263	0	0	0	0
BUBA	6056	139.2	392.4	69.6	0
YADE	6623	0	0	44.4	191.7
OMBA	10826	0	0	0	0
99	22140	0	150.0	37.5	400.0
GUBA	1055	0	90.8	0	0
INDE	6299	25.3	817.8	37.9	427.7
INAL	4077	233.0	652.3	116.5	815.4
ALKO	6509	1262.4	2012.9	0	251.6
KOCH	4741	1793.2	1150.2	72.9	0
KODE	4051	380.9	1926.3	14.1	0
KYPE	1807	897.4	536.0	0	0
CHDE	1290	1095.9	562.8	0	0
PEDE	555	62.1	139.5	0	0
VKLO	375	240.6	4.9	0	0
SHBI	879	76.4	0	0	0
VALO	4433	720.8	97.0	0	0
KOBA	660	79.9	0	0	0
Сумма	104639	7007	8533	393	2086

Таблица 4. Состав популяции стерха по данным анализа фотографий авиаучетов 2020–2021 гг.

Год	Птиц в парах	Одиночных птиц	Птиц в стаях из 3–4 особей	Птенцов, особей	Гнезд
2020	108/46.2	92/39.3	34/14.6	3	1
2021	36/46.8	28/36.4	13/16.9	6	2

снизилась в 7.5 раза (рис. 3). Однако плотность гнездования за последние 11 лет остается высокой 0.22–1.44 гнезда/км² и стабильной (тренд отсутствует, $p = 0.26$, наши данные). Критическое снижение численности наблюдается на востоке ареала на Чукотке в областях SHBI, VALO, KOBA. В западной части ареала от Яно-Индибирской до Алазея-Колымской низменности (ALKO, INAL, INDE, GUBA, 99) плотность увеличилась, а современное ядро ареала (очаг максимальной плотности) располагается теперь в дельте р. Колыма (KODE), где плотность выросла в 5 раз (рис. 3). Канадский журавль является одним из раннегнездящихся видов (Solovyeva et al., 2022), ему необходимо около 30 дней на инкубацию и 50 дней для того, чтобы птенцы встали на крыло. Скорее всего, смещение ареала стало возможным с удлинением вегетационного периода в арктической зоне (Титкова, Виноградова, 2019), что позволило

этим журавлям удлинять (по времени и расстоянию) весеннюю и осеннюю миграцию и, таким образом, продвигаться на запад и занимать новые территории.

Стерх

Анализ литературных данных за последние 65 лет показывает весьма противоречивую оценку численности вида в гнездовом ареале (рис. 4). Причина расхождений в определении численности стерха, скорее всего, обусловлена с одной стороны, погрешностями методического характера, с другой — флуктуациями численности и локальной плотности (табл. 5). Оптимальные местообитания распределены в пространстве неравномерно: в прииндигирской тундре плотность населения наиболее высока (5.4 пар/100 км²) на водораздельном участке площадью 476 км², для которого

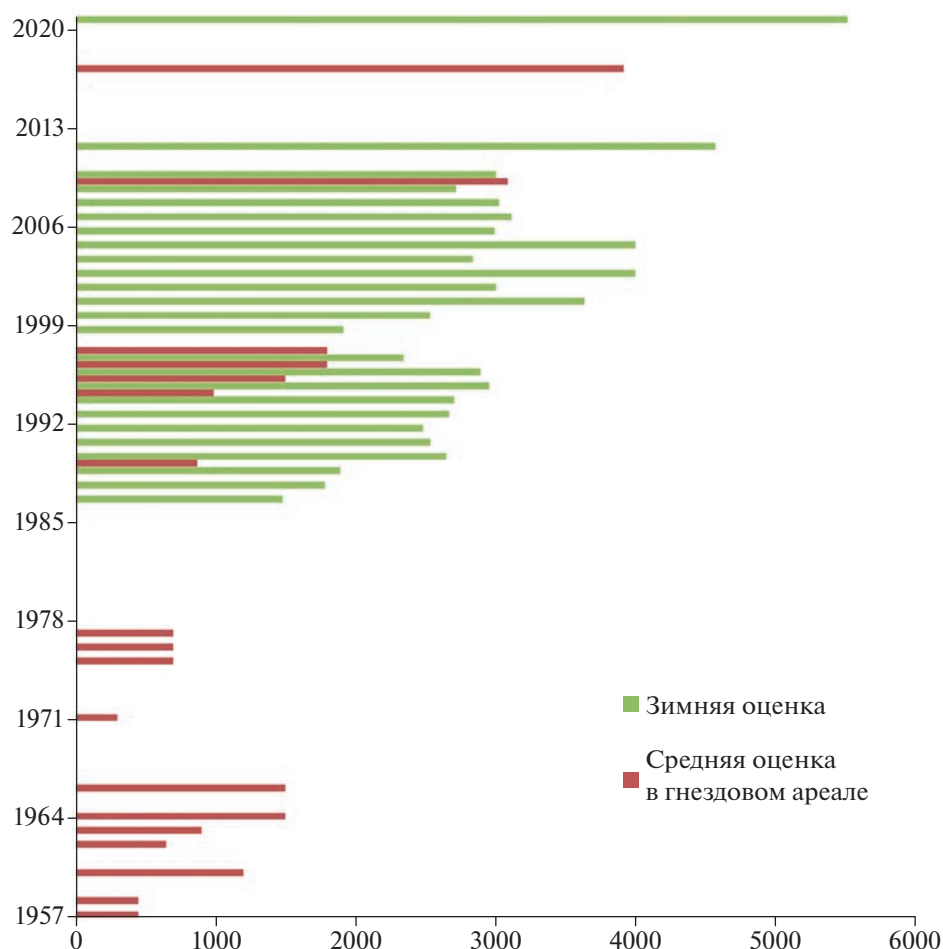


Рис. 4. Динамика мировой популяции стерха по оценкам на зимовках в Китае (по: Liu, Zhao, 1998; Li, Chun-Rong, 2005; Wang, Yang, 2005; Collar et al., 2001; Ji et al., 2009; по: письменное сообщение Дж. Арчибальда) и в пределах гнездового ареала в России (по: Воробьев, 1963; Успенский и др., 1962; Перфильев, 1965; Егоров, 1965, 1971; Флинт, Кишинский, 1975; Перфильев, Поляков, 1979; Вшивцев и др., 1979; Флинт, Сорокин, 1982; Дегтярев, Лабутин, 1991, 1999; Germogenov, 1998; Поярков и др., 2000; Владимирцева, 2019).

характерно большое количеством крупных озер. Там, где озер нет или их мало, вид практически не гнездится. Птицы предпочитают местообитания, расположенные на высоте 14–19 м над ур. м. На территориях, находящихся ниже отметки 10 м над ур. м., вследствие их постоянного подтапливания весенним половодьем, птицы не селятся (Гермогенов и др., 2009). Тем не менее численность мировой популяции растет, благодаря усилению мер охраны птиц и среды обитания, как в гнездовом ареале, так и на местах зимовки, и снижению фактора беспокойства, а также, вероятно, за счет благоприятных тенденций изменения климата (Титкова, Виноградова, 2019).

Динамику численности популяции на гнездовье можно проследить по результатам пяти наиболее крупномасштабных учетов, более или менее равномерно охвативших область регулярного обитания (Дегтярев, Лабутин, 1991, 1999; Пояр-

ков и др., 2000, наши данные, рис. 4). Относительно тренда численности стерха в гнездовом ареале разночтений практически не возникает — все вышеуказанные авторы отмечают тенденцию к росту популяции. В настоящем исследовании в областях авиаучета численность стерха увеличилась в 5.3 раза от 393 особей в 1995 г. до 2086 птиц в 2020–2021 гг. Общая численность стерха на зимовках в Китае во второй половине 80-х годов насчитывала первые тысячи особей: от 1482 в 1985/1986 гг. Среднее (максимально учтенное за зиму) число птиц в 1998–2009 гг. составляло 3091 особь, с пиковой численностью 4004 особи в 2002 г. (Li et al., 2012). По сообщению Д. Арчибальда, число стерхов в середине декабря 2011 г. на зимовках достигло 4000 особей, к концу января 2012 г. — 4500 птиц. Максимальная численность 7.11.2020 г. в Китае составила 5521 особь (Цзян и др., 2021).

Таблица 5. Плотность летнего населения стерха (особей/км²) в гнездовом ареале по авиаучетным данным различных исследователей (1963–1989 гг.)

Район	Год	Плотность населения	Площадь экстраполяции, км ²	Источник
Яно-Индигирское междуречье	1963	0.45	400	Егоров, 1965
Яно-Индигирское междуречье	1964	0.047	—	Егоров, 1965
Чондон-Хромское междуречье	1980	0.0054	29 160	Лабутин и др., 1982
“Хромский” очаг	1987	0.018	630	Дегтярев, Лабутин, 1991
“Хромский” очаг	1989	0.0279	—	Дегтярев, Лабутин, 1991
“Индигирский” очаг	1985	0.025	9700	Дегтярев, Лабутин, 1991
“Индигирский” очаг	1987	0.017	7900	Дегтярев, Лабутин, 1991
“Индигирский” очаг	1989	0.0263	9250	Дегтярев, Лабутин, 1991
Хромо-Индигирское междуречье	1975	0.0071	1680	Перфильев, Поляков, 1979
Хромо-Индигирское междуречье	1977	0.0076	7080	Перфильев, Поляков, 1979
Хромо-Индигирское междуречье	1980	0.0076–0.0081	36 400	Лабутин и др., 1982
Междуречье рек Хрома и Сундрун	1971	0.0048	—	Флинт, Кищинский, 1975
Колымо-Индигирское междуречье	1966	0.050	—	Егоров, 1965
Колымо-Индигирское междуречье	1977	0.0058	3240	Перфильев, Поляков, 1979
“Алазейский” очаг	1984	0.026	1950	Дегтярев, Лабутин, 1991
“Алазейский” очаг	1985	0.038	2700	Дегтярев, Лабутин, 1991
“Алазейский” очаг	1987	0.011	4380	Дегтярев, Лабутин, 1991
“Алазейский” очаг	1989	0.021	1980	Дегтярев, Лабутин, 1991
Междуречье рек Яна и Малая Куропаточья	1978	0.0058	18 645	Вшивцев и др., 1979
Междуречье рек Яна и Большая Чукочья	1980	0.0065	16 390	Лабутин и др., 1982

Таким образом, на местах зимовки наблюдается аналогичное увеличение численности, сопровождаемое отдельными спадами. Эти спады, возможно, обусловлены сезонными особенностями размещения популяции по местам зимовки и методическими погрешностями при проведении учетов.

Историческую оценку плотности населения вида в различных частях гнездового ареала можно проследить по данным аэровизуальных учетов, проведенных в период 1963–1980 гг. (табл. 5). При всей вариабельности этого показателя по годам и районам учетов большинство исследователей отмечают, что ключевое значение для стерха имеют территории, располагающиеся к западу от р. Индигирка (Флинт, Кищинский, 1975; Флинт, Соколин, 1982; Дегтярев, Лабутин, 1991; Поярков и др., 2000). При этом восточный “алазейский” очаг гнездования так же характеризуется высокой плотностью, до 0.59 особей/км² (Владимирцева, Гермогенов, 2018). Ареал вида, вероятно, по-прежнему неоднороден, но сохраняет историческое ядро в Яно-Колымской низменности, где произошла концентрация гнездовой популяции:

птицы исчезли из западного и восточного пределов, сконцентрировавшись в ядре ареала (рис. 3).

В 2020–2021 гг. в летней популяции стерха преобладали птицы в парах, их доля оказалась одинаковой в оба года учета (46.2 и 46.8%, соответственно, табл. 4); доли одиночек и птиц в стаях так же оказались близкими по значениям в оба года. В Хромском очаге гнездования стерха преобладали пары: 77% птиц были в парах, 15% — одиночные птицы и 8% в стаях по 3–5 особей (Vyskatova et al., 2014). Высокую долю одиночных птиц в нашем учете мы можем объяснить только пропуском населяющей птицы при выполнении учета строго по трансектам, когда мы не имели возможности отклониться от курса в соответствии с методом учета, который был ориентирован в первую очередь на гусеобразных птиц.

Учет молодняка (птенцов возрастом до 1 недели) удалось провести только в течение 2 дней в 2021 г., доля птенцов составила 16.6% от общего числа стерхов, учтенных в эти дни. Несомненно, нами были упущены птенцы, вылупившиеся после 12–13 июня, а также затаившиеся маленькие птенцы. По данным с зимовки в Китае, доля стер-

хов с рыжими пятнами на оперении (молодняк первого года жизни, во время второй зимовки птицы становятся полностью белыми) от общего числа особей составляла в разные дни учета в 2020 г. от 17.5 до 20.5. В разные годы этот показатель варьировал от 5.6 в 2012/2013 г. до 10.0% в 2018/2019 г. и до 20.5% в 2020 г. (Shao et al., 2014; Цзян и др., 2021). Наши данные и данные, полученные на местах зимовки, показывают, что репродуктивный потенциал стерха может достигать 20%, высокая продуктивность, вероятно, и определяет наблюдаемый рост численности этого вида.

Область интерградации ареалов обоих видов

Область интерградации летних ареалов стерха и канадского журавля существенно расширилась в 2020–2021 гг. по сравнению с 1993–1995 гг. (рис. 3). При этом в этой зоне перекрытия ареалов в тех областях учета, где плотность канадского журавля увеличилась, — плотность стерха заметно упала (рис. 3). Так, на побережье губы Буор-Хая (область BUBA), на западе Колымской низменности и в собственно дельте р. Колыма (области KOCH и KODE), где по данным нашего авиаучета стерх не зарегистрирован, примечательно, что в последних двух областях сейчас наблюдается пиковая плотность поселения канадского журавля (рис. 3). Можно осторожно предположить, что опасения за судьбу стерха, в связи с экспансией канадского журавля на запад и ростом численности обоих видов, не лишены оснований (Watanabe, 2006). С другой стороны, полевые наблюдения показывают достаточную толерантность стерха к присутствию и даже гнездованию канадского журавля: уровень межвидовой агрессии значительно ниже, чем уровень агрессии стерха к конспецифичным особям (Владимирцева и др., 2011, 2021).

По крайней мере, наши данные показывают некоторое сжатие (концентрацию) ареала стерха в тундровой зоне. На сегодняшний день зоны максимальной плотности этих видов не совпадают (рис. 4), расстояние между их центрами составляет 400 км. Именно на такое расстояние продвинулось ядро ареала канадского журавля за 28 лет между учетами, хотя это может быть случайным совпадением величин. Одновременно отмечаются появление и гнездование канадских журавлей и в северо-таежной части прежнего ареала стерха, где последний более не гнездится (Керемясов, 2019), что позволяет предположить конкуренцию за местообитания между этими видами на всем пространстве гнездового ареала стерха. С другой стороны, канадский журавль осваивает регионы, лежащие далеко к западу от ядра, да и от всего ареала стерха (дельта р. Лена, Таймыр). Возможно, происходит “обтекание” ареала стерха ареалом канадского журавля. Дальнейшие де-

тальные исследования летней экологии обоих видов, особенно в зоне их интерградации, могут прояснить уровень конкуренции и возможность вытеснения одного вида другим.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Масштабный авиаучет в тундре является лучшим способом оценки не только распределения, плотности (и динамики этой плотности в сравнительном аспекте), но и некоторых демографических показателей глобально угрожаемого стерха. Современный авиаучет показал, что его популяция в арктической и субарктической зонах выросла и сконцентрировалась в Яно-Индибирской области. Однако этот авиаучет охватил лишь часть гнездового ареала стерха. Необходимо проведение авиаучетов в зоне симпатричного обитания стерха и канадского журавля, с регулярностью не менее один раз в три года. Для уточнения современной численности обоих видов в зоне симпатричного обитания следует заложить полноценную систему авиаучетных маршрутов в субарктических тундрах Яно-Индибирского междуречья (область 99), а в идеале такой учет должен покрыть весь известный ареал стерха. Для достоверной оценки доли молодняка стерха перед первой миграцией следует провести авиаучет с фотофиксацией в середине августа в ключевых местообитаниях вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим Е. Сыроечковского, В. Данилову, В. Васильева, И. Колесова, Т. Стрюкову, Н. Зимову, А. Зимову, М. Бондаря, Л. Колпащикова, М. Соловьева, А. Поповкину, Л. Мельника, В. Дормидонтова, П. Корякина, Р. Слепцова, С. Кавры, Д. Замятина, К. Павлюкова, персонал станции “Самойловский”, ГПЗ “Усть-Ленский”, Дирекцию биоресурсов и ООПТ Республики Саха-Якутии, ГПЗ “Объединенная дирекция заповедников Таймыра”, Национальный парк “Берингия”, Чукотскую Горно-геологическую Компанию за помощь в организации авиаучетных работ.

Отдельная благодарность Службе рыбы и дичи США, а также лично Стивену Колу, Питеру Пробаско, Тодду Сандерсу, Джулиану Фишеру, Хетер Вилсон и Майку Свайму за предоставление ГИС трансект 1990-х гг. и финансовую помощь в реализации проекта. Искренне признательны обществу сохранения диких животных WSC и лично Анне Клевцовой за обучающий курс “Введение в геоинформационные системы”.

Исследования выполнены при поддержке проектов РФФИ 1805-70117 “Ресурсы Арктики” и 19-44-890003 p_a.

Особую благодарность выражаем двум анонимным рецензентам, чьи комментарии и вопросы помогли существенно улучшить качество рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., 2019. Канадский журавль // Красная книга Магаданской области. Магадан: изд-во "Охотник". С. 109.
- Баженова Д.А., 2015. Первый залет канадского журавля *Grus canadensis* в Юго-Западное Забайкалье // Русский орнитологический журнал. Т. 27. Экспресс-выпуск 1109. С. 613–614.
- Владимирцева М.В., Гермогенов Н.И., 2018. Результаты обследований местообитаний стерха и канадского журавля в долинах рек Алазея и Малая Куропаточья в Северо-восточной Якутии в 2017 г. // Информационный бюллетень рабочей группы по журавлям Евразии. Вып. 14. М. С. 14–15.
- Владимирцева М.В., Бысыкатова И.П., Слепцов С.М., 2011. Социальные взаимоотношения стерха и канадского журавля // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. С. 77–85.
- Владимирцева М.В., Слепцов С.М., Керемясов Н.В., 2021. Территориальные взаимоотношения стерха и канадского журавля в Якутии, Россия // Журавли Евразии (распространение, биология). Вып. 6. М. С. 354–362.
- Владимирцева М.В., 2019. Осенний пролет стерха и гусей на среднем Алдане в Якутии в 2017 г. // ВЕСТНИК Северо-Восточного Федерального Университета. Т. 74. № 6. С. 6–12.
- Воробьев К.А., 1963. Птицы Якутии. М.: Академия наук. 336 с.
- Вишнев В.П., Павлов Б.М., Новиков Б.В., Колпацких Л.А., 1979. Авиаучет стерхов в Якутии // Миграция и экология птиц в Сибири. Тезисы докл. Орнитол. конф. Якутск. С. 69–71.
- Гермогенов Н.И., Дегтярев А.Г., Лабутин Ю.В., Пшенников А.Е., Соломонов Н.Г., 2002. Стратегия сохранения стерха в Якутии. Якутск: ЯФ Изд-ва СО РАН. 24 с.
- Гермогенов Н.И., Пшенников А.Е., Канаи Ю., 2009. О территориальном консерватизме стерха (*Grus leucogeranus*) // Зоологический журнал. Т. 88. Вып. 7. С. 860–870.
- Гермогенов Н.И., Ларионов А.Г., Владимирцева М.В., Бысыкатова И.П., Керемясов Н.В., 2018. Об антропогенной толерантности стерха *Grus leucogeranus* // Процессы урбанизации и синантропизации птиц: Материалы Международной орнитологической конференции. Пос. Якорная Щель (Сочи). С. 57–61.
- Головнюк В.В., 2018. Первая встреча канадского журавля *Grus canadensis* на юго-восточном Таймыре // Русский орнитологический журнал. Т. 27. Экспресс-выпуск 1604. С. 2104–2105.
- Дегтярев А.Г., Лабутин Ю.В., 1991. Стерх *Grus leucogeranus* (Gruiformes, Gruidae) в Якутии: ареал, миграции, численность // Зоологический журнал. Т. 70. № 1. С. 63–75.
- Дегтярев А.Г., Лабутин Ю.В., 1999. О воспроизводстве белого журавля, *Grus leucogeranus* (Gruiformes, Gruidae), в Якутии // Зоологический журнал. Т. 78. № 10. С. 1210–1217.
- Дегтярев А.Г., 2009. Динамика ареала и численности канадского журавля в Якутии // Информационный бюллетень рабочей группы по журавлям Евразии. М. Вып. 12. С. 138.
- Егоров О.В., 1965. Состояние численности водоплавающих и некоторых других птиц в дельте Лены и Яно-Индигирской тундре по материалам авиаучета // Природа Якутии и ее охрана. Материалы III Респ. совещ. 1965. С. 124–127.
- Егоров О.В., 1971. Новые данные о распространении и численности стерха в Якутии // Охрана природы в Якутии. Иркутск. С. 224–226.
- Керемясов Н.В., 2017. Стерх *Grus leucogeranus* в северотаежном редколесье Алазейской низменности // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Экспресс-выпуск 1445. С. 1991–1997.
- Керемясов Н.В., 2019. Стерх и канадский журавль в таежной зоне среднего течения реки Алазеи // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Экспресс-выпуск 1856. С. 5607–5623.
- Кищинский А.А., 1988. Орнитофауна Северо-Востока Азии: история и современное состояние. М.: Наука. 288 с.
- Кищинский А.А., Флинт В.Е., Томкович П.С., Сорокин А.Г., Кузнецов Г.А., 1982. Распространение и биология канадского журавля в СССР // Журавли Восточной Азии. Владивосток. С. 70–75.
- Кищинский А.А., Томкович П.С., Флинт В.Е., 1983. Птицы бассейна Канчалана (Чукотский национальный округ) // Распространение и систематика птиц. М.: Наука. С. 3–76.
- Лабутин Ю.В., Дегтярев А.Г., Ларионов Г.П., 1982. Распространение и численность журавлей в северо-восточной Якутии // Журавли Восточной Азии. Владивосток. С. 66–69.
- Лабутин Ю.В., Дегтярев А.Г., 1988. Современное состояние численности редких птиц на севере Якутии (по данным аэровизуальных наблюдений) // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. С. 137–142.
- Перфильев В.И., 1965. Стерх и его охрана в Якутии // Природа Якутии и ее охрана. Якутск. С. 99–112.
- Перфильев В.И., 1976. Новые данные по распространению птиц северо-восточной Якутии // Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. Якутск. С. 50–61.
- Перфильев В.И., Поляков А.В., 1979. О современном распространении и состоянии численности стерха в Якутии // Охрана и рациональное использование животного мира и природной среды Якутии. Якутск. С. 45–51.
- Пирогов Н.Г., 2016. Встреча канадского журавля (*Grus canadensis*) на Сахалине // Вестник сахалинского музея. № 1(23). С. 269–271.
- Поздняков В.И., 2015. Залеты канадского журавля в дельту Лены и на Новосибирские острова // Журавли Евразии. Вып. 5. С. 148–152.
- Поздняков В.И., 2021. Залёты канадского журавля *Antigone canadensis* и стерха *Leucogeranus leucogeranus* в дельту Лены и на Новосибирские острова // Русский орнитологический журнал. Т. 30. № 2085. С. 2995–2999.
- Портенко Л.А., 1972. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Л.: Наука. Ч. 1. 424 с.

- Поярков Н.Д., Ходжес Дж., Элдридж В., 2000. Атлас распределения птиц в приморских тундрах северо-востока Азии (по материалам авиаучетов 1993–1995 годов). М.: Издательство Центра охраны дикой природы. 86 с.
- Соловьёва Д.В., Барыкина Д.А., Киртаев Г.В., Данилова В.В., Розенфельд С.Б., 2023. Тундровый лебедь *Cygnus columbianus* (Anatidae) в восточном секторе азиатской Арктики: тренды численности и области распространения разных пролетных популяций // Зоологический журнал. Т. 102. № 1. С. 46–58.
- Титкова Т.Б., Виноградова В.В., 2019. Изменения климата в переходных природных зонах севера России и их проявления в спектральных характеристиках ландшафтов // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Т. 16. № 5. С. 310–323.
- Томкович П.С., Голубь А.П., Локтионов Е.Ю., Якушев Н.Н., 2012. Отчет по условиям размножения. Окрестности пос. Мейныпилыгyno, Корякское нагорье, Чукотка, Россия, 2012. “ПТИЦЫ АРКТИКИ”: программа сбора данных об условиях размножения арктических птиц. (On-line база данных). Ред. М.Ю. Соловьев, П.С. Томкович. <http://www.arctic-birds.net/info12/ru15ru32112.html>. Дата обновления 15.11.2014. Дата доступа 1 ноября 2019.
- Успенский С.М., Бёме Р.Л., Приклонский С.Г., Вехов В.Н., 1962. Птицы северо-востока Якутии // Орнитология. Вып. 5. С. 49–68.
- Флинт В.Е., Кищинский А.А., 1975. Стерх (*Grus leucogeranus* Pallas, 1773) в Якутии // Зоологический журнал. Т. 54. № 3. С. 1197–1212.
- Флинт В.Е., Сорокин А.Г., 1982. К биологии стерха *Grus leucogeranus* в Якутии // Русский орнитологический журнал. Т. 21. Вып. 725. С. 249–258.
- Флинт В.Е., 1987. Стерх, *Grus leucogeranus* // Птицы СССР. Куроподобразные, журавлеобразные. Л.: Наука, Ленингр. отделение. 313 с.
- Цзян Х., Лиу В., Ван Ю., 2021. Новые данные по численности и распределению стерха на миграционных остановках // Журавли Евразии (распространение, биология). Вып. 6. С. 320–334.
- Яхонтов В.Д., 1976. Стерх в Колымо-Индигоирском крае // Труды Окского государственного заповедника. С. 95–96.
- Barzen J.A., Gossens A.P., Lacy A.E., 2018. Sandhill Crane foraging behavior and damage estimates in cornfields during spring // Proceedings of the North American Crane workshop. V. 14. P. 67–80.
- BirdLife International, 2018. *Leucogeranus leucogeranus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22692053A134180990. Accessed on 06 December 2022. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22692053A134180990.en>
- Boise C.M., 1976. Breeding biology of the Lesser Sandhill Crane *Grus canadensis canadensis* (L.) on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska // M.S. thesis. University of Alaska. Fairbanks. 78 p.
- Bysykatova I.P., Krapu G.L., Germogenov N.I., Buhl D.A., 2014. Distribution, densities, and ecology of Siberian Cranes in the Khroma river region of Northern Yakutia in Northeastern Russia // Proc. North Am. Crane Workshop. V. 12. P. 51–56.
- Collar N.J., Vandreev A.V., Chan S., Crosby M.J., Subramanya S., Tobias J.A., 2001. Threatened Birds of Asia: the Birdlife International Red Data Book. V. 2. UK: Birdlife International. P. 1090–1117.
- Conant B., King J.G., Hansen H.A., 1981. Sandhill Crane aerial surveys in Alaska and the Yukon Territory, 1957 – 1980. US Fish & Wildlife Service: Unpublished report. 7 pp. Accessed on 29 October 2022 at <https://www.arlis.org/docs/vol1/J/41804965.pdf>
- Germogenov N.I., 1998. Siberian White Crane on Protected Territories of Yakutia (Russian Northeast) // USDA Forest Service Proceeding RMRS-P-4. P. 55–59.
- Germogenov N., Pshennikov A., Vladimirtseva M., 2003. Present distribution and state of crane populations of Yakutia North-East // Vth European Crane Conference. Preface Program Abstracts (Sweden, 2003). Stockholm. P. 22–23.
- Hodges J.I., Eldridge W.D., 2001. Aerial surveys of eiders and other waterbirds on the eastern Arctic coast of Russia // Wildfowl. V. 52. P. 127–42.
- Krapu G.L., Brandt D.A., Jones K.L., Johnson D.H., 2011. Geographic distribution of the mid-continent population of sandhill cranes and related management implications // Wildlife Monographs. V. 38. P. 175.
- Krapu G.L., Ivey G.L., Barzen J.A., 2019. Sandhill Crane (*Grus canadensis*) // IUCN SSC Crane Specialist Group – Crane Conservation Strategy. P. 426–450.
- Li D.W., Chun-Rong Y., 2005. Crane information from Huanghe Delta N.R. in autumn of 2004 // China Crane News. Felburn. V. 9. № 1. P. 11–13.
- Li F., Wu J., Harris J., Burnham J., 2012. Number and distribution of cranes wintering at Poyang Lake, China during 2011–2012 // Chinese Birds. V. 3. № 3. P. 180–190.
- Liu Z., Zhao J., 1998. The cranes and their status at the Poyang Lake and the protection // China Crane News. V. 2. № 1. P. 2.
- Liu Y., Jia D., 2000. Report on the distribution of Siberian Cranes at Poyang Lake in November, 1999 // China Crane News. V. 4. № 2. Felburn. P. 4–5.
- Pearse A.T., Sargeant G.A., Krapu G.L., Brandt D.A., 2020. Population and Harvest Dynamics of Midcontinent Sandhill Cranes // The Journal of Wildlife Management. P. 1–9.
- Shao M.Q., Guo H., Jiang J.H., 2014. Population sizes and group characteristics of Siberian Crane (*Leucogeranus leucogeranus*) and Hooded Crane (*Grus monacha*) in Poyang Lake // Wetland. Zool. Res. V. 35. № 5. P. 373–379.
- Solovyeva D., Barykina D.A., Prokopenko O.D., Balsby T.J.S., Fox A.D., 2022. Annual variation in waterbird clutch initiation date in relation to spring thaw in Arctic Russia // International Journal of Biometeorology. V. 66. P. 1005–1012.
- Wang L., Yang C., 2005. Crane information from Huanghe Delta N.R. in Autumn of 2004 // China Crane News. Felburn. V. 9. № 9. P. 11–12.
- Watanabe T., 2006. Comparative Breeding Ecology of Lesser Sandhill Cranes (*Grus canadensis canadensis*) and Siberian Cranes (*G. leucogeranus*) in Eastern Siberia // Dissertation Submitted to the Office of Graduate Studies of Texas A&M University. 120 p.

MODERN TRENDS IN THE POPULATIONS OF THE SIBERIAN CRANE (*GRUS LEUCOGERANUS*) AND THE SANDHILL CRANE (*GRUS CANADENSIS*) (GRUIDAE, GRUIFORMES) IN THE TUNDRA OF YAKUTIA AND CHUKOTKA, BASED ON AERIAL SURVEYS

S. B. Rozenfeld^{1, *}, I. P. Byskatova-Harmey^{2, **}, D. A. Barykina^{3, ***},
G. K. Kirtaev^{1, ****}, D. V. Solovyeva^{3, *****}

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

²*Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia*

³*Institute for Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

*e-mail: rozenfeldbro@mail.ru

**e-mail: ipbyskatova@gmail.com

***e-mail: daria.barykin@gmail.com

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

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

The Sandhill crane has become a common to abundant breeding species in the tundra of northeastern Yakutia, with the ranges of both Sandhill and Siberian cranes presently overlapping widely. Further range expansion of the Sandhill crane to the west and a population increase can assist competition to the stenotopic Siberian crane which is classified as a Critically Endangered species by the IUCN. To assess the dynamics of the Siberian and Sandhill crane populations, we repeated the historical aerial surveys of 1993–1995 along the Arctic coast of Yakutia and Chukotka in 2020 to 2021. Novel methods of our survey included the use of a photo-camera in addition to a voice recorder and a GPS navigator. The survey data were processed using QuantumGIS 3.16.5 software. The overlapping area of both crane species expanded significantly in 2020 to 2021 as compared to 1993–1995. The local densities correlate negatively: in those areas where the density of the Sandhill crane increased, the density of the Siberian crane decreased or the latter one disappeared. The Siberian crane disappeared from the western part of the Kolyma Lowland and the Kolyma Delta, where a peak population density of the Sandhill crane has recently been reported. Our data show some concentration of the Siberian crane range in the Yana-Indigirka Lowland. Areas of the maximum density of the two species do not coincide, the distance between their centers amounting to 400 km. The center of the maximum density of the Sandhill crane has shifted to the west by 400 km from the Chaun Lowland to the Kolyma Delta over 28 years, while the numbers remain almost stable. They increased 1.22 times between the aerial surveys and can be estimated at 41,930 individuals in the areas under survey. The density of the Siberian crane increased 5.3 times over the same years, the population numbering 2,086 individuals in the surveyed areas.

Keywords: crane, breeding range, population dynamics, proportion of the young, Arctic, intergradation zone

УДК 598.241.2

О РИСКАХ РЕИНТРОДУКЦИИ СТЕРХА (*LEUCOGERANUS LEUCOGERANUS* PALLAS 1773, GRUIDAE, GRUIFORMES)¹

© 2023 г. В. Ю. Ильяшенко*

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 199071 Россия

*e-mail: valpero53@gmail.com

Поступила в редакцию 07.06.2022 г.

После доработки 26.12.2022 г.

Принята к публикации 28.12.2022 г.

Реинтродукция стерхов, выращенных в Питомнике редких видов журавлей Окского заповедника, Рязанская обл., ведется 30 лет. За это время в гнезда серых журавлей подложено 47 яиц и в природу выпущено 190 птенцов, в том числе 57 на местах осенних миграционных скоплений серых журавлей. С целью оптимизации методов выращивания и снижения рисков при выпуске птенцов стерхов необходимо учитывать результаты работ по реинтродукции американского и японского журавлей, а также принимать во внимание особенности биологии серого журавля.

Ключевые слова: стерх, реинтродукция, риски

DOI: 10.31857/S0044513423020071, **EDN:** HPUYGT

В ареале стерха (*Leucogeranus leucogeranus* Pallas 1773) выделяют две популяции (Флинт, 1987; Пономарев и др., 2004).

Якутская популяция в настоящее время относительно благополучна. По результатам учетов в 2020 г. на местах миграционных остановок в Китае численность оценили в 5.5 тыс. особей (Цзян и др., 2021).

Западносибирская популяция находится под угрозой исчезновения. Ее разделяют на две гнездовые группировки — центральную, зимовавшую в Индии, и западную, зимующую в Иране. Пара стерхов в последний раз отмечена в Индии зимой 2001/2002 гг. (Вардан, 2002). С 2009 г. лишь одна дикая особь ежегодно зимует в Иране на южном побережье Каспия (Вуосало, 2020).

Мероприятия по реинтродукции стерхов из Питомника редких видов журавлей Окского заповедника (далее Питомник) стартовали в начале 1980-х гг. и продолжаются с 1990 г. (Шилина и др., 2011).

Учитывая малочисленность западносибирской популяции, одним из направлений ее восстановления была попытка импринтинга птенцов стерха путем подкладки яиц в гнезда серых журавлей (*Grus grus* (Linnaeus 1758)). Предполагали, что се-

рые журавли покажут птенцам пути миграции и место зимовки, а особи стерха, достигнув половой зрелости, будут образовывать пары с конспецифичным видом. Из Питомника в гнезда серых журавлей подложено 47 яиц стерха, из них 41 — в Западной Сибири, шесть — в Окском заповеднике и несколько — в Питомнике. Результат был положительным. Возможность выращивания семьями серых журавлей птенца стерха подтверждена как в природе (Маркин и др., 2001), так и в Питомнике (Кашенцева, 2015). Однако существует риск поглотительной гибридизации. В Турции в мае 1985 г. встретили взрослого гибрида стерха с серым журавлем в группе с серыми журавлями, в которой не было птенцов этого года рождения (Davidson, 1985). В Питомнике в 2009 г. путем искусственного осеменения получен такой гибридный самец (Kashentseva, Postelnykh, 2013). В 2018 г. он самостоятельно спаривался с самкой серого журавля. Они отложили два фертильных яйца, из которых вылупились самец и самка, т.е. жизнеспособные гибриды второго поколения (Кашенцева, 2020).

Другое направление восстановления популяции — выпуск молодых стерхов в места известного гнездования стерхов или в стаи серых журавлей на предмиграционных скоплениях. Из питомника выпущено 190 трех- и четырехмесячных птенцов и годовалых особей, в том числе 47 — в гнездовой части ареала на севере Западной Сибири, 4 — на зимовке в Индии, 8 — на зимовке в Иране,

¹ Статья подготовлена в рамках тематической подборки материалов Международного симпозиума «Стерх (белый журавль) — символ надежды сохранения биоразнообразия в 21-м веке» (Салехард, Россия, 31 марта–1 апреля 2021).

57 — на миграционной остановке серых журавлей на юге Западной Сибири и 74 — в дельте Волги (Т.А. Кашенцева, личное сообщение).

Птенцов выращивают собственные и приемные родители других видов журавлей, а также изолированным (костюмным) методом с использованием костюмов, имитирующих стерхов. Для формирования у молодых стерхов склонности к миграции птенцов с раннего возраста приучают следовать за мотодельтапланом (Шилина и др., 2011).

Опыты по внедрению выращенных в Питомнике журавлей в стаи диких проводили с серыми журавлями. Выпуски по два птенца серых журавлей, выращенных костюмным методом и родителями в Питомнике, показали, что они сразу разделяются, даже sibсы. Часть присоединяется к стаям диких журавлей сразу, другие особи — через некоторое время. Одну птицу, которая была выращена костюмным методом и которую два года содержали в Питомнике, пришлось вернуть в Питомник, т.к. она держалась отдельно от стаи диких журавлей и терпимо относилась к человеку и автотранспорту (Постельных и др., 2022). Один годовалый стерх, выращенный костюмным методом, улетел осенью 1996 г. из Питомника, отловлен зимой местными жителями в Турции (Кашенцева, Ильяшенко, 2001). Некоторые выпущенные в природу птенцы были ослабленными, отловлены на путях миграции в Челябинской обл. (Кашенцева, 2005), Башкирии (Кашенцева, Козлитин, 2005), Казахстана (Постельных, 2013), Калмыкии (Маркин, Постельных, 2014) и возвращены в Питомник.

По поступающим сигналам от охотоведов и местных жителей можно судить, что в природе суммарно к 2010 г. выжило в природе около 15 особей (Шилина и др., 2011). Учитывая высокую естественную смертность птенцов в первые годы жизни, особенно тех, которые были выращены в искусственных условиях, можно считать результаты опытов по реинтродукции стерхов положительными. Однако неизвестно, где выпущенные птицы проводят летний и зимний сезоны, размножаются ли и какими путями мигрируют. Получены сведения о встречах одиночек или нескольких особей вместе с серыми журавлями осенью в Узбекистане (Митропольский, 2005; Белялова, Фундукчиев, 2007), окольцованных птиц — в Краснодарском крае (Лохман, 2016), в ареале гнездования (Стрельникова, 2008) и о нескольких встречах во время пролета (Шилина и др., 2011). Одна меченая особь, выращенная в 2003 г. в Питомнике, встречена в стае зимующих стерхов якутской популяции в Китае через 17 лет после выпуска в группе из шести птенцов на севере Западной Сибири (Шилина и др., 2022). Эта особь выращена костюмным методом, выпущена в при-

роду в возрасте трех месяцев, отличалась понятливостью, самостоятельностью, неконфликтностью, но и некоммуникабельностью — сторонилась группы птенцов своего вида. Две особи из этой же группы отмечены в год выпуска в Челябинской обл., т.е. на миграционном пути западносибирской популяции. Предполагают, что выпущенные птенцы присоединялись к группам мигрирующих малых лебедей (*Cygnus bewickii* Yagrell 1830), использующих разные пути пролета и зимовки (Кашенцева, 2022).

Опыт Станции реинтродукции редких видов птиц Хинганского заповедника, Амурская обл., по выпуску в природу 106 разновозрастных птенцов японского журавля (*Grus japonensis* (S. Müller 1776)) в 1996–2019 гг. показал, что одиночные птенцы быстрее присоединяются к группам диких журавлей, а птенцы, выпущенные группой, уже социализированы, держатся вместе и не всегда способны самостоятельно мигрировать. Одна такая социализированная группа из четырех птенцов в течение двух лет мигрировала осенью не на юг, а на запад в провинцию Внутренняя Монголия Китая. Там их отлавливали, передерживали зиму, весной выпускали, и они возвращались на места выпуска в Амурскую обл. Лучше адаптируются к природным условиям двухлетние птицы и птицы более старшего возраста. Содержать их зимой необходимо минимальным числом в вольерах, а выпускать лучше по одной или по две особи в разных местах или в разное время, при этом такие птицы, не имея возможности объединяться, вынуждены социализироваться с дикими особями (Балан и др., 2021).

Весьма важен возраст выпускаемых в природу птенцов. Необходимо учитывать формирование челюстного аппарата стерха. Он обладает наиболее сложной морфофизиологической особенностью структур мышц и костей и длительностью развития наиболее длинного клюва среди всех видов журавлей, что связано с характером питания. Клюв адаптирован к зондированию почвы и выдергиванию растительной пищи. Птицы резко погружают приоткрытый клюв в грунт до трех четвертей его длины, перемешивают грунт встречными движениями челюстей, дополняя силовым разведением челюстей (Куулар, 2002). Захват пищи и выемка ее из грунта происходят по принципу работы “пинцета”, при этом надежно сжимать добычу с большой силой птицы могут только концами челюстей (Держинский, 1988). Формирование такого аппарата происходит, по крайней мере, до восьмимесячного возраста. Прямые наблюдения показали, что на зимовке до начала марта родители кормят птенцов преимущественно гидрофитами от одного до семи раз каждые пять минут (Liu, Chen, 1991).

С целью совершенствования методики реинтродукции стерха необходимо учитывать имеющиеся знания о рисках и ожидаемых эффектах планируемых работ. В этой связи крайне полезно учитывать 20-летний опыт работ по реинтродукции американского журавля (*Grus americana* (Linnaeus 1758)).

Результаты этого опыта, имеющего первостепенное значение для работ со стерхом, показали следующее. С целью создания искусственной гнездящейся популяции на северо-востоке США в штате Висконсин за 2001–2020 гг. в центрах по разведению журавлей выращено и выпущено в природу 295 птенцов американского журавля и одна семья. В целом смертность составила 33.3% особей в первый год после выпуска и 54.6% к третьему году после выпуска. Различий в показателях выживаемости особей в возрасте год и три года, в зависимости от методики выращивания, не было. Основная причина смертности — гибель от хищников (54.1%), затем следуют травмы от столкновения с ЛЭП или автотранспортом (18.8%), браконьерство (10.5%) и болезни (9.0%) (Томпсон и др., 2021). Большинство журавлей избегали людей, за несколькими исключениями. Меры отпугивания имели очень ограниченный успех (Urbanek et al., 2014). За этот двадцатилетний период найдено 362 гнезда выпущенных в природу особей, вылупились 153 птенца, из них 28 выжили в течение 80 дней ко времени подъема на крыло и 21 птенец выжил в течение шести месяцев. Только несколько вылупившихся в природе журавлей достигли половой зрелости и начали гнездиться. К 2018 г. лишь от одного из них получен первый птенец второго поколения (Томпсон и др., 2021).

Необходимо отметить, что большинство выпущенных за пределы естественного ареала гнездования американских журавлей возвращались на места выпуска в первые годы и через три–четыре года гнездились там. Благоприятные условия для проведения мониторинга и большое число наблюдателей помогли выявить высокую смертность как выпущенных особей, так и вылупившихся в природе. Для пополнения созданной искусственной популяции необходимы многолетние ежегодные выпуски особей, выращенных в неволе. Даже при осеннем внедрении в группы американских журавлей, некоторые особи не начинали миграцию. Особи, выпущенные на местах зимовки во Флориде, не начали весеннюю миграцию, а образовали оседлую популяцию (Meine, Archibald, 1996).

Риск образования оседлой популяции существует и для стерха. Выпущенные на месте зимовки в Индии стерхи также не начали весеннюю миграцию (Kumar, 1994) либо передатчики перестали давать сигналы, и их судьба неизвестна. 10 особей были выпущены в Иране. При этом

птиц (по одной-трем) подпускали к паре диких стерхов или к одиночному дикому стерху с 1996 по 2009 гг. Выпущенные птицы либо по разным причинам не начали миграцию, либо присоединялись к диким стерхам, но передатчики переставали работать на пути миграции, и обратно на зимовку они не возвращались (Sadeghi Zadegan et al., 2009).

К настоящему времени искусственная мигрирующая популяция американского журавля насчитывает 80 особей, включая 21 территориальную пару. Большинство выпущенных птенцов возвращалось на места выпусков, и до достижения половой зрелости они вели здесь или недалеко от этих мест бродячий образ жизни. Несколько особей во время весенней миграции улетело за пределы штата Висконсин: их отловили и вернули в район выпуска. Некоторые гнездились за пределами мест выпусков, а два самца образовали пары с самками канадских журавлей (*Grus canadensis* (Linnaeus 1758)) и вырастили гибридных птенцов (Томпсон и др., 2021). Одного из этих самцов поймали и поместили в центр разведения, где он образовал пару с выведенной в неволе самкой американского журавля. Пара успешно вырастила двух птенцов, и всю семью выпустили на первоначальной гнездовой территории самца. Следующей весной после гибели этой самки он вновь образовал пару с самкой канадского журавля (Teitelbaum et al., 2018).

Изменились и методы поддержания этой популяции: завершились программа использования сверхлегкой авиации по сопровождению птенцов по пути миграции на места зимовки и опыты по перемещению птиц, которые весной не возвращались в район выпуска в Висконсине. Метод костюмного выращивания полностью заменили на выращивание птенцов родителями и последующего выпуска осенью к группам американских журавлей (Томпсон и др., 2021). Некоторые не начинали миграцию на юг или не следовали по типичному маршруту. Их отлавливали и транспортировали на места зимовки или на места предмиграционных скоплений канадских журавлей, откуда они мигрировали на юг.

Численность популяции начала уменьшаться из-за сокращения числа выпускаемых особей, выращенных в неволе, и недостаточного естественного пополнения из природы, чтобы сбалансировать смертность (Томпсон и др., 2021).

Учитывая, что птенцов стерхов подпускают к стадам серых журавлей либо на путях пролета, либо на местах гнездования или зимовок, необходимо учитывать биологию последних.

Серые журавли с мест зимовки в Иране разлетались весной от центра европейской части России до Томска (Флинт, Панчешникова, 1982), с зимовок из Индии и долины Амударьи в Узбеки-

стане и Туркменистане — от юга-запада Западной Сибири до Новосибирской обл. (Higuchi et al., 2008; Ильяшенко и др., 2020).

Поведение, известное как номадность (бродяжничество), характерно для молодых особей, когда они исследуют районы за пределами места рождения или основных районов гнездования или выпуска перед тем, как образовать пару и занять гнездовую территорию. С учетом времени достижения половой зрелости такой период исследования может длиться три–четыре года. Мечение серых журавлей показало, что некоторые неполовозрелые особи могут бродить более чем в 600 км от места рождения и лишь иногда, и не в первый год, посещать его, что совпадает с данными по канадскому и американскому журавлям (Кондракова и др., 2021).

Неполовозрелые особи стерха широко перемещаются в пределах гнездовой части ареала и за ее пределами. Меченый в 2008 г. в Якутии птенец вернулся весной с родителями на место рождения, но через два дня сместился на 100 км западнее, после чего сигналы передатчика прекратились (Ильяшенко и др., 2011). Группы, очевидно, неполовозрелых стерхов регулярно наблюдают в летний период на севере Китая, северо-востоке Монголии и в Забайкалье.

Результаты сравнительно-генетических исследований показали незначительные различия между восточной и западносибирской популяциями (Ropomarev et al., 2004). В Питомнике отмечены обеднение аллельного разнообразия, увеличение степени родства и нарастание инбридинга во втором и третьем поколениях производителей по сравнению с птицами-основателями. В результате естественной убыли и старения поголовья основателей, достигших возраста 30–40 лет, сократилось и стало менее продуктивным. Репродуктивный потенциал новых поколений недостаточен для получения необходимого количества особей для осуществления реинтродукции и поддержания генетического разнообразия в Питомнике. Необходимо омоложение и обогащение генофонда особями из природы и неродственными особями из других центров разведения и зоопарков (Мудрик и др., 2022). Для достижения этих целей необходимо увеличить объем финансирования и численность штатных сотрудников Питомника (К.А. Постельных, личное сообщение).

Долгосрочный широкомасштабный мониторинг — важный аспект программ по реинтродукции журавлей для оценки методов выпуска, факторов, влияющих на жизнеспособность популяций, и оценки потенциальной успешности будущих работ (Seddon et al., 2007).

Лучшее понимание процессов внедрения птенцов в природу на основе имеющегося опыта интродукции разных видов журавлей и современных

знаний их биологии будет способствовать разработке научно обоснованных инструментов управления и, исходя из имеющихся сил и средств, принятию решений, которые позволят восстановить западносибирскую популяцию стерха и в итоге привести ее к самодостаточности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балан И.В., Кузнецова Н.В., Парилов М.П., 2021. Вторичные выпуски японских журавлей на Станции реинтродукции редких видов птиц Хинганского заповедника // Журавли Евразии (распространение, биология). Вып. 6. М. С. 534–549.
- Белялова Л., Фундукчиев С., 2007. Встреча стерха в Самаркандской области, Узбекистан // Пролетные пути стерха. Новости. № 9. С. 6.
- Вардан Х., 2002. Зимовка журавлей в Индии // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 4–5. С. 12–13.
- Вуосало Э., 2020. Сезон 2018/2019: условия на Ферейдункенарское дамге, Иран, и как стерх провел здесь в одиночестве одиннадцатую зиму (с 2008 г.) // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 15. С. 81–83.
- Дзержинский Ф.Я., 1988. Задачи эколого-морфологического изучения журавлей // Журавли Палеарктики. Владивосток. С. 88–93.
- Ильяшенко Е.И., Ильяшенко В.Ю., Корепов М.В., Свиридова Т.В., Гринченко О.С., Маркин Ю.М., Покровский И.Г., Фидлер В., Фортнев Б., Хейне Г., Викельски М., 2020. Предварительные результаты мечения серых журавлей в пределах гнездовой части ареала в 2018 и 2019 гг. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 15. С. 143–154.
- Ильяшенко Е.И., Мур С.Г., Мур Д., Су Линь, Бернам Д., Слепцов С.М., Маркин Ю.М., Бысыкатова И.П., Миранде К., 2011. Слежение за мечеными стерхами во время осенней и весенней миграций 2008–2009 гг. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 11. С. 109–115.
- Кашенцева Т.А., 2005. Разведение журавлей в Питомнике редких видов журавлей Окского заповедника в 2004 и 2005 гг. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 9. С. 60–64.
- Кашенцева Т.А., 2015. Суррогатное воспитание журавлей // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. М. С. 395–407.
- Кашенцева Т.А., 2020. Размножение гибрида серого журавля и стерха // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 15. С. 99–102.
- Кашенцева Т.А., 2022. Судьба стерха, выращенного в питомнике Окского заповедника и выпущенного в Западной Сибири в 2003 г. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 16. С. 144–148.
- Кашенцева Т.А., Ильяшенко Е.И., 2001. Белый беглец // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 2. С. 35–37.

- Кашенцева Т.А., Козлитин В.Е., 2005. Как Башкирия спасла Москву // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 9. С. 109–111.
- Кондракова К.Д., Маркин Ю.М., Постельных К.А., Ильяшенко В.Ю., Пекарски С., Натан Р., Ильяшенко Е.И., 2021. Перемещения неполовозрелых серых журавлей в центре европейской части России // Орнитология. № 45. С. 75–80.
- Куулар У.Ш., 2002. Адаптации челюстного аппарата журавлей // Журавли Евразии (распределение, численность, биология). М. С. 244–271.
- Лохман Ю.В., 2016. Стерх *Grus leucogeranus* в Краснодарском крае // Русский орнитологический журнал. № 25 (экспресс-выпуск 1357). С. 4171–4174.
- Маркин Ю.М., Ковшарь А.Ф., Шилина А.П., 2001. Описание пары серых журавлей с птенцом стерха // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 2. С. 32.
- Маркин Ю.М., Постельных К.А., 2014. Стерх по кличке Таз отловлен в Калмыкии // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 13. С. 105–108.
- Митропольский М.Г., 2005. Неопубликованные данные о встречах стерха на Средней Амурье // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 9. С. 43–44.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Постельных К.А., Политов Д.В., 2022. Генетический мониторинг разведения и реинтродукции эндемика России стерха (*Leucogeranus leucogeranus*, Gruidae) // Зоологический журнал. Т. 101. № 12. С. 1416–1423.
- Пономарев А.Г., Татарина Т.Д., Бубякина В.В., Смагулова Ф.О., Морозов И.В., Кашенцева Т.А., Соломонов Н.Г., 2004. Генетическое разнообразие белого журавля (*Grus leucogeranus*) на основе полиморфизма D-петли митохондриальной ДНК // Доклады Академии Наук. № 397 (3). С. 1–3.
- Постельных К.А., 2013. Возвращение стерха из Казахстана // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 12. С. 91–93.
- Постельных К.А., Кондракова К.Д., Маркин Ю.М., Пекарски С., Натан Р., 2022. Мечение серых журавлей в Рязанской области, Россия, в 2020 и 2021 гг. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 16. С. 151–156.
- Стрельникова О.В., 2008. Встречи стерхов в Ханты-Мансийском автономной округе, Западная Сибирь, Россия // Пролетные пути стерха. Новости. № 10. С. 11.
- Томпсон Х.Л., Гордон Н.М., Болт Д.П., Ли Дж.Р., Сизкоски Е.К., 2021. Результаты реинтродукции восточной мигрирующей популяции американского журавля за двадцать лет // Журавли Евразии (распространение, биология). Вып. 6. М. С. 561–595.
- Флинт В.Е., 1987. Стерх — *Grus leucogeranus* (Pallas, 1773) // Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные. Л. С. 313–326.
- Флинт В.Е., Панчешникова Е.Е., 1982. Изучение сезонного размещения серого журавля как основа мероприятий по его охране // Журавли в СССР. Л. С. 28–40.
- Шилина А.П., Сорокин А.Г., Маркин Ю.М., Ермаков А.М., 2011. Реинтродукция стерха: прошлое, настоящее, будущее // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. М. С. 423–449.
- Шилина А.П., Сорокин А.Г., Маркин Ю.М., 2022. О встрече стерха, выпущенного в природу в Западной Сибири (Россия), в дельте р. Хуанхэ (Китай) осенью 2020 г. // Информационный бюллетень Рабочей группы по журавлям Евразии. № 16. С. 142–144.
- Цзян Х., Лю В., Ван И., 2021. Новые данные по численности и распределению стерха на местах остановки в Китае // Журавли Евразии (распространение, биология). Вып. 6. С. 34–44.
- Davidson N., 1985. A possible hybrid Common Crane (Gg) X Siberian White Crane (GL) in Turkey // Bulletin Ornithological Society, Middle East. № 15 (1). P. 3.
- Higuchi H., Javed S., Nagendran M., Fulta M., 2008. Spring Migration of Eurasian Cranes *Grus grus* from Gujarat, India to Their Northern Breeding Grounds // Global Environmental Research. № 12. P. 69–74.
- Kashentseva T.A., Postelnykh K.A., 2013. Morphology of Hybrids of Eurasian and Siberian Crane // Proceedings of the VIIth European Crane Conference: Breeding, Resting, Migration and Biology. Germany, Groß Mohrdorf. P. 109–113.
- Kumar P., 1994. Where have all the cranes gone // Span. № 6. P. 3–10.
- Liu Z., Chen B., 1991. The wintering ecology of the Siberian crane // Proceedings 1987 International crane Workshop. ICF, Baraboo, Wisconsin, USA. P. 109–111.
- Meine C.D., Archibald G.W., 1996. The Cranes: Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK. 294 p.
- Ponomarev A., Tatarinova T., Bubyakina V., Smagulova F., Kashentseva T., Morozov I., 2004. Variation of mitochondrial DNA D-loop sequences in the endangered Siberian crane *Grus leucogeranus* Pallas // Conserv. Genet. Vol. 5. P. 847–851.
- Sadeghi Zadeh S., Prentis C., Ilyashenko E., 2009. Western flyway of the Siberian Crane *Grus leucogeranus*: further releases of captive-reared birds in Iran // Sandgrouse, 31. P. 112–121.
- Seddon P.J., Armstrong D.P., Maloney R.F., 2007. Developing the science of reintroduction biology // Conservation Biology. № 21. P. 303–312.
- Teitelbaum C.S., Converse S.J., Fagan W.F., Mueller T., 2018. Movement ecology of reintroduced migratory whooping cranes // Whooping Cranes: Biology and Conservation (J.B. French Jr, S.J. Converse, J.E. Austin, editors). San Diego, California, USA: Academic Press. P. 217–238.
- Urbanek R.P., Zimorski S.E., Szyzskoski E.K., Wellington M.M., 2014. Ten-year status of the eastern migratory whooping crane reintroduction // Proceedings of the North American Crane Workshop. № 12. P. 33–42.

ON THE RISKS OF SIBERIAN CRANE (*LEUCOGERANUS LEUCOGERANUS* PALLAS 1773, GRUIDAE, GRUIFORMES) REINTRODUCTION

V. Yu. Ilyashenko*

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Science, Moscow, 199071 Russia

**e-mail: valpero53@gmail.com*

The reintroduction of Siberian Cranes reared from the Oka Crane Breeding Center of the Oka State Nature Reserve goes on for 30 years. During this time, 47 eggs were placed into Eurasian Crane nests, and 190 juveniles were released into the wild, including 57 in Eurasian Crane staging areas. In order to optimize the methods of captive breeding and to mitigate the risks for releasing Siberian Cranes, it is necessary to take into account the results of the reintroduction of Whooping and Red-crowned cranes, as well as the features of Eurasian Crane biology.

Keywords: crane, biology, breeding success

УДК 574.3/599

РАСТЯНУТАЯ ЛИНЬКА НА ФОНЕ ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА — ОСНОВНАЯ ПРИЧИНА ВЫХОДА БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ (*PUSA SIBIRICA*, PINNIPEDIA) НА БЕРЕГОВЫЕ ЛЕЖБИЩА

© 2023 г. Е. А. Петров^а, *, А. Б. Купчинский^а

^аБайкальский музей Сибирского отделения РАН, пос. Листвянка, Иркутская обл., 664520 Россия

*e-mail: evgen-p@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.04.2022 г.

После доработки 21.07.2022 г.

Принята к публикации 29.07.2022 г.

Анализ видеоматериалов, полученных при съемке на лежбище байкальской нерпы в 2011–2021 гг. на острове Долгий (Ушканьи острова, северный Байкал), показал, что общая численность и время выхода животных на берег определяются временем исчезновения льдов в северной части озера, но, независимо от ледового режима, значительная часть животных (до 80%), выходящих на сушу, продолжали линьку. При этом характер линьки (ее топология) в подавляющем большинстве случаев была нарушена, линька имела диффузный характер, нередко с элементами патологических проявлений. Количество линяющих особей (в %) к осени сокращалось, но все равно оставалось большим, и такая динамика наблюдалась не каждый год. Незавершенная линька не препятствовала нагулу животных — большинство из них были хорошо и очень хорошо упитаны (особенно к осени), причем хорошая упитанность была и у особей, выходящих на лежбище сразу после исчезновения льда. При этом ежегодно животные в береговых залежах имели патологии кожно-волосного покрова, возникновение которых, вероятно, связано в том числе с ненормальным протеканием линьки. Возможно, что большое количество животных уходят на зимовку с незавершенной линькой, и их дальнейшая судьба неизвестна. Полученные данные свидетельствуют о недопустимости нарушения покоя линяющих нерп на лежбищах, поскольку чрезмерный фактор беспокойства (наблюдаемый на лежбище в настоящее время) может играть существенную негативную роль, влияя на физическое состояние (здоровье) животных.

Ключевые слова: байкальская нерпа, береговые лежбища, линька, ледовый режим

DOI: 10.31857/S0044513423010087, **EDN:** ETYBZN

В годовом цикле настоящих тюленей (*Phocidae*) довольно много времени занимает период, когда более или менее значительная часть животных обитает преимущественно на суше (твердом субстрате), и животные становятся доступными для изучения, в том числе с целью мониторинга состояния популяции (Schor et al., 2017). У большинства видов настоящих тюленей ежегодная линька — полная замена старого, волосного покрова на новый — также протекает на суше. Функции кожно-волосного покрова млекопитающих, ведущих водный образ жизни, многообразны и жизненно важны (Белькович, 1964), поэтому период линьки очень значимый для животных. У байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) ежегодная линька (annual moult) происходит после окончания периода размножения (рождения потомства, лактации и спаривания) и хронологически приходится на период плавающих льдов (май–июнь), на которых, собственно, в норме всего за 15–20 дней и протекал весь процесс линьки у подавляющей ча-

сти популяции (Иванов, 1982). В условиях потепления климата на оз. Байкал быстро увеличивается продолжительность “теплых” периодов, и, несмотря на соответствующее различие климатический условий в разных частях озера, протянувшегося с севера на юг на >600 км, “скорость” потепления в северной части выше, чем в южной (Шимараев и др., 2014). Ухудшение ледового режима выражается в уменьшении толщины ледового покрова, что влечет за собой более раннее его разрушение (Шимараев и др., 1991, 2002, 2014) и быстрое исчезновение плавающих льдов (именно плавающих) — субстрата, на котором в норме протекала линька. С 1950 по 2007 гг. период ледостава сократился в северной части на 25 дней, а в южной — на 12 дней, а за весь прошлый век на юге озера он стал короче на 18 дней (сроки ледостава и вскрытия ото льда сдвинулись, соответственно на 7 и 11 дней) (Куимова, Шерстянкин, 2008). Это обстоятельство вынуждает тюленей больше времени проводить в холодной воде. Но “глубокое переохлаждение кож-

ного покрова в воде исключает длительное и обильное кровоснабжение кожного покрова ластоногих, поэтому пребывание на суше совершенно необходимо для сохранения волосяного покрова и линьки” (Белькович, 1964, с. 44). Поскольку негативные изменения касаются всего ареала байкальской нерпы и тюленям некуда мигрировать в поисках льда, то все чаще какая-то часть популяции байкальской нерпы не успевает вылинять на льду и, чтобы завершить линьку, вынуждена выходить на берег, где животные вероятно находят условия, необходимые для завершения линьки. Поэтому интенсивность функционирования береговых лежбищ и, соответственно, значение берега в годовом цикле тюленей возрастают (Петров и др., 2021, 2021a). Для правильной интерпретации результатов наблюдений на береговых лежбищах необходимо понимание того, как протекает линька и каков ее характер в разные по ледовому режиму годы. Например, в 1930-х годах было значительно холоднее, чем сейчас, и “тотчас после окончательного разрушения плавающих льдов”, в *июле*, вся линяющая часть стада переходила на ближайшие береговые лежбища, а линька разновозрастных нерп была “чрезвычайно растянутой во времени” (Иванов, 1938, с. 70–71). Мы полагаем, что количество линяющих нерп на лежбищах Ушканьих о-вов, особенно в начальный период их освоения, находится в обратной зависимости от времени существования на Байкале плавающих льдов. Целью нашей работы было выяснение интенсивности выхода линяющих байкальских нерп на береговые лежбища в зависимости от времени исчезновения плавающих льдов. При этом мы имели в виду, что выход значительной части животных на берег связан с поиском оптимальных условий для завершения затянувшейся линьки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалами для статьи послужили видеосъемки, проводимые Байкальским музеем в режиме онлайн (www.bm.isc.irk.ru) на одном из главных лежбищ байкальской нерпы на о-ве Долгий (архипелаг Ушканьих о-ва, оз. Байкал; 53.86° с.ш., 104.71° в.д.). Схема организации дистанционных наблюдений и технические параметры аппаратуры описаны ранее (Фиалков и др., 2013, 2014; Петров и др., 2021a). Видеосъемку проводили ежедневно в автоматическом режиме (не зависимо от погодных условий) с 6–8 до 21–23 час. Изучали видеосъемку за летне-осенние сезоны 2011–2021 гг. (заархивированные изображения с места наблюдений хранятся в Байкальском музее). Материалы видеосъемок — это полевые наблюдения, и основным методом исследования было визуальное наблюдение. Значимые кадры видеоматериалов переводили в фото (в стоп-кадры, метод временных срезов) и изучали. Особое внимание уделяли

физическому состоянию животных (линька, размер, упитанность), оцениваемому визуально на основе личного опыта, при этом учитывали, что от того, как зверь лежит, с какого ракурса мы его оцениваем, складывается разное впечатление о размерах нерп, об их упитанности, состоянии волосяного покрова. По размерно-возрастному признаку животных подразделяли на 3 группы: маленькие особи в возрасте 0⁺–3⁺ лет, с массой тела до 30 кг; неполовозрелые (созревающие) в возрасте 4⁺–6⁺ лет, с массой тела 30–50 кг и взрослые (крупные) особи с массой ≥50 кг в возрасте ≥7⁺ лет. По упитанности тела все нерпы разделены на 4 группы: с низкой упитанностью (масса хоровины, т.е. масса подкожного жира и шкуры, <30%), со средней упитанностью (30–40%), с хорошей (40–50%) и с очень хорошей упитанностью для данного сезона (≥50%). Главными признаками линьки служили окраска животных, “вздыбленность” волосяного покрова на отдельных участках тела, длина вибрисс и другие. При этом учитывали схему нормальной топологии линьки, согласно которой “первыми выпадают волосы на лицевой части головы и на затылке. Далее выпадение волос распространяется на лопатки и крестец. Образуется “ремень” вдоль спины. В дальнейшем линька переходит на брюшную сторону и охватывает бока. В последнюю очередь линяют бока и наружные стороны передних и задних ластов, а также хвоста. Одновременно с выпадением старого волоса растет новый. К моменту полного освобождения животного от старого волоса новый отрастает не более чем на 2/3” (Иванов, 1982, с. 35). Нерп с нормальным, хорошо отросшим волосом по всему телу в залежках было мало. В данном случае к категории “вылинявшие” мы относили в том числе особей, у которых не менее 50% площади тела имели новый волосяной покров, т.е. категория достаточно условная. Большинство особей, отнесенных к категории линяющих, линяли диффузно. Под этим термином мы понимаем растянутую во времени линьку, протекающую явно ненормально, отдельными участками тела. К линяющим относили также особей, имеющих различного рода повреждения кожно-волосяного покрова (условно говоря, дерматиты, но не шрамы от ранений, хотя и такие животные встречались) (рис. 1).

Многие наблюдения и оценки проводили на лежбищном участке, который носит название Камушек. Эта плоская, умеренно покатая скала недалеко от берега, площадью ≈20–25 м², пользуется особым вниманием у нерп, но ее доступность (и площадь) определяются уровнем воды (как выглядит Камушек, видно на рис. 1, 3, 4, 5).

Данные обработаны стандартными методами вариационной статистики (Exell), приведены $\bar{x} \pm SE$ (n — количество изученных залежек или животных или дней наблюдений). Ледовая обстановка



Рис. 1. Байкальские нерпы на краю Камушка 21 июня 2021 г. — нет ни одной особи с нормально завершенной линькой (фото К.М. Иванова).

оценивалась по данным космического мониторинга (сайт www.sputnic.irk.ru).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1 приведены данные об уровне воды и некоторые характеристики ледового режима в 2011–2021 гг., а также сведения о видеонаблюдениях и количестве линяющих нерп в начале освоения лежбища. Продолжительность ледостава в южном Байкале в эти годы различалась в 2 раза, составляя в среднем 86 ± 5.6 дней ($n = 8$), а ледолома — в 2.9 раза (средняя 18 ± 2.0 дней). В северном Байкале продолжительность ледостава различалась только в 1.3 раза, составляя в среднем 116 ± 3.9 дней ($n = 8$), а ледолома — в 3.1 раза (22 ± 3.5 дней), не достоверно отличаясь от таковой в южной части. Т.е. период ледостава на севере на 36% продолжительнее, чем на юге, а период распада льда дольше только на 18%, значит, продолжительность ледолома — более изменчивая величина, нежели продолжительность ледостава. Судя по полиномиальному тренду (рис. 2), в южном Байкале в рассматриваемый период времени продолжительность ледолома незначительно увеличивалась, а в северном Байкале заметно уменьшалась. При этом в южном Байкале продолжительность ледолома отрицательно коррелирует с продолжительностью ледостава ($r = -0.7$), чего не наблюдается в северной части ($r = 0.05$). Сравнивая эти данные с количеством животных, выходящих на берег и продолжающих линьку, видим, что тренд численности (%) линяющих особей в южной части озера находится в легкой противофазе с трендом продолжительности ледолома ($r = -0.015$), а в

северной части они имеют одинаковую направленность, хотя корреляции нет ($r = 0.02$) (рис. 2).

Относительная численность линяющих особей в залежках на лежбище из года в год остается очень высокой — от 65 до 80% — не только на начальной фазе освоения лежбища (после исчезновения льдов), но и осенью. Относительная численность (%) линяющих особей в залежках в начале функционирования лежбища и в последние дни его посещения нерпами менялась по-разному: в сезоны 2012 и 2014 гг. — линяющих нерп становилось меньше, а в 2020 и 2021 гг. — больше, в 2011 г. количество линяющих особей не изменялось (табл. 1). Ежегодно на лежбище присутствует большое количество нерп с нарушениями (патологиями) кожно-волосного покрова. Например, в июне 2012 г. такие животные по численности составляли $29 \pm 2.0\%$ (количество обследованных залежек $n = 19$, общее количество нерп 165), и в сентябре-октябре их доля в залежках не изменилась ($30 \pm 2.9\%$, $n = 13$ и 101, соответственно), а в 2021 г. количество животных с нарушениями линьки к осени значительно увеличилось — с $32 \pm 2.2\%$ в июне ($n = 23$, количество обследованных нерп 209) до $53 \pm 3.6\%$ в октябре (различие достоверно при $p = 0.01$) (12 и 150, соответственно, при этом упитанность нерп была очень хорошей (рис. 3). Возможно, что в залежках на Камушке относительное количество линяющих особей больше, чем на других участках лежбища. Так было в июне 2014 г., когда на других участках лежбища количество линяющих особей (в среднем $36 \pm 2.6\%$, $n = 47$ особей) в немногочисленных залежках было значительно меньше, чем в относительно многочисленных залежках на Камушке (табл. 1). Другой пример приведен на рис. 4 по данным 2021 г., а на рис. 5 показана

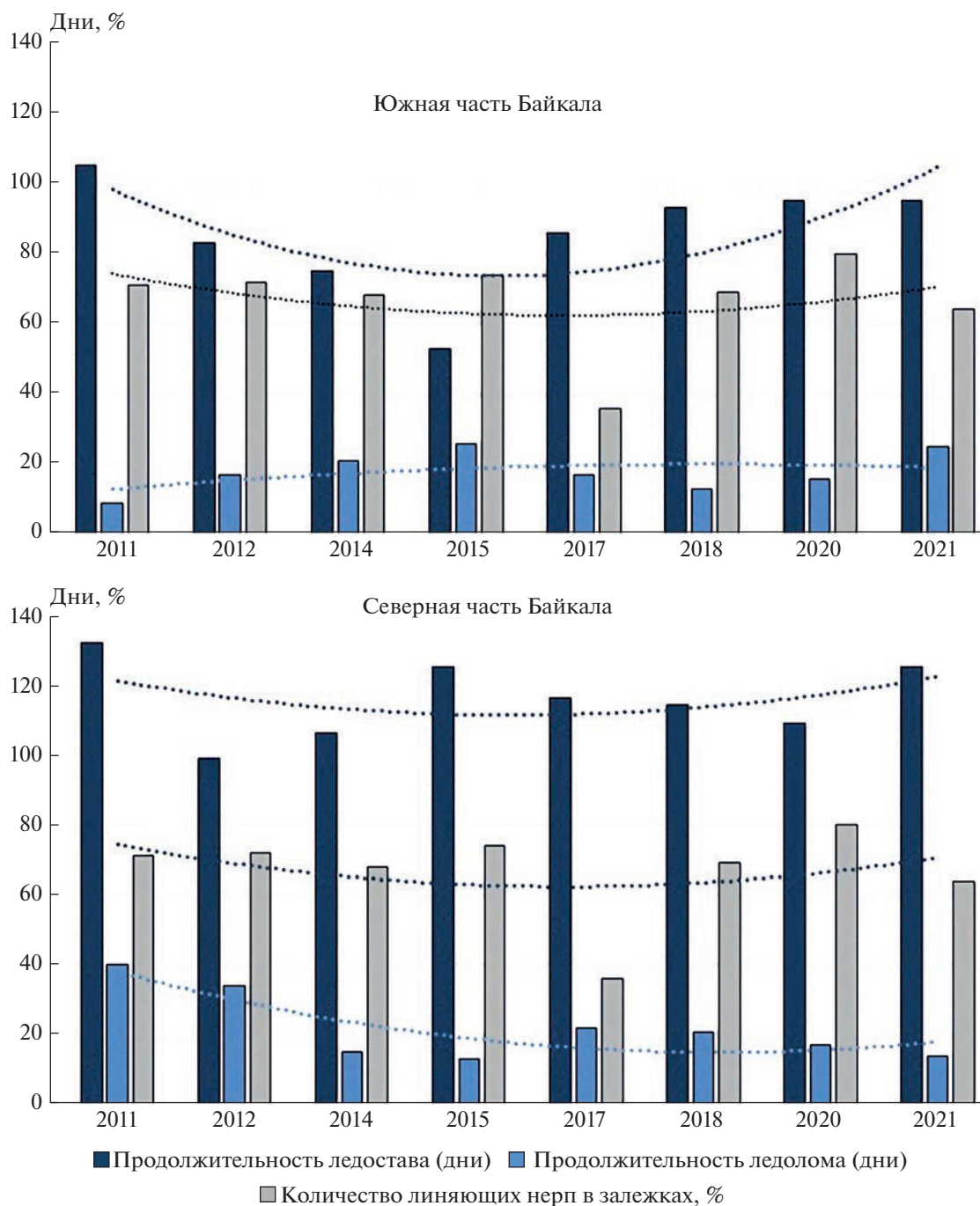


Рис. 2. Продолжительность ледостава и ледолома (количество дней) в южной и северной частях оз. Байкал и количество линяющих нерп (%) в начальный период формирования залежек на лежбище о-ва Долгий.

упитанность животных в залежках на Камушке и на “литоральных” камнях в качестве иллюстрации отсутствия видимой зависимости линьки от упитанности (оценена визуально, данные 2021 г.).

ОБСУЖДЕНИЕ

В 1962–1979 гг., когда линька проходила на плавающих льдах, только 9% животных, добытых

на летних лежбищах ($n = 76$), были с признаками ненормальной линьки. У линяющих особей вибриссы были полностью выросшими, а линька протекала диффузно — “с одинаковой слабо выраженной интенсивностью на любых участках тела”, причем они были “чрезвычайно истощенными” (Пастухов, 1993, с. 115–116). Остальные животные были вылинявшие и нормально (по сезону) упитанными. Не подлежит сомнению, что в 2010–



Рис. 3. Октябрьские залежки нерп на Камушке в 2021 г.: многие, очень хорошо упитанные животные, продолжают линьку и имеют различные повреждения кожно-волосного покрова. Оранжевыми кружками отмечены линяющие особи, А–С – разные дни.

2020-х гг. количество линяющих особей на береговых лежищах значительно возросло. Учитывая потенциальные затраты энергии на линьку, можно ожидать, что время линьки в зависимости от конкретных абиотических факторов приурочивается к наиболее благоприятным условиям окружающей среды в течение года (Schor et al., 2017). У байкальской нерпы время линьки “в норме” приурочивается к весенним плавающим льдам. “С началом ледохода все звери, начиная с годовалого возраста, приступают к линьке...” (Пастухов, 1993, с. 109), т.е. все без исключения животные

должны провести на льду достаточно много времени. Но продолжительность стояния сплошного ледового покрова (а значит, и условия зимовки нерп) на юге и севере Байкала различаются (табл. 1). На самом деле различие еще больше, поскольку нерпы, остающиеся зимовать в северной части озера, оказываются в ледовых условиях раньше, чем произойдет окончательное становление льда. То же самое относится и ко времени ледолома, начало которого фиксируется по первым заметным подвижкам ледяного покрова, при которых образуются только разводья между огромными полями льда, а

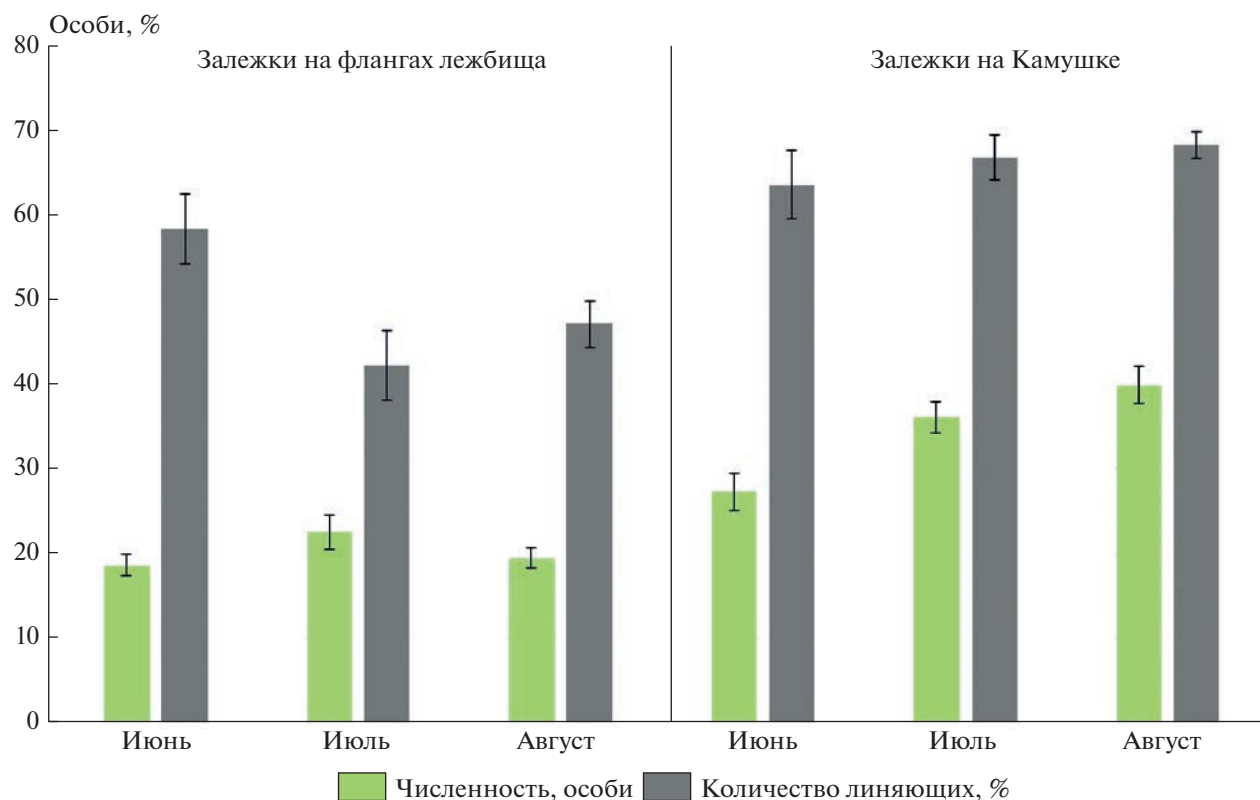


Рис. 4. Средняя численность обследованных залежек и количество линяющих особей на камнях, выступающих из воды в прибрежной зоне лежбища, и на Камушке в 2021 г.

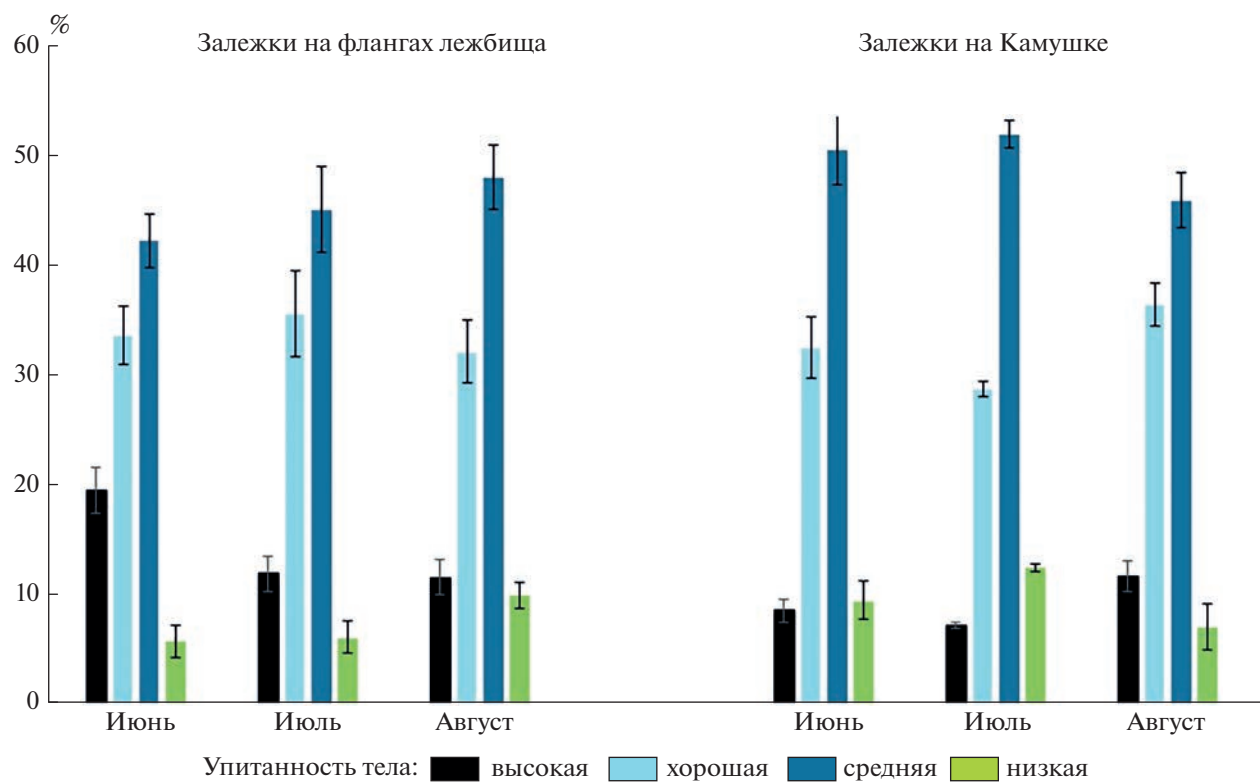


Рис. 5. Упитанность байкальской нерпы в залежках на камнях, выступающих из воды в прибрежной зоне лежбища, и на Камушке в 2021 г.

Таблица 1. Некоторые характеристики ледового и водного режимов, время формирования и численность байкальских нерп ($\bar{X} \pm SE$) на лежбище о-ва Долгий в разные годы наблюдений

Показатель	2011	2012**	2014**	2015*	2017*	2018**	2019	2020**	2021**
Продолжительность ледостава в южной части (дней)	105	83	75	63	86	93	89	95	95
Продолжительность ледостава в северной части (дней)	132	99	106	125	116	114	133	109	125
Продолжительность ледолома в южной части (дней)	9	17	21	26	17	13	27	16	25
Продолжительность ледолома в северной части (дней)	40	≈34	15	13	22	17	21	17	14
Очищение ото льда (даты)	26.05	19.05	21.05	19.05	01.06	22.05	02.06	11.05	04.06
Залежки на камнях в литорали и на берегу									
Начало наблюдений (даты)	22.06	03.06	11.05	03.08	23.05	25.05	25.05	17.05	03.06
Уровень воды (м над ур. м.)	456.32	456.19	456.13	456.27	455.99	455.86	456.27	456.23	456.28
Первый выход нерп на камни (даты)	—	03.06	23.05	—	2.06	28.05	04.06	18.05	10.06
Численность нерп (особей)	—	<30	<30	—	6	4	26	≈60	<40
Первые залежки на камнях (даты)	—	03.06	27.05	—	03.06	29.05	05.06	20.05	10.06
Численность нерп (особей)	—	≈50	115	—	≈60	37	65	110	<40
Залежки на Камушке									
Первый выход на Камушек (даты)	—	03.06	09.06	04.08	07.07	25.06	04.06	18.05	11.06
Уровень воды (м над ур. м.)	—	456.19	456.20	456.27	456.16	456.14	456.30	456.23	456.35
Численность нерп (особей)	—	1–2	<5	3–4	4	2	<5	4	10
Численность нерп в первые дни формирования залежек (особей)	35 ± 1.9	29 ± 1.6	40 ± 5.8	17 ± 1.5***	12 ± 0.6***	44 ± 13.9	—	29 ± 2.6	27 ± 2.2
Количество исследованных залежек (<i>n</i>)	9	19	11	30	97	7	—	18	23
Количество линяющих нерп в первых залежках (%) и общее количество нерп (<i>n</i>)	71 ± 2.2 319	71 ± 1.4 398	68 ± 5.5 485	74 ± 1.8*** 504	36 ± 2.5*** 1192	69 ± 6.1 307	—	80 ± 3.6 531	64 ± 4.0 631
Количество линяющих нерп в конце сезона (%) и общее количество нерп (<i>n</i>)	72 ± 2.9 397	58 ± 3.1 359	32 ± 6.0 223	—	—	—	—	86 ± 1.2 39	79 ± 2.7 12
Количество “больных” нерп в начале сезона (%) и общее количество нерп (<i>n</i>)	—	28 ± 2.0 25	—	—	44 ± 2.5*** 447	16 ± 2.2 52	—	—	32 ± 2.2 209
Конец наблюдений (даты)	20.10	24.10	27.10	31.08	16.10	24.10	15.06	22.10	09.11
Уровень воды (м над ур. м.)	456.73	456.85	456.84	456.28	456.26	456.92	456.64	457.06	457.09

Примечания. Годы наблюдений. * — маловодный год, ** — многоводный год, *** — данные по другим залежкам (не на Камушке).

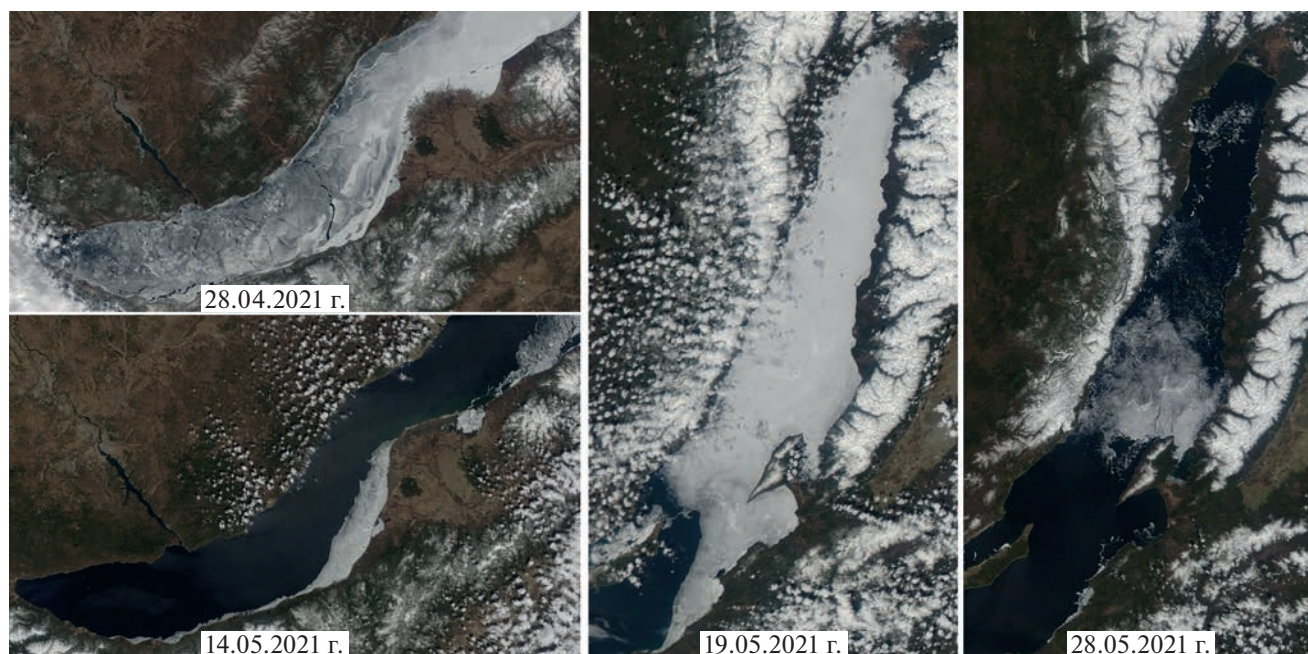


Рис. 6. Разрушение ледового покрова в южной (слева) и северной (справа) частях Байкала (пояснения в тексте) (космические снимки с сайта www.sputnic.irk.ru).

распадение ледового покрова на отдельные льдины происходит позже (и очень зависит от погодных условий). Исходя из этого, “северные” нерпы дольше обитают в суровых условиях и весной менее упитаны, чем “южные” (Пастухов, 1993; Иванов, 1938), но имеют лучшие шансы на успешное проведение линьки на плавающих льдах. Южные обитатели, находясь зимой в более выгодных условиях, весной вынуждены мигрировать за льдами на север, чтобы завершить линьку (Пастухов, 1993). Однако на практике это не совсем так. Рассмотрим для примера особенности ледового режима 2021 г. Несмотря на относительно продолжительное время стояния ледяного покрова (табл. 1), его разрушение было необычным. В южной части подвижки льда начались поздно (28 апреля), и разрушение льда проходило очень долго. По принятым нами критериям с момента вскрытия до полного очищения акватории южного Байкала прошло 25 дней и по формальным признакам субстрат для линьки тюленей сохранялся до 14 мая и даже дольше. Однако льды, плавающие в открытых частях акватории, исчезли быстро, а долго сохраняющиеся поля вдоль юго-восточного берега (рис. 6) не являются подходящим субстратом для формирования ледяных залежек (это остатки припая, к которому прибились мелкие льдины в соответствии с розой ветров). В последние годы (особенно, в маловетренные) льды в южной части озера распадаются и тают на месте, не перемеща-

ясь к северу — когда южная часть озера очищается ото льда, северная — еще скованна льдами (рис. 6). Поэтому у местных обитателей линька должна либо начинаться и заканчиваться на своих льдах, на месте, либо надолго затягиваться, с негативными последствиями для здоровья животных и изменениями в поведении. В весны с сильными ветрами часть животных с юга может мигрировать в северном направлении (Пастухов, 1993; Петров и др., 2021а). В северной части, наоборот, с момента первых подвижек до полного освобождения акватории ото льда прошло всего 14 дней, однако по имеющейся информации (рис. 6) можно с уверенностью утверждать, что малоподвижный, разрушающийся “на месте” ледяной покров превратился в разреженные ледяные поля максимум за неделю, а еще через 4–5 дней практически исчез. Т.е. времени “жизни” плавающих льдов также, как и в южной части озера, было недостаточно для завершения линьки всей популяцией.

Чтобы масштаб изменений ледового режима был нагляднее, отметим, что в 1936 г. в южной оконечности озера лед был сломан 5 июня, а плавающие льды совершенно исчезли — 9 июня; в районе Ушканьих о-вов — 21 июня и 30 июня, соответственно; в северной части озера в районе р. Сосновка — 28 июня и 5 июля, а в районе пос. Давша — лед исчез 6 июля. Выход нерп на берег начался в районе поселка Давша 7 июля, в районе р. Сосновка — 11 июля, а на Ушканьих о-вах только

27 июля (Иванов, 1938)¹. Но в 1920-х годах лед в южной части Байкала сохранялся 133 дня, в северной части — 149 дней, а период безо льда составлял, соответственно, 232 дня и 216 дней; вскрытие южной части в среднем происходило у р. Б. Голоустная — 26 апреля, у о-ва Ольхон — 14 мая, а в северной части озера — в среднем 27 мая (Сватош, 1925)¹, т.е. картина была достаточно близкой к современной (табл. 1).

Преждевременное разрушение субстрата (льда) может иметь значительные энергетические последствия для тюленей в период линьки. В холодной воде происходит перераспределение кровотока в ущерб периферическим тканям (подкожному жиру и кожно-волосному покрову) (Баранов и др., 1988, 1988а). Это препятствует росту волос и приводит к продолжительным, прерывистым или неудачным циклам линьки (Boily, 1995), поскольку регенерация волосного покрова требует повышенной температуры и адекватного кровоснабжения кожно-волосного покрова (Feltz, Fay, 1966; Fay, Ray, 1968; Ling, 1974), что у тюленей может быть достигнуто только вне воды. Так, пребывание байкальских нерп в тепле (в экспериментальных условиях, близких к условиям летних береговых лежищ) вызывает увеличение минутного объема крови (%) в коже и подкожном жире, соответственно, в 9 раз и 3 раза (в сумме в 5 раз: с 4.5 до 22.0%); такая же динамика и объемной скорости кровотока [мл (мин * 100 г ткани)⁻¹] (Баранов и др., 1992), что способствует нормальному протеканию линьки.

По этим причинам наличие твердого субстрата считается строго необходимым фактором для успешного проведения линьки. Кроме того, продолжительное пребывание в холодной водной среде с высокой теплопроводностью при растянутой линьке может привести к критическим нарушениям терморегуляции — увеличению потерь тепла и увеличению метаболических затрат на линьку. Энергетика линяющих тюленей (семейства Phocidae) изучалась, но были получены разноречивые результаты: сообщалось как о возникновении дополнительных затрат на рост новых волос и компенсацию нарушенной терморегуляции (Worthy et al., 1992), так и об отсутствии таковых (Ashwell-Erickson, Elsner, 1981). Так, взрослый северный морской слон (*Mirounga angustirostris*) за 32 дня “катастрофической линьки” терял ≈25% массы тела, но только около 3.5% общей потери массы было связано с выпадением волосного покрова и эпидермиса (Worthy et al., 1992). Таким образом, линька морского слона малозатратный процесс, несмотря на то что “катастрофический” характер линьки подразумевает

не только смену волос, но и отслаивание и регенерацию кожных покровов, прикрепленных к корням волос. Когда у обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*) и ларги (*Phoca largha*) начались выпадение старых волос и быстрый рост новых, было отмечено понижение стандартного метаболизма (SMR) на 18.6% (по сравнению с уровнем метаболизма в период, предшествующий началу линьки)² (Ashwell-Erickson et al., 2011). Близкие результаты были получены и в предыдущих исследованиях (Ashwell-Erickson, Elsner, 1981; Ashwell-Erickson et al., 1986; Rosen, Renouf, 1998). Полагают, что за счет этого животные могут удовлетворять свои ежедневные потребности в энергии без чрезмерного истощения энергетических резервов во время пребывания на суше. С другой стороны, серый (*Halichoerus grypus*) и гренландский (*Pagophilus groenlandicus*) тюлени, гавайский тюлень-монах (*Neomonachus schauinslandi*) и южный морской слон (*M. leonina*) демонстрируют увеличение метаболизма во время линьки (обзор: Thometz et al., 2021). Возможно, метаболические потребности тюленей во время линьки зависят от продолжительности этого процесса. В частности, у ларги и кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) с коротким периодом линьки (в среднем, соответственно, 33 дня и 28 дней) во время линьки отмечено значительное, но краткосрочное увеличение скорости метаболизма в состоянии покоя (RMR) с пиком в середине периода, в отличие от лахтак/морского зайца (*Erignathus barbatus*), линька которого занимает около 4 мес., а RMR менялась мало (Thometz et al., 2021). Однако у этих видов разные массы тела (и упитанность), и исследователи не уверены, обусловлено ли увеличение метаболических затрат с дополнительными энергетическими тратами на рост новых волос или с тепловыми потерями, связанными с перераспределением кровотока в пользу периферических тканей для поддержания повышенного уровня температуры кожи. У обыкновенного тюленя (продолжительность линьки 28–42 дня) во время линьки увеличивалась потеря тепла через кожу и примерно вдвое возросла скорость метаболизма (по сравнению с RMR) (Paterson et al., 2012, 2021).

Большинство видов тюленей в период линьки не питаются (Beltran et al., 2018), т.е. энергетическая нагрузка на организм линяющих животных еще более возрастает. Такое поведение должно понижать общие энергетические траты животных, а “голодание в этот период является оправданным..., так как погружение в воду за пищу ведет к большим энергетическим потерям, чем дает пища, и затягивает линьку” (Белькович, 1964, с. 45). В ледовых условиях, когда линька байкальской нерпы протекала нормально³, животные много

¹ В первоисточнике даты приведены по старому стилю, здесь — по новому стилю.

² Продолжительность линьки и регенерации волос 120–170 дней (вероятно, из-за содержания в неволе).

времени проводили на плавающих льдах, образуя многочисленные линные залежки. Двигательная и пищедобывательная активность нерп в это время понижалась, и они заметно худели, поскольку животные, находящиеся на льду, “не кормятся в течение длительного времени” (Пастухов, 1993, с. 84). Однако по другим данным линяющие байкальские нерпы продолжают питаться (Иванов, 1938), и их диета мало отличается от таковой не линяющих (Егорова и др., 1992), только в мае–июне пищевая (нырательная) активность сильно сдвигается на ночное время (Петров и др., 1993; Петров, 2008). Но, возможно, питание имеет поддерживающую функцию, поскольку нерпы все же худеют (Пастухов, 1993), что свидетельствует о больших метаболических затратах в период линьки. Но наши наблюдения показывают, что во время растянутой линьки диффузного характера упитанность нерп на береговых лежбищах высокая, как весной, так и осенью (рис. 1, 3, 5).

Сроки линьки у тюленей измениться не могут, этот процесс не может начаться, например, раньше. Механизм координации линьки с другими событиями жизненного цикла сложный и активно изучается. В механизме линьки ластоногих участвует комбинация нервных и эндокринных процессов, которые запускаются при соответствующем сочетании внутренних факторов (биологические часы, физиологическое состояние организма) и внешних сигналов (фотопериод, температурные циклы) (Helm et al., 2013; Schor et al., 2017). У серого, гренландского и кольчатого тюленей во время линьки зарегистрировано повышение уровня гормонов щитовидной железы (Boily, 1996; John et al., 1987; Routti et al., 2013), которые, кроме прочего, стимулируют рост новых волос (Ramot et al., 2009). У ларги непосредственно перед линькой уровень гормонов щитовидной железы снижается до минимума, а затем повышается до максимальных значений в период наиболее быстрого роста волос (Ashwell-Erickson et al., 1986). Отмечены уменьшение уровня кортизола и увеличение концентрации гормонов щитовидной железы в сыворотке крови на этапе активного роста волос у обыкновенного тюленя и ларги (Ashwell-Erickson et al., 2011). Особый интерес исследователей обусловлен тем, что у ластоногих повышенные энергетические траты на линьку совпадают по времени с ослабленным физическим состоянием, которое возникает в конце периода лактации (Shero et al., 2015; Champagne et al., 2015). В период лактации у самок тюленей низкий уровень эстрогена (половой гормон); он начинает повышаться после спаривания и как только эмбрион начинает развиваться. Повышенный уровень эстрогена и кортизола, как и тестостерона у самцов, подавляют

начало линьки и препятствуют росту волос, но, с другой стороны, тироксин и прогестерон способствуют синтезу волос (Daniel et al., 2003). Поэтому у неполовозрелых особей линька начинается раньше, чем у репродуцирующих особей. Для инициации линьки самок нужно, чтобы уровень кортизола понизился, что и происходит во время эмбриональной диапаузы, когда оплодотворенная яйцеклетка остается в состоянии покоя (эмбрион не развивается). Диапауза у байкальской нерпы продолжается 3–4 мес. (Пастухов, 1993), она удлиняет период беременности, в результате чего потомство нерпы появляется на свет при наиболее благоприятных условиях окружающей среды. Кроме того, период линьки — это период имплантации эмбриона, плохое физическое состояние организма и повышенная концентрация кортизола могут отрицательно влиять на возникновение беременности, что, вероятно, и наблюдалось у байкальской нерпы в 1981 г., когда в результате необычно раннего разрушения льда в северной части озера (льды исчезли 23 мая — в среднем на 20 дней раньше обычных сроков) нормальное протекание линьки было нарушено, а осенью яловость самок увеличилась с 15 до 63% — это был “экстремальный” год в жизни нерпы (Пастухов, 1993). В большинстве случаев у самок был нарушен процесс имплантации оплодотворенной яйцеклетки (бластоциста) в слизистую оболочку матки, а также наблюдались резорбция эмбрионов на ранних стадиях развития и двукратное удлинение эмбриональной диапаузы (Пастухов, 1993, с. 88–89). В 1981 г. все животные, добытые 17–23 мая с плавающих льдов, находившиеся в состоянии продолжения линьки, но были хорошо упитаны, а в октябре–ноябре в научно-промысловых выборках 2% животных были в стадии интенсивной линьки, 39% — в стадии “полностью незавершенной линьки” и 31% — с ослабленным, не доросшим до нормы волосом (Пастухов, 1993). В последующие годы ледовый режим не отличался от обычного, но с 1990-х годов, и особенно в 2000-х, подобные “экстремальные” ледовые условия стали повторяться регулярно, однако столь явного влияния на репродуктивную активность самок они уже не оказывали.

При недостаточном питании у обыкновенного тюленя начало линьки задерживается (Daniel et al., 2003), а у плохо упитанных байкальских нерп, возможно, линька еще и затягивается, что могло быть причиной увеличения количества нерп на береговых лежбищах (Иванов, 1938), а не только раннее исчезновение плавающих льдов. Иванов предполагал существование и обратной связи — у хорошо упитанных особей линька начинается раньше и протекает быстрее. При этом порядок выхода и поведение при выходе нерп на камни, описанные Ивановым (1938), сильно отличаются от того, что наблюдаем мы. Неясно, как установили, что “почти ежедневно к каждому лежбищу

³ Имеется в виду, как протекала линька до резкого потепления, в частности, в 1970–1990-х гг.

подходят нерпы с лежбищ, лежащих севернее, а бывшие здесь уходят на лежбища, лежащие южнее” (Иванов, 1938, с. 59), тем более что на лежбищах очень мало нерп. Например, с 8 июля по 18 августа 1935 г. на лежки вышло 142 нерпы, а подходили к лежбищу — 362, а с 9 июля по 2 августа 1936 г. — соответственно, 9 особей и 129 особи⁴ (температура поверхностного слоя воды не превышала 6,2°C) (Иванов, 1938).

Особь, залегающая на достаточно плоском Камушке, по сравнению с одиночными особями или нерпами, лежащими на небольших камнях, выступающих из воды, могут иметь преимущество в поддержании термогенеза за счет высокой агрегации и возникновения на Камушке более теплого микроклимата в результате нагревания его поверхности. Если на Камушке возникает среда, более благоприятная для линьки, то становится понятно, почему этот лежбищный участок очень “популярен” у нерп и почему на нем можно ожидать большую долю линяющих особей по сравнению с залежками других локаций. Нечто подобное отмечено на лежбищах южного морского слона (Chaise et al., 2018).

Мы не можем с уверенностью сказать, насколько состояние животных, посещающих лежбища, отражают состояние всей популяции, но питаем оптимизм, что в берегах нуждается незначительная часть популяции, однако она больше, чем считали раньше (Пастухов, 1993). Большое относительное количество животных со всевозможными патологическими проявлениями на теле (табл. 1) свидетельствует о том, что такие животные нуждаются в лежбищах (Петров, 1997) (например, в июне–августе 2021 г. на Камушке таких нерп было 30–38% средней численности нерп на залежке), как и особи с затянувшейся линькой, которая сама, вероятно, провоцирует возникновение болезненных проявлений. Однако согласно нашим наблюдениям, нерпы периодически добровольно покидают лежбище, несмотря на то что линька у животных не закончилась. Почему это происходит? Считалось, что нерпы каждый день уходят с лежбищ на кормежку (Пастухов, 1993), но нередко животные остаются на лежбищах на ночлег (Купчинский и др., 2021; Петров и др., 2021a) и, скорее всего, не покидают район лежбищ по 2–3 дня (Иванов, 1938). Кроме того, голод не является причиной ухода животных с берега в “море”, поскольку нерпа может долгое время не питаться без негативных последствий (за счет жировых запасов) (Гурова, Пастухов, 1974). Тем не менее нерпы время от времени покидают лежбище. Примечательно, что уходят все нерпы, вклю-

чая линяющих, и нередко лежбища пустуют по несколько дней, в том числе и в благоприятную погоду. Этот факт подтверждает гипотезу о групповом обитании байкальской нерпы, по крайней мере, в период полой воды (Иванов, 1938; Петров и др., 2021), но не объясняет причину ухода. Прежде считали, что с летних лежбищ нерпа уходит в районы формирования первых льдов, причем описывали, с какого лежбища куда направляются животные (Пастухов, 1961, 1993). Эти умозаключения ничем не подтверждены, да и невозможны с точки зрения логики, не говоря о том, что численность нерп, например, на лежбищах Ушканьих овов в сентябре–октябре и в Чивыркуйском заливе в октябре–ноябре (куда якобы направляются нерпы с островов) несопоставима.

Судьба особей байкальской нерпы, у которых линька не завершилась до глубокой осени, неизвестна. Особая опасность может грозить взрослым самкам, участвующим в воспроизводстве популяции. Как сказано выше, растянутая линька может негативно отразиться на эмбриогенезе, особенно на начальных стадиях. В крайних случаях самки вообще могут не забеременеть. Надежных данных о репродуктивной активности самок байкальской нерпы в 2020-х годах мы не имеем. Единственная публикация, касающаяся этого вопроса (Ткачев и др., 2016), не вызывает нашего доверия, однако, судя по приведенным в ней данным, проблем с воспроизводством в 2010-х гг. у нерпы не было — согласно нашему расчету (по данным цитируемых авторов) яловость самок репродуктивного возраста ($\geq 4^+$ лет) составляла 32%, т.е. сопоставима с показателем, отмеченным в 2000–2004 гг. (29%) (Петров, Ткачев, 2006). Однако в последние годы яловость самок у байкальской нерпы высокая — около 57% (личное сообщение В.В. Ткачева), о чем косвенно свидетельствует высокая упитанность нерп, выходящих на лежбище сразу после исчезновения льдов (Купчинский и др., 2021). К сожалению, исследователи, проводящие мониторинг состояния популяции нерпы, не уделяют внимания линьке и не фиксируют ее наличие или отсутствие (при сборе материалов в октябре–ноябре).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Когда изменение ледового режима достигает критического уровня, при котором плавающие льды уже не могут быть достаточным субстратом для линьки какой-то части популяции, выход на берег большого количества байкальских нерп (Petrov et al., 2021) можно рассматривать как вынужденную меру, как адаптацию к меняющимся условиям обитания, направленную на минимизацию дополнительных энергетических затрат на завершение неоконченной линьки (Paterson et al., 2012, 2021). “Экстремальный” 1981 г. ярко проде-

⁴ По контексту статьи на Ушканьих островах тогда добывали нерп огнестрельным оружием, может быть, только с научными целями. Все даты из работы Т.М. Иванова даны по “новому” стилю

монстрировал важность нормального протекания линьки, но, похоже, что за прошедшее время популяция смогла каким-то образом отреагировать на изменяющиеся условия — во всяком случае, угнетения репродукции самок, по имеющимся сведениям, долгое время не наблюдалось. Но если темпы адаптации животных к меняющимся условиям не соответствует темпам потепления климата, функциональная эффективность линьки может быть подорвана (Stocker, 2014), и примеры тому в животном мире есть (Beltran et al., 2018). Не исключено, что подобная ситуация сложилась или складывается у байкальской нерпы — изменения регионального климата, в частности, ледового режима на Байкале происходят стремительно. Теперь по ледовым условиям чуть ли не каждый год становится “экстремальным”, и большое количество животных не успевают вылинять на плавающих льдах и выходят на берег (Petrov et al., 2021). Наблюдения показывают, что у многих животных, выходящих на береговые лежбища даже осенью, процесс смены волосаного покрова далек от завершения, линька приобретает патологический характер и вряд ли завершается к зиме. Дальнейшая судьба таких животных неизвестна. По мнению Пастухова (1993), если такие неблагоприятные для линьки годы (как 1981) стали бы “постоянным явлением”, то “популяция нерпы пошла бы резко на убыль”, чего, судя по оценкам ее численности (Ткачев и др., 2016), до недавних пор не происходило. Однако высокая яловость самок в последние годы (57%) может быть и прямым следствием нарушения линьки, и может отражать процесс саморегуляции (сокращения) численности популяции. Полученные данные свидетельствуют о необходимости усиления мер, направленных на сохранение мест возможного образования береговых залежек, необходимых животным для завершения линьки. Эти данные прямо указывают на недопустимость нарушения покоя линяющих нерп на лежбищах, поскольку чрезмерный фактор беспокойства может играть существенную негативную роль, отражаясь на физическом состоянии (здоровье) животных. Допуск людей в эти локации должен быть строго ограничен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов В.И., Баранов Е.А., Елагин О.К., Петров Е.А., Шошенко К.А., 1988. Кровоток в коже и подкожном жире байкальской нерпы // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. № 3. Т. 24. С. 437–444.
- Баранов В.И., Елагин О.К., Петров Е.А., Чермных Н.А., Шошенко К.А., 1988а. Региональный кровоток при охлаждении и обогреве у байкальской нерпы // Экология. № 6. С. 75–77.
- Баранов В.И., Елагин О.К., Корохов В.П., Петров Е.А., Чермных Н.А., Шошенко К.А., 1992. Органное кровоснабжение байкальской нерпы при изменении температуры и нырянии // Бионика. Вып. 22. С. 98–109.
- Белькович В.М., 1964. Строение кожного покрова некоторых ластоногих // Морфологические особенности водных млекопитающих. М.: Наука. С. 5–47.
- Гурова Л.А., Пастухов В.Д., 1974. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука. 186 с.
- Егорова Л.И., Елагин О.К., Иванов М.К., Казачишина И.Ю., Петров Е.А., 1992. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 1. Метод и результаты исследования питания в конце 80-х гг. // Сибирский биологический журнал (Известия СО РАН). № 4. С. 40–47.
- Иванов М.К., 1982. Кожно-волосаный покров байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск: Наука. С. 20–39.
- Иванов Т.М., 1938. Байкальская нерпа, ее биология и промысел // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. Т. 8. Вып. 1–2. С. 1–119.
- Куимова Л.Н., Шерстянкин П.П., 2008. Анализ изменчивости характеристик ледового режима озера Байкал и Арктики по материалам наблюдений с 1950 г. // Изменение климата Центральной Азии: социально-экономические и экологические последствия. Материалы Международного симпозиума (24 октября 2008 г., Чита, Россия). Чита: Изд-во ЗабГГПУ.
- Купчинский А.Б., Петров Е.А., Овдин М.Е., 2021. Первый опыт применения дистанционного мониторинга берегового лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Биота и среда природных территорий. № 2. С. 77–94.
- Пастухов В.Д., 1961. Об осеннем и раннезимнем распределении нерпы на Байкале // Известия СО АН СССР. № 2. С. 108–115.
- Пастухов В.Д., 1993. Байкальская нерпа: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: ВО Наука. 272 с.
- Петров Е.А., 1997. Распределение байкальской нерпы *Pusa sibirica* // Зоологический журнал. Т. 76. № 10. С. 1202–1209.
- Петров Е.А., 2008. Все о байкальской нерпе. Улан-Удэ: Изд-во “Бэлинг”. 208 с.
- Петров Е.А., Сиделева В.Г., Стюарт Б., Мельник Н.Г., 1993. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 5. Нырятельное поведение и экология питания // Сибирский биологический журнал. № 6. С. 32–41.
- Петров Е.А., Ткачев В.В., 2006. Сравнение половозрелой структуры и репродуктивной активности нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) из двух географически удаленных районов озера Байкал // Вестник Бурятского Университета. Серия 2. Биология. Вып. 8. С. 246–255.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фялков В.А., 2021. К вопросу о значении береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в условиях потепления климата // Международный научно-исследовательский журнал. Екатеринбург. № 3 (105). Ч. 2 (март). С. 42–47.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фялков В.А., Бадардинов А.А., 2021а. Значение берега в жизни байкаль-

- ской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin, 1788, Pinnipedia). № 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на о. Тонкий (Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видео наблюдений // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 823–840.
- Сватовиш З.Ф., 1925. Байкальский тюлень (*Phoca baicalensis*) и промысел его // Природа и охота / Под ред. Н. Шарлеманя. Изд-во ВУСОР. С. 28–49.
- Ткачев В.В., Варнавский А.В., Бобков А.И., Тугарин А.И., 2016. Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 3. № 1 (9). С. 53–63.
- Фиалков В.А., Бадардинов А.А., Кузеванова Е.Н., Егранов В.В., 2013. Совершенствование метода дистанционного мониторинга за флорой и фауной ООПТ Байкальской природной территории // Вестник ИРГСХА. Вып. 57. Ч. 2. С. 149–155.
- Фиалков В.А., Бадардинов А.А., Егранов В.В., Мельников Ю.И., 2014. Байкал в режиме реального времени: технические решения и научно-просветительские задачи // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Материалы III Всерос. науч.-практ. конференции. Пос. Листвянка, Иркутская область 23–30 сентября 2014 года / Отв. ред. О.Т. Русинёк. Иркутск: Изд-во Института географ. им. В.Б. Сочавы СО РАН. С. 476–483.
- Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Цехановский В.В., 1991. Многолетние изменения ледово-термического режима на Байкале // Мониторинг и оценка состояния Байкала и Прибайкалья: Материалы VI Всесоюз. байкальской школы-семинара. Ин-т глобального климата и экологии. Л.: Гидрометеиздат. С. 64–70.
- Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Синюкович В.Н., Цехановский В.В., 2002. О проявлении на Байкале глобальных изменений климата в XX столетии // Доклады Академии Наук. Т. 383. № 3. С. 397–400.
- Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Синюкович В.Н., 2014. Тенденции изменения абиотических условий в Байкале в современный период // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Материалы III Всерос. науч.-практ. конференции (23–30 сентября 2014 г., пос. Листвянка, Иркутская область). Иркутск. С. 311–318.
- Ashwell-Erickson S., Elsner R., 1981. The energy cost of free existence for Bering Sea harbor and spotted seals // The eastern Bering Sea shelf: oceanography and resources. Vol. II. Washington. U.S. Department of Commerce, Office of Marine Pollution Assessment. P. 869–899.
- Ashwell-Erickson S., Fay F.H., Elsner R., Wartzok D., 1986. Metabolic and hormonal correlates of molting and regeneration of pelage in Alaskan harbor and spotted seals (*Phoca vitulina* and *Phoca largha*) // Can. J. Zool. V. 64. P. 1086–1094.
- Ashwell-Erickson S., Fay F.H., Elsner R., Wartzok D., 2011. Metabolic and hormonal correlates of molting and regeneration of pelage in Alaska harbor and spotted seals (*Phoca vitulina* and *Phoca largha*) // Can. J. of Zool. V. 64(5). P. 1086–1094.
- Beltran R.S., Burns J.M., Breed G.A., 2018. Convergence of biannual molting strategies across birds and mammals // Proc. R. Soc. B 285: 20180318. P. 1–10.
- Boily P., 1995. Theoretical heat flux in water and habitat selection of phocid seals and beluga whales during the annual molt // J. Theor. Biol. V. 172. P. 235–244.
- Boily P., 1996. Metabolic and hormonal changes during the molt of captive gray seals (*Halichoerus grypus*) // Am. J. Physiol. V. 5. P. 1051–1058.
- Chaise L.L., McCafferty D.J., Krellenstein A., Gallon S., Paterson W.D., Thery M., Ancel A., Gilbert C., 2018. Environmental and physiological determinants of huddling behavior of molting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) // Physiol. Behav. V. 1 (199). P. 182–190.
- Champagne C., Tift M., Houser D., Crocker D., 2015. Adrenal sensitivity to stress is maintained despite variation in baseline glucocorticoids in moulting seals // Conserv. Physiol. V. 3. P. 1–11.
- Daniel R.G., Jemison L.A., Pendleton G.W., Crowley S.M., 2003. Molting phenology of harbor seals on Tugidak Island, Alaska // Mar. Mam. Sci. V. 19. P. 128–140.
- Fay F.H., Ray G.C., 1968. Influence of climate on the distribution of walruses, *Odobenus rosmarus* (Linnaeus). 1. Evidence from thermoregulatory behavior // Zoologica. № 53. P. 1–18.
- Feltz E.T., Fay F.H., 1966. Thermal requirements *in vitro* of epidermal cells from seals // Cryobiology. V. 3. P. 261–264.
- Helm B., Ben-Shlomo R., Sheriff M.J., Hut R.A., Foster R., Barnes B.M., Dominoni D., 2013. Annual rhythms that underlie phenology: biological timekeeping meets environmental change // Proc. R. Soc. Lond. B 280, 20130016. P. 1–10.
- John T.M., Ronald K., George J.C., 1987. Blood levels of thyroid hormones and certain metabolites in relation to moult in the harp seal (*Phoca groenlandica*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 88A. P. 655–657.
- Ling J.K., 1974. The integument of marine mammals // Functional anatomy of marine mammals 2. Ed. Harrison R.J. London: Academic Press. P. 1–44.
- Paterson W.D., Sparling C.E., Thompson D., Pomeroy P., Currie J.I., McCafferty D.J., 2012. Seals like it hot: Changes in surface temperature of harbour seals (*Phoca vitulina*) from late pregnancy to moult // J. Thermal Biol. V. 37 (6). P. 454–461.
- Paterson W.D., Moss S.E., Ryan M., John C.I., McCafferty D.J., Thompson D., 2021. Increased Metabolic Rate of Hauled-Out Harbor Seals (*Phoca vitulina*) during the Molt // Physiol. Biochem. Zool. V. 94 (3). P. 152–161.
- Petrov E.A., Kupchinsky A.B., Fialkov V.A., 2021. Summer coastal rookeries and perspectives of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) population in the conditions of the global warming // Biosyst. Divers. V. 29 (4). P. 387–392.
- Ramot Y., Paus R., Tiede S., Zlotogorski A., 2009. Endocrine controls of keratin expression // BioEssays. V. 31. P. 389–399.
- Routti H., Munro B., Lydersen C., Bäckman C., Arukwe A., 2010. Hormone, vitamin and contaminant status during molting and fasting period in ringed seals (*Phoca hispida*) from Svalbard // Comp. Biochem. Physiol. Part A. V. 155 (1). P. 70–76.
- Rosen D.A.S., Renouf D., 1998. Correlates of seasonal changes in metabolism in Atlantic harbour seals (*Phoca vitulina concolor*) // Can. J. Zool. V. 76. P. 1520–1528.
- Schop J., Aarts G., Kirkwood R., Cremer J.S., Brasseur S.M., 2017. Onset and duration of gray seal (*Halichoerus grypus*)

- molt in the Wadden Sea, and the role of environmental conditions // *Mar. Mam. Sci.* V. 33. P. 830–846.
- Shero M.R., Krotz R.T., Costa D.P., Avery J.P., Burns J.M.*, 2015. How do overwinter changes in body condition and hormone profiles influence Weddell seal reproductive success? // *Functional Ecology*. P. 1–14.
- Stocker T.*, 2014. Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 32 p.
- Thometz N., Hermann-Sorensen H., Russell B., Rosen D.A.S., Reichmuth C.*, 2021. Molting strategies of Arctic seals drive annual patterns in metabolism // *Conserv. Physiol.* V. 9 (1). P. 1–14.
- Worthy G., Morris P., Costa D., Le Boeuf B.*, 1992. Molt energetics of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) // *J. Zool.* V. 227. P. 257–265.

EXTENDED MOLTING AGAINST THE BACKGROUND OF CLIMATE WARMING IS THE MAIN REASON FOR THE EMERGENCE OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA*, PINNIPEDIA) TO COASTAL ROOKERIES

E. A. Petrov¹, *, A. B. Kupchinsky¹

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

*e-mail: evgen-p@yandex.ru

An analysis of the video films taken at a Baikal seal rookery in 2011–2021 on the Long Island, Ushkany Islands, northern Lake Baikal, showed that the total number and time of the emergence of animals on the shore were determined by the time of the disappearance of ice in the northern part of the lake. Yet, regardless of the ice regime, a significant part of the animals (up to 80%) leaving land continued molting. At the same time, the nature of molting (its topology) was disturbed in the vast majority of cases, molting being diffuse in character, often with elements of pathological manifestations. The number of molting individuals (in %) decreased by autumn, but still remained large, even though such dynamics were observed not every year. Incomplete molting did not interfere with animals' fattening, as most seals were well or very well fed (especially by autumn), with individuals leaving the rookery immediately after the disappearance of ice also being well fat. At the same time, animals in coastal haulouts showed pathologies of the skin and hairline annually, the occurrence of which was probably associated, among other things, with abnormal molting. A large number of animals seem to leave for wintering with an incomplete molt, with their further fate being unknown. The data obtained indicate that disturbing the dormancy of molting seals on rookeries is inadmissible, since the excessive factor of disturbance (observed at the rookery at the present time) can play significant negative roles through affecting the physical condition (health) of animals.

Keywords: coastal haulouts, molt, ice cover regime

УДК 574.2:599.32

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ И ПОТРЕБНОСТИ В КОРМАХ И ЭНЕРГИИ У ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ (*MERIONES MERIDIANUS*, GERBILLIDAE, RODENTIA) В УСЛОВИЯХ НЕВОЛИ

© 2023 г. Р. Р. Омаров^а, *, К. З. Омаров^а

^аПрикаспийский институт биологических ресурсов — обособленное подразделение
ФГБУН Дагестанского федерального исследовательского центра РАН,
Махачкала, 367032 Россия

*e-mail: rizvan12345@rambler.ru

Поступила в редакцию 17.03.2022 г.

После доработки 15.10.2022 г.

Принята к публикации 20.10.2022 г.

Изучение возрастных особенностей количественных и качественных аспектов питания и энергетики полуденной песчанки в условиях неволи показало, что величина потребления различных типов кормов в неволе колеблется от 4.2 до 7.5 г сухого вещества на одну особь в сутки и зависит от возраста животных и качества задаваемых кормов. Абсолютное потребление сухого вещества достигает максимума при влажности, близкой к 50–55%. Абсолютные величины потребления кормов взрослыми животными оказываются в 1.3–1.5 раза выше, чем у молодых. Относительный уровень (на 10 г массы тела) потребления кормов в 1.1–1.3 раза, а относительные потребности в энергии в 1.2–1.5 раза выше у молодых животных, чем у взрослых. Если учесть, что относительные энергетические потребности молодых песчанок выше, а абсолютные величины их питания ниже, чем у взрослых, то для обеспечения энергетического баланса они, по сравнению со взрослыми особями, нуждаются в более питательных кормах. Следовательно, и в природе молодые животные должны быть более требовательны к качеству кормов и поэтому любые изменения количества и качества кормовых ресурсов будут отражаться в первую очередь на состоянии и выживаемости молодых особей.

Ключевые слова: Северо-Западный Прикаспий, полуденная песчанка, питание, трофоэкология, трофоэнергетика, энергетический баланс

DOI: 10.31857/S0044513423020101, **EDN:** HQHNRW

Полуденная песчанка (*Meriones meridianus* Pallas 1773) относится к числу важнейших видов грызунов аридных регионов Старого Света, населяющих огромные пространства от Северного и Северо-Западного Прикаспия до Алашаня, Внутренней Монголии и Шаньси; на север до Волгограда, низовий Уила, верховий Эмбы, Бетпак-Далы, северного Прибалхашья, Джунгарии и Тувы; на юг до Цайдама, Кашгарии, североафганских равнин, центрального Ирана; возможно, населяет южный Афганистан (Сейстан) и прилегающую часть западного Пакистана, т.к. ее присутствие указано вдоль всей восточной границы Ирана (Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 1990; Павлинов, 2002). Благодаря своей массовости, активной роющей и пищедобывательной деятельности полуденная песчанка является одним из наиболее значимых видов грызунов степных и полупустынных ландшафтов Северо-Западного Прикаспия. Доступность и удобство работы с этим видом позволяют использовать его в качестве модельного объекта для решения ряда теоретических и прак-

тических вопросов современной экологии. Отдельные стороны экологии, такие как динамика численности, характер размножения, сезонная динамика рациона полуденной песчанки в условиях Северо-Западного Прикаспия достаточно хорошо изучены (Шилова и др., 2000; Стахеев, 2012; Омаров К.З. и др., 2015; Tchabovsky et al., 2016, 2019; Омаров Р.Р. и др., 2018; Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2019). В то же время для понимания закономерностей географического распространения и биотопической приуроченности, особенностей экологии и динамики численности, а также трофической роли полуденной песчанки в аридных экосистемах Северо-Западного Прикаспия важно оценить трофо-энергетический потенциал этого вида. Непременное условие жизнеспособности живых организмов — поддержание положительного энергетического баланса, который достигается только в условиях полноценного питания.

Цель настоящего исследования — изучение возрастных особенностей количественных и ка-

чественных аспектов питания и энергетики полуденной песчанки, а именно соотношения двух составляющих энергетического баланса: потребления организмом материальных и энергетических ресурсов (питание) и их расхода на жизнедеятельность (метаболизм) в условиях неволи.

Все исследования на подопытных животных были проведены в соответствии с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденными распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены на особях полуденной песчанки (*Meriones meridianus nogaorum* Нер-тнер 1927), добытых в районе южной оконечности Кумского песчаного массива (15 км южнее р. Кумы) на территории “Биосферной станции” ПИБР ДФИЦ РАН (44.40720 с.ш., 46.24771 в.д.). Растительность данной территории представлена псаммофитными сообществами на разбитых песках (джузгун, тамарикс, полынь таврическая и др.). В растительном покрове доминируют разнотравно-житняковые, житняково-ковыльные, житняково-прутняковые, солянково-полынные, эфемерово-полынные и другие ассоциации (Магомедов, Муртазалиев, 2001). Продуктивность биоценоза также существенно меняется по сезонам и колеблется в пределах от 3 до 12 ц на 1 га (Омаров К.З. и др., 2015). Плотность населения полуденных песчанок в районе исследований колеблется в сезонном цикле от 10 до 24 особей/га (Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2019).

Основу рациона полуденной песчанки в Северо-Западном Прикаспии зимой составляют семена щирицы белой (*Amaranthus albus*), полыни таврической (*Artemisia taurica*), житняка сибирского (*Agropyron sibiricum*), житняка пустынного (*Agropyron desrtorum*) — 55–60% и луковицы мятлика луковичного (*Poa bulbosa*) — 30–35%, а на долю вегетирующих частей кохии стелющейся (*Kochia prostrata*) и полыни таврической приходится 5–10%. Весной основу рациона составляют листья и стебли одуванчика обыкновенного (*Taraxacum officinale*), липучки оттопыренной (*Lapulla squarrosa*), люцерны голубой (*Medicago caerulea*) и люцерны маленькой (*Medicago minima*) — 70%, луковицы мятлика луковичного — 20%, а также семена вероники весенней (*Veronica verna*) и смолевки куриной (*Silene cyri*) — 10%. Летом в рационе полуденных песчанок преобладают семенные корма, на долю которых приходится 60–70%. В этот период полуденные песчанки также используют в питании листья и стебли щирицы белой, гелиотропа мелкоцветкового (*Heliotropium micranthos*), полыни таврической, житняка пу-

стынного — 30–40%. В осенний период в рационе также преобладают семена различных видов растений — 65–70% и луковицы мятлика луковичного — 25%, а на долю вегетативных частей полыни таврической приходится 5–10% (Омаров К.З. и др., 2015; Омаров Р.Р. и др., 2018).

В условиях аридной зоны Северо-Западного Прикаспия для полуденных песчанок характерен высокий уровень смертности молодых особей. В годы наших исследований смертность молодых особей первого помета колебалась в пределах 30–65%, а смертность второго помета 20–50% (Омаров К.З. и др., 2015).

Интенсивность питания полуденной песчанки в условиях неволи проводили по стандартной методике путем кормления животных в балансовых клетках (Абатуров, 1980). Для опытов подбирали зверьков разного пола и возраста, которых предварительно 5–10 дней содержали в клетках, чтобы они привыкали к условиям неволи и типу задаваемого корма. Учитывая пищевые предпочтения полуденных песчанок в природе, подопытным зверькам скармливали в изобилии вместе или раздельно корма, различающиеся по влажности и питательности: концентрированные корма (зерна пшеницы (при отсутствии воды для питья) естественной влажности — 2.2–7.6% и влажные, т.е. смоченные в воде, — 35.1%), сочные корма (корнеплоды моркови с естественной влажностью 86.8–88.6%), а также смеси этих кормов (влажные зерна пшеницы и корнеплоды моркови с общей влажностью 43–45%) (табл. 1). При расчете влажности смешанного корма в каждом суточном опыте исходили из потребленной доли пшеницы и моркови с учетом их влажности. Корм во всех опытах задавали в неограниченном количестве. При смешанном кормлении обеспечивался избыток каждого компонента корма и поэтому состав потребленной пищи определялся потребностями самих животных. Уровень потребления каждого из компонентов смеси рассчитывали отдельно. Переваримость кормов рассчитывали исходя из количества съеденного зверьками корма и выделенных ими экскрементов (Абатуров, 1980). Зная переваримость каждого компонента смеси, рассчитывали и общее потребление энергии в смеси. Опыты проводили круглогодично. За 2017–2020 гг. проведено 18 серий, включающих 178 суточных опытов на 27 зверьках разного возраста. Подопытных зверьков, масса тела которых составляла 20–30 г, условно относили к молодым животным. Этих зверьков мы вылавливали в природе в период размножения полуденных песчанок (в течение мая), и они морфологически были легко отличимы от взрослых животных. Кроме того, в период проведения учетных работ по показателям массы тела такие песчанки соответствовали молодым зверькам (juvenis), возраст которых был определен по степени стертости

Таблица 1. Содержание питательных веществ и энергии в задаваемых кормах (в пересчете на 100 г абсолютно сухого вещества)

Вид корма	Влажность, %	Протеин, %	Жир, %	Клетчатка, %	БЭВ, %	Энергетическая ценность, кДж
Зерно пшеницы	2.2–35.1	13.2	4.48	4.99	74.9	1808
Корнеплоды моркови	86.8–88.6	16.1	1.00	15.02	56.8	1583

Таблица 2. Переваримость кормов и их смесей полуденной песчанкой ($X \pm S_x$), %

Вид корма	Взрослые	Молодые
Пшеница сухая	89.3 ± 0.50 ($n = 25$)	91.0 ± 0.46 ($n = 33$)
Морковь	81.6 ± 1.76 ($n = 29$)	88.0 ± 0.73 ($n = 27$)
Пшеница сухая + морковь	89.7 ± 0.50 ($n = 33$)	91.5 ± 0.32 ($n = 31$)

n – число суточных опытов по питанию, использованных для расчета средней переваримости. Пшеница сухая – зерна пшеницы естественной влажности.

коренных зубов (Руденчик, 1962). Животных с массой тела более 30 г условно отнесли к возрастной группе “взрослых” животных, хотя по методике Руденчика (1962) здесь можно выделить две возрастные группы: взрослые и полувзрослые. Для достижения целей данной работы не было необходимости в таком дроблении, поэтому мы считали их одной группой – “взрослые”.

Каждая серия опытов длилась от 5 до 15 сут. На основе данных по калорийности и переваримости этих кормов рассчитывали энергетическое обеспечение полуденных песчанок различных возрастных групп для конкретных условий опыта. Энергетическую и питательную (количество протеинов, жиров, углеводов и БЭВ) ценность кормов определяли по данным химических анализов (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Переваримость кормов. Одним из важнейших показателей качества кормов растительного происхождения является величина их переваримости. Известно, что растительноядные млекопитающие, использующие в пищу различные по составу корма, перерабатывают неодинаковые доли потребленного корма (Мак-Дональд и др., 1970; Томме и др., 1970; Renecker, Hudson, 1986; Абатуров, 1980; Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, Омаров, 1994; Абатуров, Хашаева, 1995; Абатуров, 2021). Данные по уровню переваримости различных типов кормов, которые скормливали полуденным песчанкам в условиях неволи, приведены в табл. 2.

Переваримость кормов ($n = 27$) во всех случаях была высокой и колебалась в пределах 73–92%. Максимальные величины переваримости характерны для зерен пшеницы (86.4–92.6%), незначительно уступают им смеси кормов (87.1–92.1%). Переваримость корнеплодов моркови с относи-

тельно высоким содержанием клетчатки, как и ожидалось, была самой низкой (73.4–85.6%). Сравнительный анализ данных по переваримости кормов у взрослых и молодых животных (t -критерий Стьюдента, $n = 30$) показал, что достоверных различий между ними не имеется ($t = 1.14$, $p = 0.26$).

Влияние влажности кормов на их потребление. Для оценки уровня потребления тех или иных кормов мы сравнивали их суточное потребление в сыром весе, в большей степени отражающее их естественный объем (табл. 4). Оказалось, что потребление сочных кормов (морковь) при естественной влажности (86–88%) было достаточно большим (40–50 г в сутки) и, по-видимому, ограничивалось емкостью пищеварительного аппарата, а также скоростью его продвижения по пищеварительному тракту. Потребление моркови значительно превышало потребление сухого зерна (3–6 г, 7.6% влажности) и влажного зерна (10–12 г, 35.1% влажности) (табл. 3, 4). При использовании смешанных рационов (зерно + морковь) наблюдалась та же картина. Потребление моркови в естественном сыром виде оставалось высоким и достигало 10–15 г, что превышало долю зерна (5–7 г) в общей массе потребленного корма.

Таким образом, абсолютные величины потребления корма песчанками при его избытке для пшеницы не превышают 5–6 г сырого вещества на одну особь в сутки, а для моркови – 41–42 г. В смешанных рационах при избытии каждого компонента корма предпочтение отдается сочным корнеплодам при естественной влажности. Во всех остальных случаях, когда зверькам скормливали только один тип корма, наибольший уровень потребления отмечен на семенных кормах, что отражает особенности питания песчанок в природе.

Как известно, на величину потребления большое влияние оказывает влажность корма. Наши

Таблица 3. Показатели питания полуденной песчанки в условиях неволи ($X \pm S_x$)

Вид корма	Масса тела, г	Потребленный корм (абсолютно сухое вещество в сутки)		Экскременты (абсолютно сухое вещество в сутки), г/особь	Переваримость, %	Усвоенный корм (абсолютно сухое вещество в сутки)		Среднесуточный привес массы тела	
		г/особь	г/М г ^{0.698}			г/особь	г/М г ^{0.698}	г/особь	г/М г ^{0.698}
Морковь	32.7 ± 2.44	4.5 ± 0.97	0.4 ± 0.09	0.7 ± 0.11	84.5 ± 3.11	3.8 ± 0.67	0.3 ± 0.09	0.1 ± 0.013	0.09 ± 0.01
Пшеница сухая	32.8 ± 3.16	4.8 ± 0.24	0.4 ± 0.08	0.5 ± 0.03	90.2 ± 2.29	4.4 ± 0.16	0.4 ± 0.01	0.1 ± 0.019	0.06 ± 0.01
Пшеница сухая + морковь	36.5 ± 2.49	6.9 ± 0.68	0.6 ± 0.07	0.7 ± 0.05	90.5 ± 1.94	6.2 ± 0.51	0.5 ± 0.08	0.2 ± 0.014	0.02 ± 0.01
Пшеница влажная	33.4 ± 1.70	7.3 ± 0.38	0.7 ± 0.03	0.5 ± 0.04	92.7 ± 0.50	6.8 ± 0.37	0.6 ± 0.03	0.2 ± 0.04	0.01 ± 0.01
Пшеница влажная + морковь	35.6 ± 0.35	7.3 ± 0.35	0.62 ± 0.03	0.6 ± 0.01	92.0 ± 1.47	6.8 ± 0.42	0.6 ± 0.04	0.1 ± 0.011	0.01 ± 0.01

Примечания. В каждой серии балансовые опыты проводились не менее чем на семи особях. Коэффициент степени 0.698 дан по: Абатуров, Лопатин, 1987. Пшеница сухая — зерна пшеницы естественной влажности; пшеница влажная — зерна пшеницы, смоченные в воде.

эксперименты показали, что потребление кормов как у взрослых, так и у молодых особей зависело от влажности этих кормов. Как при кормлении сухими кормами (в диапазоне влажности 2–35%), так и кормами с избыточной влажностью (86–88%) уровень потребления у всех возрастных групп снижался (рис. 1). Такая особенность давно известна и ранее была отмечена для других растительноядных видов млекопитающих (Абатуров, Кузнецов, 1976; Абатуров, 1980; Магомедов, 1981; Магомедов, Субботин, 1985; Абатуров, Магомедов, 1988; Neusner, 1991; Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, Омаров, 1994; Абатуров, Хашаева, 1995; Абатуров, 2021).

Специальные исследования показали, что влажность содержимого желудков полуденных песчанок, при скармливании им кормов разной влажности (в диапазоне от 2.2 до 88.6%), устанавливается на уровне около 50% независимо от наличия воды для питья (рис. 1). Можно считать, что такая влажность при кормлении слишком сухими кормами и при отсутствии воды для питья достигается за счет поступления влаги из внутренней среды организма и необходима для нормального функционирования желудка. С этим и связано падение уровня потребления сухого вещества корма при низкой влажности задаваемого корма и при отсутствии воды для питья (рис. 1). В то же время при скармливании сочных кормов с избыточной влажностью общее количество потребленного су-

хого вещества снижается (рис. 1). Наибольший уровень потребления, вследствие указанной закономерности, характерен для кормов, влажность которых близка к 50%, что соответствует, очевидно, оптимальной для функционирования желудка влажности (рис. 1).

Зависимость между влажностью задаваемого корма и уровнем его потребления носит криволинейный характер и описывается уравнением параболы второго порядка (рис. 1). Максимальные величины потребления сухого вещества корма 6.6–7.0 г/особь в сутки приходятся на смешанный рацион (зерно + морковь) с влажностью потребленного корма (пропорции каждого компонента потребленного корма варьировали в разные сутки опыта) 43–45%. Скорость прохождения корма в большой степени зависит от содержания в диете труднопереваримых компонентов. У монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) при низкокалорийной диете задержка корма в пищеварительном тракте длилась до 16 ч (Pei et al., 2001), а при содержании на калорийной диете составила всего 9 ч. В наших случаях содержание волокнистых фрагментов корма коррелировало с содержанием влаги. Соответственно падают показатели потребления корма при кормлении животных пшеницей с влажностью 2–35% и корнеплодами моркови с влажностью 86–88%. В первом случае происходит замедление переработки корма в пищеварительном тракте, что ведет к общему паде-

Таблица 4. Потребление кормов полуденной песчанкой ($\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$)

Вес тела, г	n	Вид корма	Потребленный (г/особь в сутки) корм		Усвоенная энергия, кДж/особь в сутки	Средне-суточное изменение массы тела, г/особь
			естественной влажности	в пересчете на абсолютно сухое вещество		
20–29	8	Пшеница сухая	4.63 ± 0.26	4.30 ± 0.82	72.85 ± 1.07	+0.39
		Морковь	38.48 ± 2.50	4.55 ± 0.68	59.52 ± 1.33	–0.125
		Пшеница сухая + морковь	9.51 ± 0.63 (3.45м + 6.06п)	6.69 ± 0.83 (6.31п + 0.37м)	109.91 ± 2.90	+0.09
30–39	12	Пшеница сухая	5.47 ± 0.29	4.87 ± 0.29	75.02 ± 2.04	–0.15
		Морковь	38.13 ± 2.57	4.33 ± 0.6	54.54 ± 2.44	+0.015
		Пшеница сухая + морковь	14.68 ± 1.12 (8.77м + 5.91п)	6.45 ± 0.41 (5.43п + 1.02м)	100.52 ± 3.98	+0.07
		Пшеница влажная	11.24 ± 0.59	7.30 ± 0.38	121.17 ± 1.19	+0.14
		Пшеница влажная + морковь	18.77 ± 1.28 (9.4м + 9.37п)	7.33 ± 0.41 (6.08п + 1.27м)	119.37 ± 0.59	–0.12
40–45	7	Пшеница сухая	5.33 ± 0.56	4.16 ± 0.27	80.42 ± 2.17	–0.185
		Морковь	41.62 ± 3.11	5.04 ± 0.32	65.84 ± 2.80	+0.11
		Пшеница сухая + морковь	12.94 ± 0.88 (5.82м + 7.12п)	7.52 ± 0.94 (6.76п + 0.76м)	116.70 ± 3.32	+0.57

Примечания. м – морковь, п – пшеница. Пшеница сухая – зерна пшеницы естественной влажности; пшеница влажная – зерна пшеницы, смоченные в воде.

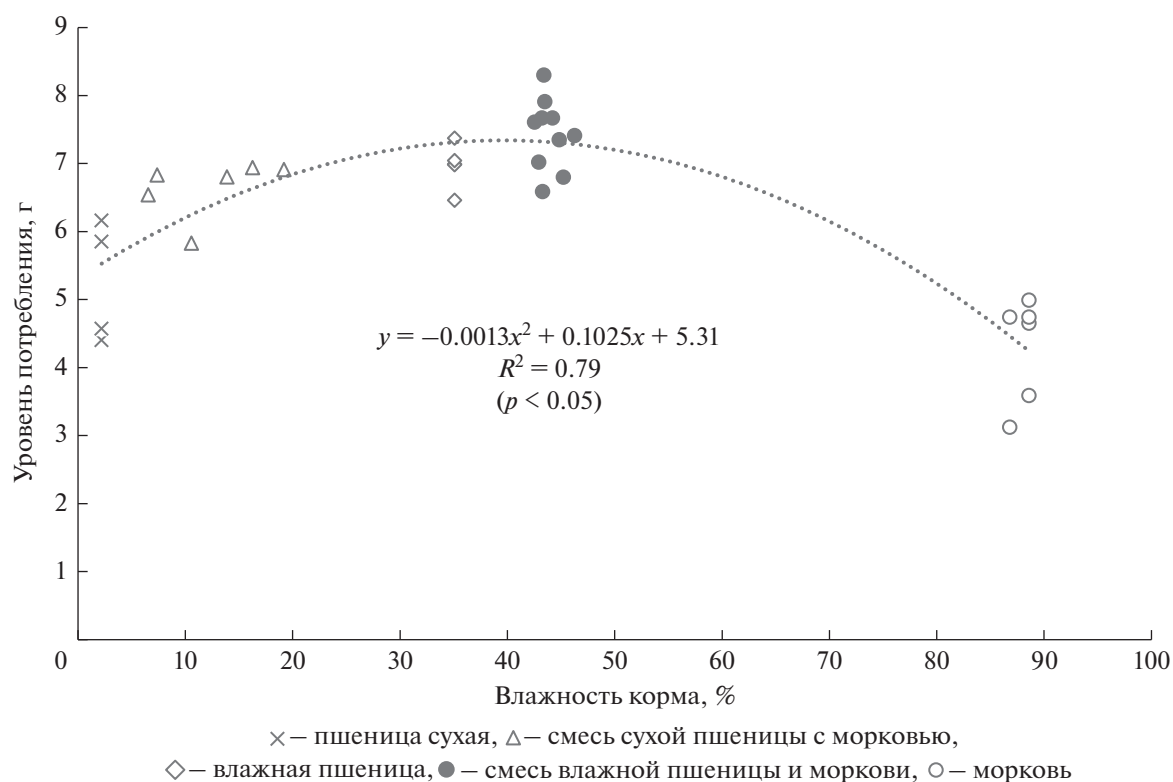


Рис. 1. Уровень потребления корма в зависимости от его влажности. По оси ординат – сухой вес потребленного корма, г/особь в сутки; по оси абсцисс – влажность потребленного корма, %. Точки – результаты отдельных опытов.

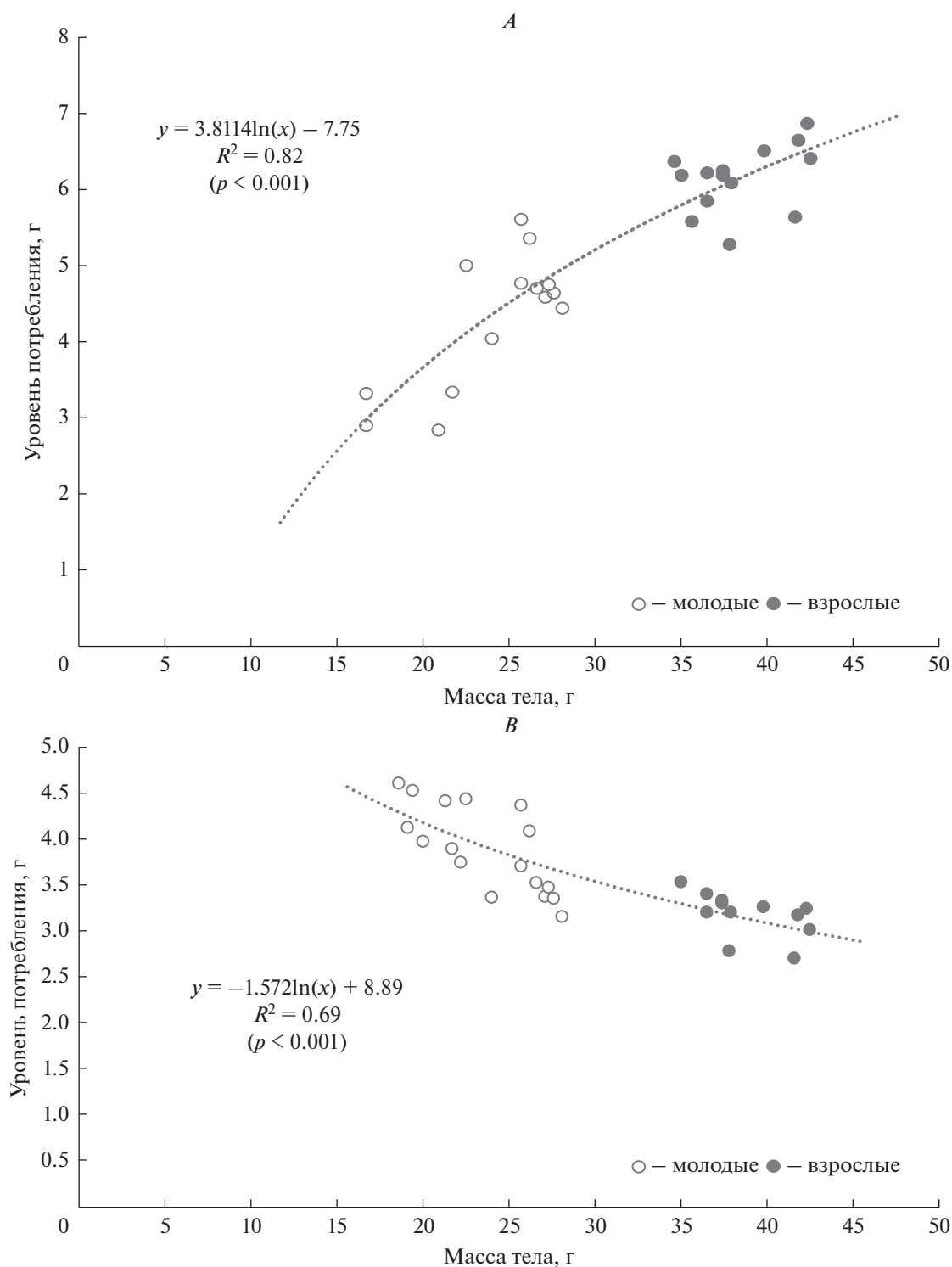


Рис. 2. Масса тела и интенсивность (А — абсолютная, В — относительная (на 10 г массы тела)) потребления зерна и смешанного корма (пшеница + морковь). По осям ординат — сухой вес потребленного корма, г; по осям абсцисс — масса тела зверьков, г.

нию уровня потребления сухого вещества. Во втором случае низкая доля сухого вещества в корме, даже при максимальном потреблении, служит

причиной снижения уровня его поступления в организм. Эти данные, очевидно, характеризуют абсолютные величины потребления различных

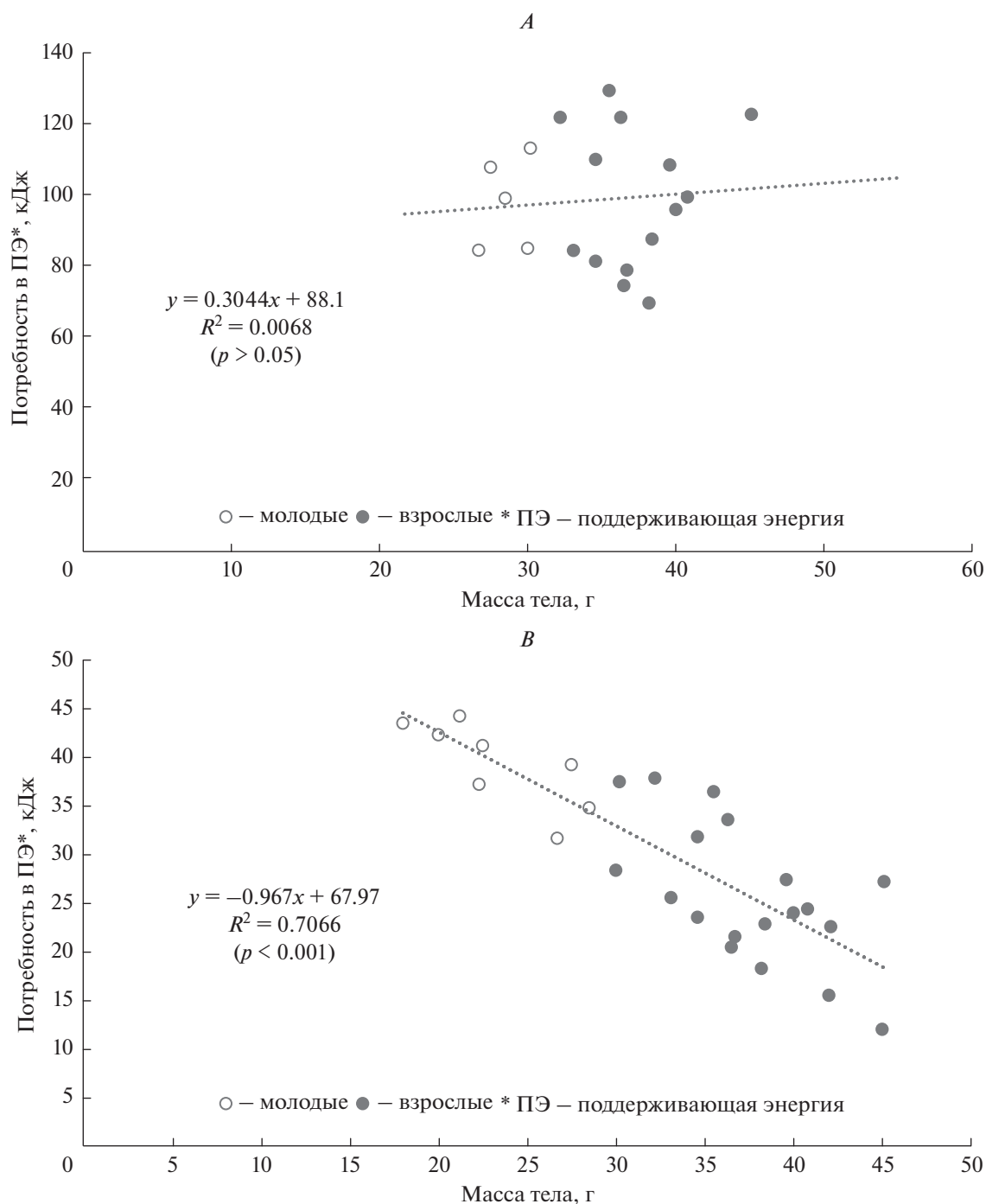


Рис. 3. Масса тела и потребности (А — абсолютные, В — относительные (на 10 г массы тела)) в поддерживающей энергии. По осям ординат — потребность зверьков в поддерживающей энергии, кДж; по осям абсцисс — масса тела зверьков, г.

типов кормов полуденной песчанкой в условиях их изобилия (табл. 4).

Влияние массы тела на уровень потребления кормов. Уровень потребления корма полуденной песчанкой зависит от массы тела зверьков. Уровень потребления сухого вещества кормов дости-

гал у взрослых животных 5.3–7.0 г, у молодых — 2.8–5.6 г на одну особь в сутки (рис. 2А). При этом в каждой возрастной группе величина потребления кормов оставалась довольно стабильной и ограничивалась функциональными возможностями желудочно-кишечного тракта.

В ходе онтогенеза у грызунов, в том числе у песчанок, происходит неравномерный рост различных отделов пищеварительного тракта с разными функциями и структурой. У молодых полуденных песчанок, по сравнению со взрослыми, общая относительная длина кишечника больше, но основное отличие касается слепой кишки — органа, отвечающего за усвоение труднопереваримых компонентов корма — глюкозана и целлюлозы (Наумова и др., 2021). У молодых полуденных песчанок относительная длина слепой кишки меньше, чем у взрослых (Наумова, 1981). Именно с этим фактом связаны различия в пищевых предпочтениях молодых и взрослых особей, а также в уровнях потребления ими разных кормов.

Максимальная величина потребления кормов в условиях его изобилия закономерно возрастает с увеличением массы тела (возраста) и в диапазоне 20–45 г носит практически прямолинейный характер (рис. 2А). При этом абсолютные величины потребления кормов у взрослых животных оказываются в 1.3–1.5 раза выше, чем у молодых, тогда как относительный уровень их питания (на 10 г массы тела) в 1.1–1.4 раза уступает молодым (рис. 2В). С увеличением доли клетчатковых кормов в диете сопряженно увеличиваются размеры и вместительность желудка и кишечника, как это было выяснено на примере монгольской песчанки (Pei et al., 2001). Поддержание положительного энергетического баланса взрослыми полуденными песчанками при питании низкокалорийным кормом объясняется увеличением объема слепой кишки, как основного локуса ферментации волокнистой фракции корма у грызунов.

На примере многих грызунов было установлено, что объем желудочно-кишечного тракта и масса тела взаимосвязаны линейно (Demment, Van Soest, 1985; Muller et al., 2013). В соответствии с этим постулатом мелким животным требуется больше энергии в расчете на единицу объема кишечника, чем крупным. Это достигается выбором ими кормов, обладающих большей метаболической энергией, чем корма крупных животных (Demment, Van Soest, 1985; Foley, Cork, 1992). Такая же закономерность была выявлена и у мелких песчанок, населяющих пустыню Негев (Khokhlova et al., 1997). В то же время во многих публикациях сообщается о возможных внутривидовых вариациях размеров кишечника как реакции на пищевую ценность корма (Clauss et al., 2007).

Исследование соотношений величины потребления кормов с потребностями в энергии у полуденных песчанок различных возрастных групп показало, что энергетическая ценность потребляемых кормов не коррелирует с массой тела $R^2 = 0.0068$, $p > 0.05$ (рис. 3А). В то же время отно-

сительные потребности в энергии в расчете на единицу массы тела у взрослых животных (на 10 г массы тела) всего в 1.2–1.5 раза меньше, чем у молодых (рис. 3В).

Учитывая, что относительные энергетические потребности молодых песчанок выше, а абсолютные величины их питания ниже, чем у взрослых, то для обеспечения энергетического баланса они нуждаются в более питательных кормах. Следовательно, и в природе молодые животные более требовательны к качеству корма и поэтому любые изменения в первую очередь отражаются на состоянии и выживаемости молодых особей.

Ранее подобная работа с аналогичными результатами (Магомедов, Ахтаев, 1990) была проведена с другим близким видом — тамарисковой песчанкой (*Meriones tamariscinus* Pallas 1773). Таким образом, можно констатировать, что оба вида имеют сходные стратегии энергобаланса, и эти стратегии обуславливают высокую смертность молодых особей (Магомедов, Ахтаев, 1990; Омаров Р.Р. и др., 2018).

БЛАГОДАРНОСТИ

Все биохимические анализы состава и энергетической ценности кормов проведены ведущим научным сотрудником лаборатории экологии животных (Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, Махачкала) Гасановой С.М., за что мы ей выражаем глубокую благодарность. Мы очень благодарны также проф. Наумовой Е.И. (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва) за ценные советы и консультативную помощь в подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д., 1980. Об определении интенсивности потребления пищи и освоения кормовых ресурсов растительноядными млекопитающими // Зоологический журнал. Т. 59. Вып. 11. С. 1726–1732.
- Абатуров Б.Д., 2021. Питание и кормовые ресурсы диких растительноядных млекопитающих в степных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК. 208 с.
- Абатуров Б.Д., Кузнецов Г.В., 1976. Изучение интенсивности потребления пищи грызунами // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 1. С. 122–127.
- Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н., 1987. Связь уровня потребления пищи с размерами тела у растительноядных млекопитающих // Журнал общей биологии. Т. 48. № 6. С. 763–770.
- Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д., 1988. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 67. Вып. 2. С. 223–234.

- Абатуров Б.Д., Хашаева М.Г., 1995. Усвоение зеленых растительных кормов грызунами разной пищевой специализации в зависимости от фазы вегетации кормовых растений // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 4. С. 132–142.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. 521 с.
- Магомедов М.-Р.Д., 1981. Изучение интенсивности питания малого суслика *Citellus Pugnatus* // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 12. С. 1813–1816.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р., 1990. Интенсивность питания и потребности в кормах и энергии у гребенщиковой песчанки // Зоологический журнал. Т. 69. Вып. 3. С. 96–104.
- Магомедов М.-Р.Д., Муртазалиев Р.А., 2001. Влияние выпаса на продуктивность и структуру растительности пастбищных экосистем Терско-Кумской низменности // Аридные экосистемы. Т. 7. № 14–15. С. 39–47.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З., 1994. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности // Экология. № 4. С. 39–45.
- Магомедов М.-Р.Д., Субботин А.Е., 1985. Изучение интенсивности питания тушканчиков // Зоологический журнал. Т. 64. Вып. 5. С. 731–737.
- Мак-Дональд П., Эдвардс Р., Гринхальдж Дж., 1970. Питание животных. М.: Колос. 504 с.
- Наумова Е.И., 1981. Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных. М.: Наука. 262 с.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Варшавский А.А., Чистова Т.Ю., 2021. Функциональная диверсификация морфологически сходных органов пищеварительного тракта у представителей Muroidea // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 270–279.
- Омаров К.З., Омаров Р.Р., Магомедов М.Ш., 2015. Состояние популяции и особенности питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии // Вестник Дагестанского научного центра РАН. № 58. С. 15–18.
- Омаров Р.Р., Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д., Магомедов М.М.Р., 2018. Сравнительные особенности экологии полуденной (*Meriones meridianus*) и гребенщиковой (*Meriones tamariscinus*) песчанок в зоне симпатрии // Вестник Дагестанского научного центра РАН. № 69. С. 6–13.
- Омаров Р.Р., Омаров К.З., 2019. Особенности размножения полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии // Вестник Дагестанского научного центра РАН. № 74. С. 6–11.
- Павлинов И.Я., 2002. Краткий определитель наземных зверей России. М.: изд-во МГУ. 165 с.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., 1990. Песчанки мировой фауны. М.: Наука. 360 с.
- Руденчик Ю.В., 1962. Определение возраста полуденных, гребенщикowych и краснохвостых песчанок по степени стертости зубов // Узбекский биологический журнал. № 4. С. 58–62.
- Стахеев В.В., 2012. Динамика и тренды численности малых песчанок в Северо-Западном Прикаспии, их связь с атмосферной циркуляцией // Доклады Академии наук. Т. 443. № 4. С. 526.
- Томме М.Ф., Мартыненко Р.В., Неринг К. и др., 1970. Переваримость кормов. М.: Колос. 464 с.
- Шилова С.А., Чабовский А.В., Исаев С.И., Неронов В.В., 2000. Динамика сообщества и популяций грызунов полупустынь Калмыкии в условиях снижения нагрузки на пастбища и увлажнения климата // Известия РАН Сер. Биол. № 3. С. 332–344.
- Clauss M., Schwarm A., Ortmann S., Streich W.J., Hummel J., 2007. A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. V. 148. № 2. P. 249–265.
- Demment M.W., Van Soest P.J., 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores // The American Naturalist. V. 125. № 5. P. 641–672.
- Foley W.J., Cork S.G., 1992. Use of fibrous diets by small herbivores: how far the rule be “bent”? Trends in Ecology and Evolution. V. 7. № 5. P. 159–162.
- Heusner A.A., 1991. Size and power in mammals // Journal of Experimental Biology. V. 160. № 1. P. 25–54.
- Khokhlova I.S., Kam M., Degen A.A., 1997. A small gerbil that maximizes energy intake from low-energy food // Journal of Mammalogy. V. 78. № 1. P. 158–162.
- Muller D.W., Codron D., Meloro C., Munn A., Schwarm A., Hummel J., Clauss M., 2013. Assessing the Jarman–Bell principle: scaling of intake, digestibility, retention time and gut fill with body mass in mammalian herbivores // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular and Integrative Physiology. V. 164. № 1. P. 129–140.
- Pei Y.-X., Wang D.-H., Hume I., 2001. Effect of Dietary Fibre on Digesta Passage, Nutrient Digestibility and Gastrointestinal Morphology in the Granivorous Mongolian Gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Physiological and Biochemical Zoology. V. 74. № 5. P. 742–749.
- Renecker L.A., Hudson R.J., 1986. Seasonal foraging rates of free-ranging moose // Journal of wildlife management. V. 50. № 1. P. 143–147.
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., Ovchinnikova N.L., Kshnyasev I.A., 2016. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // Oecologia. V. 182. № 4. P. 1075–1082.
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., 2019. Breeding versus survival: Proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus*) // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 366–376.

FEEDING INTENSITY AND BOTH FOOD AND ENERGY REQUIREMENTS OF THE MIDDAY GERBIL (*MERIONES MERIDIANUS*, GERBILLIDAE, RODENTIA) IN CAPTIVITY

R. R. Omarov¹, *, K. Z. Omarov¹

¹*Pre-Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, 367032 Russia*

**e-mail: rizvan12345@rambler.ru*

Studies on the age characteristics of the quantitative and qualitative aspects of nutrition and energy of the Midday gerbil in captivity showed that the consumption of various types of food ranges from 4.2 to 7.5 g of dry matter per individual per day, depending on the age of the animals and the quality of the feed offered. The absolute dry matter intake reaches the maximum at air humidity levels close to 50–55%. The absolute values of food consumption by adult animals are 1.3–1.5 times higher than those of young ones. The relative level (per 10 g of body weight) of feed intake is 1.1–1.3 times, and the relative energy requirements are 1.2–1.5 times higher in young animals than in adults. Considering that the relative energy requirements of young gerbils are higher, while the absolute values of their nutrition are lower than those of adults, they need more nutritious feeds in comparison with adults to ensure an energy balance. Consequently, in nature, young animals should be more demanding for food quality, and therefore any changes in the quantity and quality of food resources will primarily affect the condition and survival of young individuals.

Keywords: Northwest Pre-Caspian, nutrition, trophic ecology, trophic energetics, energy balance

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ЯПОНСКОЙ МЫШИ (*APODEMUS SPECIOSUS*, RODENTIA, MURIDAE) ОСТРОВА КУНАШИР

© 2023 г. И. В. Картавецкая^а, *, Д. В. Горников^а, М. В. Павленко^а

^аФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: kartavtseva@biosoil.ru

Поступила в редакцию 15.05.2022 г.

После доработки 31.08.2022 г.

Принята к публикации 01.09.2022 г.

Японская мышь (*Apodemus speciosus*) является эндемиком островов Японии и острова Кунашир России. Впервые для популяции этого вида с острова Кунашир исследована изменчивость морфологии 722 коренных зубов, что позволило выявить семь новых для вида признаков. Согласно данным, полученным при изучении современного и палеонтологического материала — современность, голоцен, поздний плейстоцен, средний плейстоцен, у мышей острова Кунашир отсутствуют некоторые признаки моляров, описанные ранее для японской мыши с острова Хонсю, при этом для оставшихся признаков отмечена стабилизация морфологии. Для новых признаков показана различная частота встречаемости. Это может быть обусловлено либо небольшим числом ее основателей, либо прохождением кунаширской популяции через резкие снижения численности. Не исключено, что изменение частоты некоторых фенотипов моляров в разные исторические эпохи могло быть связано с переходом мышей на другой тип кормов вслед за изменением климата и преобладающей растительности.

Ключевые слова: *Apodemus speciosus*, моляры, фенотип, изменчивость, одонтологические признаки, островные изоляты, Кунашир, Хонсю

DOI: 10.31857/S0044513423010075, **EDN:** ETXAFE

Японская, или красная, мышь (*Apodemus (Alsomys) speciosus* sensu str. (Temminck 1845)) — эндемичный вид Японского архипелага, обитающий в смешанных лесах четырех крупных островов — Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и Кюсю, нескольких групп мелких островов — Садо, Идзу, Сацунаи, а также о-ва Цусима в Японии и о-ва Кунашир Курильской гряды в России (Громов, Ербаева, 1995; Musser et al., 1996; Musser, Carleton, 2005; Kaneko, 2005; Nakata et al., 2009).

Впервые вид был описан как *Mus speciosus* Temminck 1844 с о-ва Кюсю, а впоследствии разделен на два вида: восточноазиатскую (или корейскую) мышь *A. peninsulae* (= *A. giliacus*) (Thomas 1906) и собственно *A. speciosus* sensu str. (Воронцов и др., 1977). В состав фауны России последний вид был введен под русскими названиями “красная мышь” (Костенко, 1976) и “японская мышь” (Громов, Баранова, 1981). В качестве диагностических признаков для *A. speciosus* были выделены “три показателя: окраска спины, где преобладают красноватые тона; белый кончик хвоста у 75% особей; в задней части первого коренного зуба верхней челюсти (M1), с его внутренней стороны, расположен дополнительный бугорок, образующий петлю” (Костенко, 2000,

стр. 46; Костенко и др., 2004, стр. 62), или “бугорок t12” по другой номенклатуре (Громов, Ербаева, 1995, стр. 287). Исследование черепных и зубных особенностей современного и палеонтологического материала по *A. speciosus* из нескольких локальных выборок о-ва Хонсю позволило определить дополнительные видовые морфологические характеристики японской мыши (Kawamura, 1989). Показано, что *A. speciosus*, в отличие от видов *A. argenteus* Temminck 1894 и *A. peninsulae*, имеет более крупные размеры тела и черепа (более длинный рострум и менее широкую заднюю часть носовой кости). Дифференциация видов *A. speciosus* sensu str. и *A. peninsulae* позднее была подтверждена генетико-биохимическим анализом (Павленко и др., 1984), а затем и молекулярным, по данным исследования мтДНК (Челомина и др., 1998; Suzuki et al., 2015).

На основе морфометрических характеристик тела для *A. speciosus* sensu str. описаны восемь форм и три подвида: *A. s. ainu* Thomas 1906 с о-вов Хоккайдо и Кунашир, *A. s. speciosus* Temminck 1844 с крупных островов Хонсю, Сикоку, Кюсю и мелких островов Якусима (= *dorsalis* Kuroda 1924), Оси-ма (= *insperatus* Kuroda 1938), Доро (= *navigator* Thom-

as 1906), Садо (= *sadoensis* Thokuda 1941), Цусима (= *tusimaensis* Thokuda 1924); третий подви́д, *A. s. miyakensis* Imaizumi 1969, описан с двух групп мелких о-вов, Имаизуми и Изу (Corbet, Hill, 1980). У *A. speciosus* выявлено две кариоморфы: “западная”, с $2n = 46$, и “восточная”, с $2n = 48$ (Tsuchiya, 1974). Граница между ними проходит поперек о-ва Хонсю в его центральной части. Кариотип больших японских мышей о-ва Кунашир был описан в 1974 г. и в 1977 г. (Бекасова, Воронцов, 1974; Воронцов и др., 1977), затем (отлов 1989 г.) исследован нами (Боевский и др., 1995; Картавцева, 2002; Рубцов и др., 2015). Он не имел отличий от такового кариоморфы “восточная” ни по числу хромосом, ни по характеру их дифференциального окрашивания (Картавцева, 2002). Молекулярно-генетическое исследование внутривидовой дифференциации *A. speciosus* с помощью гена цитохрома b мтДНК (Челомина и др., 1998) позволило предположить, что раньше всех изолировалась от прочих популяция о-ва Хонсю, “затем популяция острова Кунашир и только после этого дифференцировались мыши Хоккайдо и двух прилежащих к нему островов”, т.е. Ришири и Окушири (Челомина, 2005, стр. 150). По результатам филогенетического анализа, популяции *A. speciosus* разделились на две клады: 1 — Хонсю, Сикоку, Кюсю и некоторые периферийные острова; 2 — Хоккайдо и большая часть периферийных островов (Suzuki et al., 2004, 2015). Примечательно, что молекулярно-генетическая дифференциация *A. speciosus* не совпадает с кариотипической.

Японская мышь является прекрасным модельным объектом исследования в мониторинге загрязнения окружающей среды, медицине и фундаментальной биологии (Azuma et al., 2009), а также анализе изменчивости морфологических признаков в многочисленных островных популяциях, находящихся в различных ландшафтных, климатических и экологических условиях. Размеры островов, время изоляции, температурный режим, совместное или раздельное обитание с другими видами грызунов, наличие хищников и прочие факторы (Sakai, Miyao, 1980, 1980a, 1988; Sakai, 1998; Takada et al., 2006; Kageyama et al., 2009; Shintaku et al., 2012; Asahara, 2017; Biswas, Motokawa, 2019 и др.) могут определять возникновение физиологических и морфологических отличий у представителей тех или иных островных популяций.

Анализ верхних и нижних моляров у современных и ископаемых особей (в интервале от среднего плейстоцена до голоцена) выборки *A. speciosus* с о-ва Хонсю (Kawamura, 1989) выявил невысокую изменчивость частоты встречаемости ряда признаков, при том, что почти все они были отмечены в различные исторические периоды. Для остальных островных популяций *A. speciosus* изменчивость фенотипов моляров не известна.

Как показывают результаты анализа моляров у представителей видов рода *Apodemus* (Kawamura, 1989; Zykov, Izvarin, 2020), без знания современной изменчивости сложно проводить видовую диагностику палеонтологического материала. В связи с этим изучение полиморфизма структуры зубов мышей современных популяций актуально и представляет интерес для эволюционных исследований.

О-в Кунашир, на котором обитает *A. speciosus*, имеет площадь 1495.24 км² и вместе с двумя другими островами (Уруп и Итуруп) входит в состав южной группы Большой гряды Курильских островов России. Впервые этот вид на о-ве Кунашир отметил Токуда (Tokuda, 1941). Морфометрические данные для особей *A. speciosus* из популяции этого острова приведены в работе Воронцова с соавторами (Воронцов и др., 1977). Использование метрических данных мышей подвида *A. s. ainu* с о-ва Хоккайдо (Kobayashi, Hayata, 1971) позволило отнести особей о-ва Кунашир к этому же подвиду. Такой же точки зрения придерживался и Костенко (2000), несмотря на то что экземпляры *A. speciosus* кунаширской популяции, по неопубликованным данным, были крупнее хоккайдских.

О-в Кунашир отделился от о-ва Хоккайдо относительно недавно, в голоцене — около 6000 лет назад (Sakaguchi, 1983; Maeda et al., 1994; Sato et al., 1998; Korotky et al., 2005) или, по другим данным, около 7500 лет назад (Велижанин, 1976; Безверхний и др., 2002), поэтому их флора и фауна мало различаются. Время разделения Кунашира и Хоккайдо соответствовало началу самого теплого периода голоцена, хотя потепление на Японском архипелаге было менее выраженным, чем в других районах Дальнего Востока (Korotky et al., 2000, 2005). Тогда среднегодовая температура на о-ве Кунашир была на 2–3°C выше современной, а средне-летняя могла достигать 20°C (Разжигеева и др., 2014), здесь были широко распространены смешанные хвойно-широколиственные леса и прохладно-широколиственные леса. В позднем голоцене климат на Кунашире стал прохладнее, и хотя растительность острова не претерпела значительных изменений (Разжигеева и др., 2011; Razjigaeva et al., 2002, 2013; Nazarova et al., 2020), эти события привели к фрагментации популяций многих видов растений и животных (Razjigaeva et al., 2013).

Изолированное положение популяции японской мыши Кунашира (по крайней мере, со второй половины голоцена) и чередование периодов похолодания и потепления могли привести к появлению морфологических особенностей у представителей данной популяции, а также неравномерному распределению разных фенотипов внутри нее. В настоящей работе мы исследовали морфологические признаки коренных зубов у особей из трех выборок *A. speciosus* с о-ва Кунашир с использованием классификации основных и дополнительных бу-

горков, предложенной ранее для японских мышей острова Хонсю (Kawamura, 1989).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данного исследования послужила коллекция черепов, хранящихся в лаборатории эволюционной зоологии и генетики и лаборатории териологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Исследовано 722 зуба от 61 особи из трех выборок, которые были собраны в разные годы в южной части о-ва Кунашир (рис. 1). Выборка № 1 (43°54'55" с.ш. и 145°39'06" в.д.) — 25 особей, сборы 1972 г., любезно предоставлена В.А. Костенко: № 4514–4539. Выборка № 2 (44°06'11" с.ш. и 145°01'34" в.д.) — 32 особи, сборы М.В. Павленко, 1980 г.: № 1-80k–3-80k, 5-80k, 8-80k, 9-80k, 10-80k–14-80k, 16-80k–19-80k, 20-80k–24-80k, 27-80k, 31-80k–33-80k, 35-80k, 36-80k, 43-80k, 45-80k, 47-80k, 50-80k, 51-80k, 1-80knp. Выборка № 3 (координаты — те же, что и для выборки № 2) — 4 особи, сборы М.В. Павленко, 1989 г.: № 49–89, 51–89, 77–89, 78–79. Особи со стертыми зубами в анализ не входили.

В работе использовали классификацию структур (бугорков и дополнительных образований) жевательной поверхности коренных зубов, принятую ранее для особей *A. speciosus* о-ва Хонсю (Kawamura, 1988), либо нумерическую классификацию бугорков (t1, t2, t3 и т.д.) (рис. 2). Признаки моляров и фены взяты из работы Кавамуры (Kawamura, 1989). На рис. 3 даны схематические изображения всех моляров и их изменчивость у *A. speciosus*. Для каждого зуба признаки обозначены цифрами, фены — буквами. Так, M1 имеет 8 признаков, каждый признак — фен. Для кодирования признаков верхних зубов и их фенов мы приводим формулу, где сначала указан номер зуба, потом через дефис — номер признака и буква, обозначающая состояние признака. Например, формула M1-1A говорит о том, что первый верхний коренной зуб (M1) имеет признак под порядковым номером 1, а буква А сразу за ним указывает на фен отсутствия бугорка t12 (posterior cingulum). Формула M1-1B отражает слабое развитие бугорка t12, а формула M1-1C — его хорошее развитие.

Для первого нижнего коренного зуба (m1) изменчивость числа дополнительных бугорков (C) рассматривали как один признак m1-1 (рис. 3d1), сохранив буквы, которые обозначают фены, в соответствии с работой Кавамуры (Kawamura, 1989) для упрощения сравнения наших и литературных данных.

Минимальные (min) и максимальные (max) значения промеров (L — длина, W — ширина) даны в миллиметрах, средние значения — в скобках, n — число исследованных зубов. Фотографирование зубов особей двух выборок (1972 и 1989 гг. сбора)



Рис. 1. Карта, показывающая пункты и годы сбора материала на о-ве Кунашир.

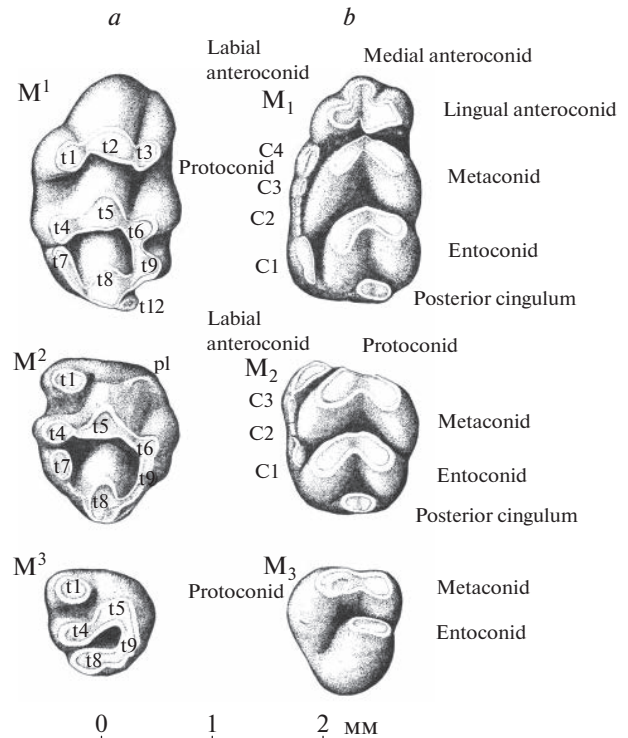


Рис. 2. Схема жевательной поверхности коренных зубов японской мыши (*Apodemus speciosus*) (по: Kawamura, 1988 с изменениями): а — верхние моляры (M1, M2, M3), б — нижние моляры (m1, m2, m3).

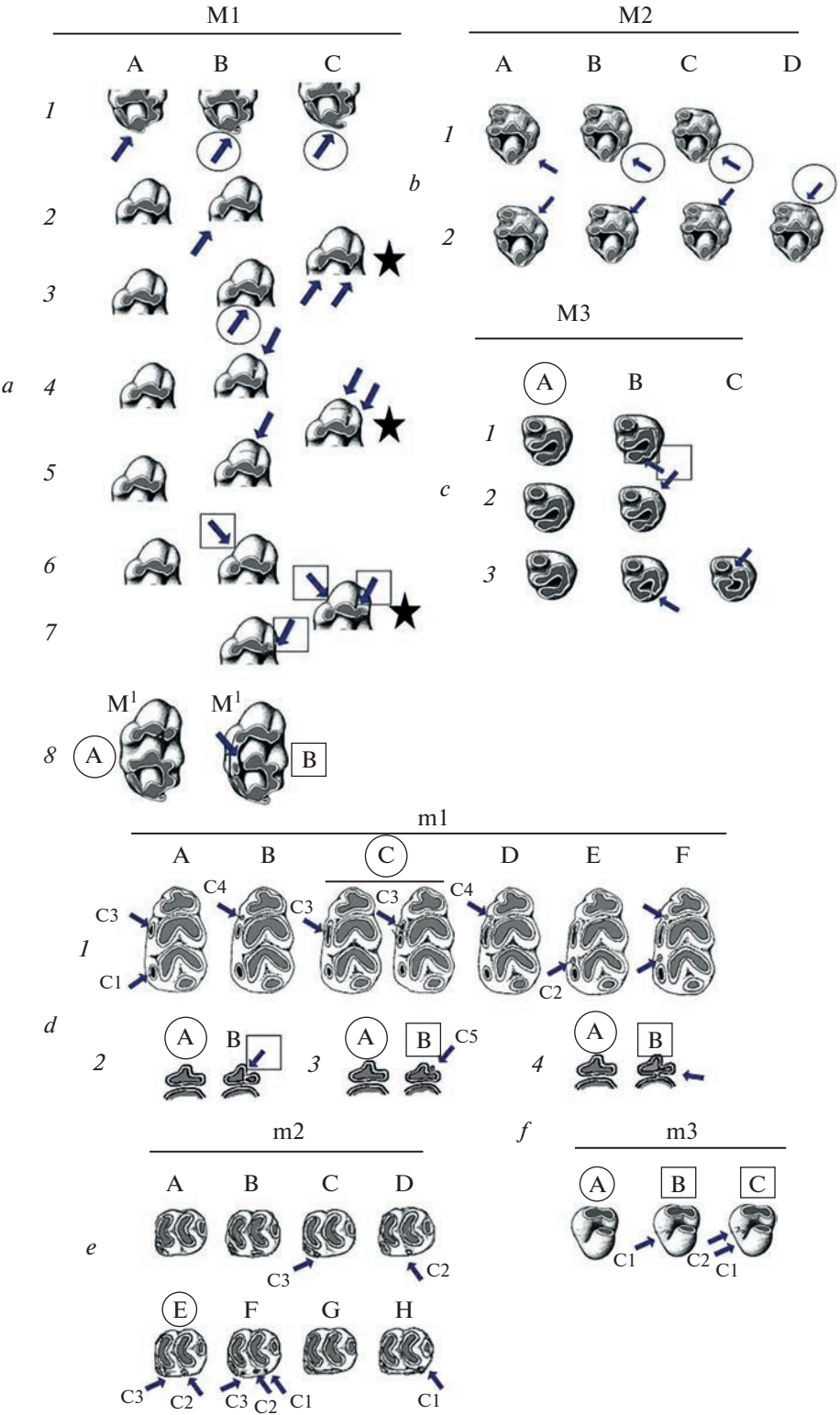


Рис. 3. Схемы изменчивых морфологических структур коренных зубов особей *Apodemus speciosus*, проанализированных ранее в популяциях о-ва Хонсю (по: Kawamura, 1989) и нами на о-ве Кунашир: а — восемь полиморфных признаков М1 (отмечены стрелками). Стрелки и буквенные обозначения, заключенные в круг, указывают на структуру, обнаруженную нами на о-ве Кунашир, обозначения, заключенные в квадрат, указывают на впервые выявленную структуру; зубы с двумя признаками одновременно отмечены звездочкой. *a1* — три степени развития бугорка t12: А — бугорок не развит, В — бугорок слабо развит, С — бугорок хорошо развит. *a2В* — шпора на t1. *a3В* — шпора на t3. *a4В* — дополнительный бугорок (prestyle). *a5В* — площадка (precingulum). *a6В* — отдельно расположенный t1. *a7В* — уменьшенный t3. *a8В* — t4 отделен от t5. *b* — два полиморфных признака М2. *b1* — три степени развития бугорка t12: А — не развит, В — слабо развит, С — хорошо развит. *b2* — степень развития бугорка t3: А — нет, В — площадка, С — слабо развит; D — хорошо развит. *c* — изменчивые признаки М3. *c1*: А — нормальное расположение пластин, В — отдельно расположенный t8. *c2В* — дополнительный бугорок (С). *c3* — разрыв пластин: В — нижней пластины, С — верхней пластины. *d* — изменчивые признаки m1. *d1* — фены (А–F) и номера дополнительных бугорков, даны по работе Кавамуры (Kawamura, 1989). Фен, обозначенный буквой С в круге, обнаружен нами в кунаширской популяции. *d2В* — круговое смыкание эмали бугорка labial anteroconid с образованием двух замкнутых пространств верхней пластины. *d3В* — дополнительный бугорок C5. *d4В* — соединение двух пластин (верхней и средней). *e* — фены (А–Н) и номера дополнительных бугорков, даны по работе Кавамуры (Kawamura, 1989). Фен, обозначенный буквой Е в круге, обнаружен нами на о-ве Кунашир. *f* — дополнительные бугорки: В — бугорок C1, С — бугорки C1 и C2.

проведено под стереомикроскопом “SteREODiscovery V12” (Carl Zeiss) с помощью цифровой камеры “Axio CamMRC”, соединение изображений выполнено в программе Combine ZM, измерения (мм) — в программе Axio Vision 4.8.2. При обработке материала использовано оборудование Центра коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследование верхних и нижних моляров особей *A. speciosus* с острова Кунашир позволило выявить признаки и фены, как ранее описанные для больших японских мышей острова Хонсю (Kawamura, 1989), так и новые. Средняя длина ряда верхних коренных зубов (M1-3) экземпляров трех изученных нами выборок (табл. 1) соответствует таковой, опубликованной ранее для кунаширской популяции. Размеры ряда нижних ко-

ренных зубов объединенных выборок и каждого зуба приведены впервые.

Верхние моляры

M1, первый верхний моляр

Зуб состоит из трех пластин (chevrons или laminae), а каждая из них — из трех бугорков. Губной бугорок (t3 или labial anterocone) и постеростиль (t7 или posterostyle) всегда хорошо развиты. Дополнительный бугорок (prestyle) перед передней пластиной и площадка (precingulum) отсутствуют (рис. 2).

Из пяти ранее описанных фенов (рис. 3а, 1–5) для M1 особей с о-ва Хонсю в кунаширской популяции обнаружено два (рис. 3а, 1, 3).

1. M1-1C — характеризуется хорошим развитием бугорка t12 (posterium cingulum), формирующего выраженный заднечечный выступ от t8 (рис. 3а, 1C; 4с), который не контактирует с t9 (metacone). Лишь у одной особи (№ 4522) из вы-

Таблица 1. Промеры верхних и нижних рядов моляров и отдельных коренных зубов (мм) особей *Apodemus speciosus* острова Кунашир

Признак	<i>n</i>	<i>L</i> _{min}	(L)	<i>L</i> _{max}	<i>W</i> _{min}	(W)	<i>W</i> _{max}
M1-3	124	3.96	4.35	4.54	—	—	—
M1-3*	14	4.4	4.5	4.7	—	—	—
M1-3**	12	4.3	4.5	4.6	—	—	—
M1-3***	20	3.2	4.6	4.9	—	—	—
M1	122	2	2.18	2.31	1.14	1.44	1.58
M2	122	1.26	1.56	1.69	1.11	1.37	1.48
M3	122	0.62	0.94	1.05	0.74	0.95	1.05
m1-3	114	3.95	4.48	4.67	—	—	—
m1	124	1.74	1.99	2.13	1.09	1.3	1.38
m2	118	1.3	1.46	1.6	1.16	1.32	1.39
m3	114	0.98	1.14	1.26	0.96	1.06	1.13

Примечания. * — взрослые самцы (по: Воронцов и др., 1977), ** — взрослые самки (по: Воронцов и др., 1977), *** — самцы и самки выборки 1972 г. (по: Костенко, 1984). *n* — число исследованных зубов, М — верхние моляры, m — нижние моляры, M1-3 — ряд верхних моляров, m1-3 — ряд нижних моляров, (L) и (W) — средние значения длины и ширины признака соответственно.

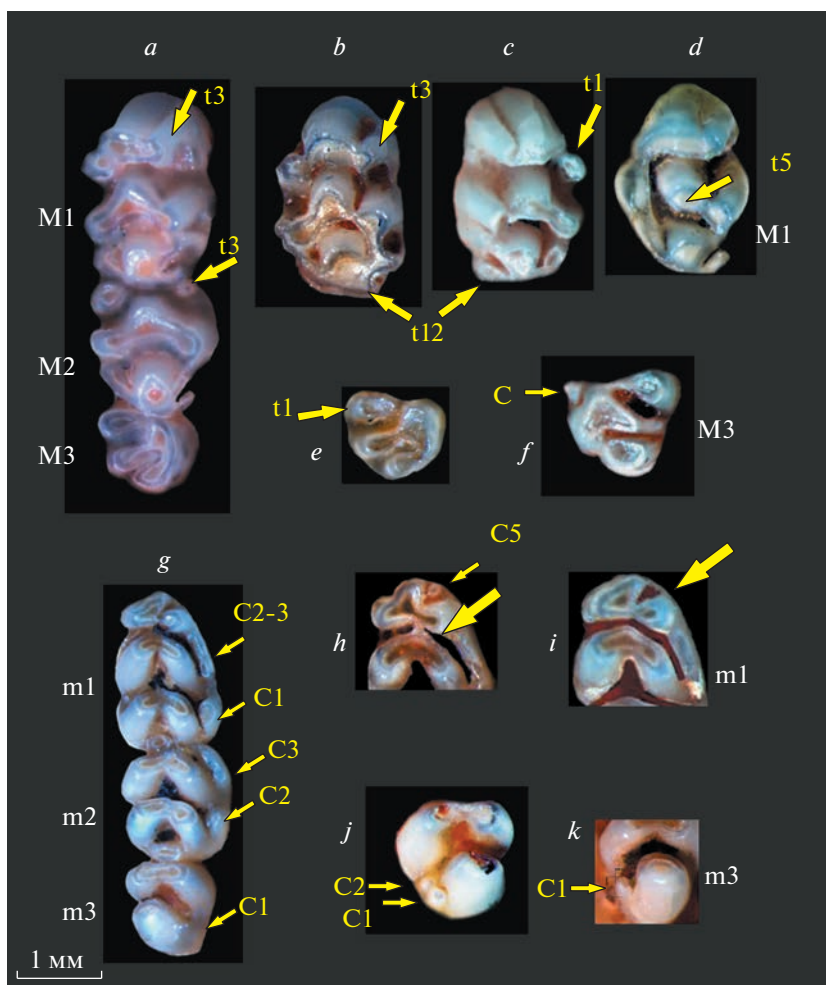


Рис. 4. Фотографии коренных зубов особей *Apodemus speciosus* с о-ва Кунашир: *a* — ряд верхних коренных зубов M1–M3 (№ 12–80k), стрелка возле зуба M1 указывает на слабо развитый бугорок t3 и площадку под ним, стрелка возле зуба M2 — на развитый бугорок t3; *b* — M1 (№ 4522), с хорошо развитым бугорком t3 и небольшим шипом на нем, бугорок t12 слабо развит; *c* — M1 (№ 12–80k) с хорошо развитым бугорком t12 и отдельным бугорком t1; *d* — M1 (№ 4536) с отдельным бугорком t5 средней пластины; *e* — M3 с отдельным бугорком t1; *f* — M3 (№ 12–80k), стрелка указывает на дополнительный бугорок C; *g* — ряд нижних коренных зубов m1–m3 (№ 12–80k) с указанием дополнительных бугорков для каждого зуба; *h* — m1 с дополнительным бугорком C5 над верхней пластиной и с соединением двух пластин, указано крупной стрелкой (№ 3–80k); *i* — стрелка указывает на смыкание эмали верхней пластины m1 с образованием двух замкнутых пространств; *j* — m3, указаны два дополнительных бугорка, развитый C1 и слабо развитый C2 (№ 19–80k); *k* — m3 с хорошо развитым бугорком C1 (№ 22–80k).

борки 1972 г. этот бугорок был слабо развит — фен **M1-1B** (рис. 3a, 1B; 4b). Фен M1-1C был выявлен во всех трех выборках с Кунашира.

2. M1-3B — задняя шпора бугорка t3, слабо выражена у одной особи (№ 4522) из выборки 1972 г. (рис. 3a, 3B; 4b), у остальных исследованных зубов шпоры на t3 отсутствовали.

Остальные три фена, отмеченных на Хонсю, в популяции о-ва Кунашир отсутствовали: M1-2B — задняя шпора на t1 (рис. 3a, 2B), M1-4B (рис. 3a, 4B) — появление дополнительного бугорка (prestyle) и M1-5B (рис. 3a, 5B) — появление площадки (precingulum). Соответственно не обнаружено

и одновременное присутствие двух фенов M1-4B и M1-5B.

Новые признаки для особей *A. speciosus* с о-ва Кунашир

1. M1-6B — отделение бугорка t1 от t2 (рис. 3a, 6B; 4c). Частота этого фена в выборках 1972 г., 1980 г. и 1989 г. варьировала — 0.36, 0.063 и 0.0 соответственно.

2. M1-7B — уменьшение размеров бугорка t3 и появление площадки, без дополнительных бугорков (рис. 3a, 7B; 4a). Частота появления площадки во всех кунаширских выборках — высокая, лишь у четырех мышей из выборки 1972 г. бугорок t3 не был уменьшенным, и площадка отсутствова-

ла (0.167). У двух особей из той же выборки два фена (**M1-6B** и **M1-7B**) присутствовали одновременно, т.е. зуб имел как отдельный бугорок t1, так и площадку под t3 (0.083) (рис. 4с). В остальных выборках бугорок t3 был уменьшенным и присутствовал всегда (1.0).

3. M1-8B — отделение бугорка t4 от t5 (рис. 3а, 8В; 4d). Фен выявлен у одной особи (№ 4526) из выборки 1972 г. и определен нами как аномальный (0.04).

M2, второй верхний моляр

Зуб состоит из одного хорошо развитого бугорка t1, слабо развитого t3 и двух пластин, включающих по три бугорка (рис. 3b). Бугорок t7 (posterostyle), как и соответствующий бугорок на M1, хорошо развит.

Для второго верхнего коренного зуба нами подтверждена изменчивость двух признаков: **M2-1** (рис. 3b, 1) и **M2-2** (рис. 3b, 2). Новые фены не обнаружены.

1. M2-1 — фены этого признака различаются степенью развития бугорка t12. **M2-1C** — хорошее развитие бугорка t12 (рис. 3b, 1C), выявлено почти у всех исследованных зубов, лишь у одной особи (№ 4522) из выборки 1972 г. этот бугорок был слабо развит (**M2-1B**). Фен **M2-1A** — отсутствие бугорка t12 — не обнаружен.

2. M2-2, изменчивость связана с различным развитием бугорка t3 (anterocone) (рис. 3b, 2), смыкающего к бугорку t12 первого верхнего коренного зуба M1 (рис. 4а). Ранее Кавамура (Kawamura, 1989) визуально выделил хорошо развитый и слабо развитый варианты бугорка t3. Нам это сделать не удалось, так как по нашим данным размеры этого бугорка составляют непрерывный ряд изменчивости в следующих границах по ширине и длине: max 0.26 (0.18), min 0.09; max 0.19 (1.136), min 0.09 ($n = 61$), соответственно. За хорошо развитый бугорок (фен **M2-2D**) приняли таковой, имеющий ширину более 0.2 мм (рис. 4а), а за слабо развитый (фен **M2-2C**) — бугорок шириной менее 0.2 мм (рис. 3b, 2C). Частота встречаемости варианта **M2-2D** была меньше, чем варианта **M2-2C**. В выборке 1972 г. бугорки t3 были хорошо развитыми только у четырех из 42 зубов (0.095), в выборке 1980 г. — у 19 из 56 зубов (0.339), а в выборке 1989 г. все M2 имели слабо развитый бугорок t3. Таким образом, у больших японских мышей в исследованных нами выборках о-ва Кунашир t3 на втором верхнем моляре всегда присутствует; степень его развития в основном слабая (0.765). Фены **M2-2A** — отсутствие площадки около бугорка t3 (рис. 3b, 2A) и **M2-2B** (рис. 3b, 2B) — ее наличие нами не обнаружены.

M3, третий верхний моляр

Зуб имеет округлую форму, состоит из одного бугорка (t1) и двух поперечных или косых пластин

— верхней и нижней, образованных слияниями бугорков t4-t5 и t8-t9, соответственно (рис. 2; 4е).

Ранее описанные признаки (по: Kawamura, 1989)

Одновременное присутствие неразрывных верхней и нижней пластин на M3 (фен **M3-1A**) выявлено нами у большинства зубов кунаширских японских мышей (0.964). Однако соединение бугорков t8 и t9 может быть неполным и выглядеть как слабая перетяжка между ними. В изученных выборках доля особей с неполным соединением бугорков t8 и t9 различна, однако мы не рассматриваем этот вариант как отдельный фен.

Разрыв верхней (фен **M3-С**) и нижней пластин (фен **M3-3B**) (рис. 3с, 3В; 3с, 3С соответственно) при их соединении бугорками t4-t8 Кавамура относил к аномальным вариантам. Такие фены нами не обнаружены. Соединение пластин бугорками t4-t8 без их разрыва не выявлено ни на Хонсю, ни в настоящем исследовании.

Новый признак M3-2 обусловлен появлением дополнительного бугорка (С) над бугорком t5 и обнаружен только на одном зубе особи № 12-80k (рис. 3с, 2В; 4f), что позволяет считать его аномальным.

Нижние моляры

m1, первый нижний моляр

Структура первого нижнего моляра включает три пластины и один задний бугорок (posterocentral, или posterior cingulum). Передняя пластина имеет вид двух треугольников, разделенных или соединенных вершинами. Добавочные бугорки на щечной стороне (С) хорошо развиты, С1 всегда отделен от С2 и задней пластины, два бугорка (С2 и С3) соединены (фен **m1-С**) и образуют тонкую самостоятельную пластину (рис. 3d; 4g). Другие пять фенов — m1-A, m1-B, m1-D, m1-E и m1-F (рис. 3d), описанные ранее для этого зуба и различающиеся по числу и расположению дополнительных бугорков, нами не обнаружены.

Новые признаки характеризуются особенностями слияния бугорков верхней пластины (labial anteroconid, lingual anteroconid, medial anteroconid). Так, фен **m1-2B** — круговое смыкание эмали бугорка labial anteroconid с образованием двух замкнутых пространств в границах верхней пластины (рис. 3d, 2В и рис. 4i) — выявлен у 10 особей из трех выборок: 1972 г. (№№ 4516, 4521), 1980 г. (№№ 11–80k, 12–10k, 14–80k, 15–80k, 16–80k, 22–80k) и 1989 г. (№№ 51–89k, 77–89k).

Фен **m1-3B** характеризуется наличием дополнительного бугорка С5 (рис. 2, рис. 3d, 3В; 4h); обнаружен только на левом зубе особи № 3–80k.

Фен **m1-4B** — соединение двух пластин, верхней и средней (рис. 3d, 4В; 4h) — обнаружен у трех особей: №№ 4519 (1972 г.), 3–80k и 23–80k (1980 г.).

m2, второй нижний моляр

Зуб включает две пластины и один задний бугорок. Губной антероконад (labial anteroconid) присутствует. Два добавочных бугорка, С2 и С3 (рис. 3e, E), присутствуют всегда (фен **m2-1E**) у особей всех трех исследованных кунаширских выборок (1.0). Степень их развития различна, но меньше, чем на m1 (рис. 4g). Бугорок С2 хорошо развит и не соединен с другими бугорками. Бугорок С3 приближен к губному бугорку (labial anteroconid) и сливается с ним при стирании зуба. Часто С3 эмалью сливается с соседней пластиной (42%). Семь других фенов этого зуба (рис. 3e), описанных ранее Кавамурай, на нашем материале не выявлены.

m3, третий нижний моляр

Зуб включает одну пластину и один задний бугорок (enteroconid), морфология которых стабильна (рис. 2).

Новые признаки. Обнаружено появление дополнительных бугорков С1 и С2. Фен **m3-B** характеризует зуб с одним дополнительным бугорком С1 (рис. 3f, B; 4k), а **m3-C** — с двумя дополнительными бугорками (рис. 3f, C; 4j). Бугорок С1 присутствует во всех исследованных зубах, но варьирует в размерах: L — min 0.06, (0.124), max 0.23; W — min 0.06, (0.119), max 0.17. Бугорок С2 меньше, чем С1; оба бугорка выявлены вместе только на одном зубе (№ 22-80k) в выборке 1980 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Хорошо развитый бугорок t12 на M1 был предложен как один из видовых диагностических признаков *A. speciosus* (Костенко, 1984). В выборке 1972 г. мы обнаружили одну особь со слабо развитым t12, на основании чего предполагаем, что признак может быть изменчивым. В выборках 1980 и 1989 гг. все зубы имели хорошо выраженный бугорок t12.

Согласно палеонтологическим данным (Kawamura, 1989), в среднем плейстоцене частота встречаемости зубов M1 с хорошо развитым бугорком t12 у особей *A. speciosus* на о-ве Хонсю была невысокой (0.19), преобладал промежуточный вариант, т.е. слабо развитый бугорок (0.57) (рис. 5a, 5c). В голоцене и в настоящее время частота встречаемости зубов с хорошо развитым t12 увеличилась до 0.497 и 0.719, соответственно. В кунаширской популяции доля зубов с хорошо развитым бугорком была наиболее высокой (0.98). Интересно, что на Хонсю для всех временных периодов можно выделить три фена для бугорка t12 первого верхнего моляра — хорошо развит, слабо развит или совсем отсутствует. Поэтому хорошо развитый бугорок t12 на M1 не может рассматриваться как надежный видовой диагностический признак.

Частота встречаемости хорошо развитого бугорка t12 на M2 (фен **M2-1C**) в кунаширской попу-

ляции аналогична таковой для M1 (фен **M1-1C**). Увеличение частоты встречаемости этих фенов прослеживается у мышей острова Хонсю от среднего плейстоцена до современности (рис. 5b, 5d). Возможно, что большинство мышей, явившихся основателями популяции о-ва Кунашир, имело хорошо развитые бугорки t12 на втором верхнем моляре либо в течение длительного времени шел отбор особей с такими фенами (рис. 5b, 5d): не исключено, что изменение частоты некоторых фенов моляров в разные исторические эпохи могло быть обусловлено переходом мышей на другой тип кормов, вслед за изменением климата и преобладающей растительности.

Для верхней пластины M1 изученных нами особей мы впервые отметили отделение бугорка t1 и уменьшение размеров бугорка t3. Так как у мышей популяции о-ва Хонсю такие признаки не были обнаружены, можно предположить, что они характеризуют популяцию о-ва Кунашир. Поскольку отделение Кунашира от Хоккайдо произошло относительно недавно, не исключено наличие этих признаков и в хоккайдской популяции.

Отделение бугорков t4 от t5-t6 и t1 от t2-t3 (M1-4B), обнаруженное нами, встречается и у других видов рода *Apodemus* (Ларина, Еремина, 1988). Одиночный t1 с небольшой частотой (0.127) был отмечен нами у *A. peninsulae* в Уссурийском заповеднике, в южной части Приморского края (Горников и др., 2020). Частота встречаемости этого признака в кунаширской популяции *A. speciosus* варьировала в исследованных выборках и была максимальна в 1972 г. (0.36).

Интересна изменчивость бугорка t3, постоянно присутствующего на втором верхнем коренном зубе, но выраженного в разной степени. Так, доля зубов, имеющих хорошо развитый бугорок t3 (фен **M2-2D**) в выборках 1972, 1980 и 1989 гг., составляла 0.095, 0.339 и 0 соответственно, в среднем этот показатель равен 0.235. У мышей о-ва Хонсю были выделены 4 фенотипа по данному признаку, в том числе отсутствие бугорка и площадки (рис. 5e, 5f). Такие фены в кунаширской популяции отсутствовали.

Следует отметить, что отсутствие бугорка t3 на M2 (фен **M2-2A**) считается видовым признаком для полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas 1771) (Ruprecht, 1978; Musser et al., 1996; Ge et al., 2019), однако в современных выборках этого вида из различных европейских популяций этот бугорок был выявлен с различной частотой: от 0.6 до 0.4. По этой причине диагностическая значимость этого признака, прежде всего для полевой мыши, была подвергнута сомнению (Ruprecht, 1978). В островных и материковых популяциях полевых мышей на юге Дальнего Востока России бугорок t3 на втором верхнем коренном зубе также был обнаружен с частотой от 0.167 до 0.333; крупный бу-

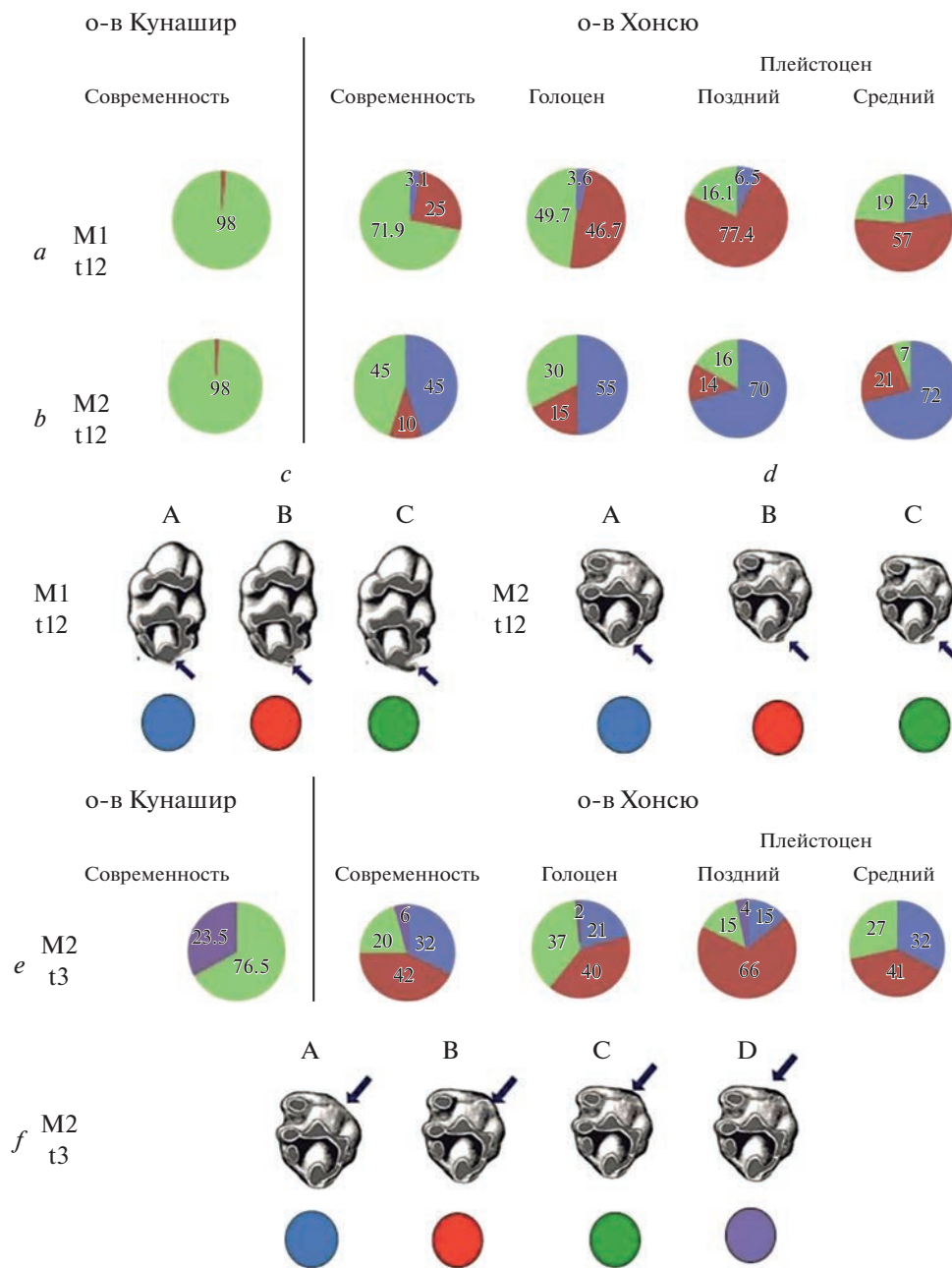


Рис. 5. Диаграммы, показывающие частоту встречаемости бугорков t12 (a–d) на верхних коренных зубах M1, M2 и бугорка t3 на моляре M2 (e–f) особей *Apodemus speciosus* с двух островов — Кунашир (наши данные) и Хонсю (по: Kawamura, 1989) в разные эпохи (современность, голоцен, поздний плейстоцен, средний плейстоцен). Цветами обозначена степень развития бугорков. Варианты выраженности бугорков отмечены стрелкой (c и d). Бугорок t12 на M1 (c) и M2 (d): A — бугорок не развит (синий цвет), B — слабо развит (красный), C — хорошо развит (зеленый). Варианты развития бугорка t3 на M2 (f): A — бугорка нет (синий цвет), B — площадка (красный), C — бугорок слабо развит (зеленый), D — бугорок хорошо развит (фиолетовый). Цвета в кружках соответствуют таковым на диаграммах, цифры в секторах диаграмм — частоты встречаемости признака (%).

горок выявлен только в одной материковой популяции (0.122) (Шереметьева и др., 2017). У особей *A. agrarius* четырех островов Японского моря бугорок t3 на втором верхнем коренном зубе встречался чаще (от 0.6 до 1.0), при этом преобладали экземпляры со слабо развитым бугорком. Мы по-

лагаем, что степень развития бугорка t3 на втором верхнем моляре может быть учтена при исследовании внутри- и межпопуляционной дифференциации не только *A. agrarius*, но и *A. speciosus*.

Несмотря на то, что в кунаширской популяции нами обнаружена слабая изменчивость M3 по при-

знаку отделения бугорка t8 от t9 (фен **M3-1B**), в целом, она соответствовала описанной ранее для популяции Хонсю. Мы лишь впервые зафиксировали появление дополнительного бугорка C на месте редуцированного t3 (**M3-2**), расценив этот вариант как аномальный.

Картина изменчивости верхней пластины первого нижнего моляра (фены **m1-2B** и **m1-4B**) и появление у него бугорка C1 (фен **m1-3B**), а также дополнительных бугорков C1 и C2 (фены **m3-B** и **m3-C**) на третьем нижнем моляре (рис. 3f) у японских мышей кунаширской популяции не типичны для вида. Однако высокая частота этих необычных вариантов свидетельствует в пользу того, что они могут контролироваться рецессивными аллелями и проявляться при многократных близкородственных скрещиваниях. То же самое можно предполагать для некоторых других морфологических особенностей, рассматриваемых нами как аномальные, например появление дополнительных бугорков на m1 (C5) и m3 (C2). Возможно, популяция *A. speciosus* о-ва Кунашир была основана небольшим числом особей и/или проходила через “бутылочное горлышко”.

О-в Кунашир отделился от о-ва Хоккайдо в раннем голоцене, а последний отделился от о-ва Хонсю много раньше — 12 тыс. лет назад (Ohshima, 1990). Это может предопределить большее сходство зубов японских мышей островов Кунашир и Хоккайдо при их сопоставлении с экземплярами с Хонсю. Выявленные в настоящей работе особенности моляров *A. speciosus* дополняют перечень морфологических и морфометрических характеристик этого вида в целом и подвида *A. s. ainu*. Эти данные позволяют продолжить исследования особей о-ва Хоккайдо и прилегающих к нему малых островов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны В.А. Костенко (1938–2021), предоставившему коллекцию черепов мышей для исследования, а также рецензенту, редакционная правка которого значительно улучшила стиль изложения текста.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бекасова Т.С., Воронцов Н.Н., 1974. Систематическое положение азиатских лесных мышей рода *Apodemus*, обитающих на территории Дальнего Востока и Сибири // Материалы I Междунар. териол. конгр. Тез. докл. М. Т. 1. С. 52–53.
- Боевский Г.Г., Картавецова И.В., Загороднюк И.В., Белянин А.Н., Ляпунова Е.А., 1995. Ядрышкообразующие районы и В-хромосомы лесных мышей (*Matimalia*, *Rodentia*, *Apodemus*) // Генетика. Т. 31. № 2. С. 185–192.
- Безверхний В.Л., Плетнев С.П., Набиуллин А.А., 2002. Очерк геологического строения и развития курильской островодужной системы и смежных территорий // Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука. С. 9–22.
- Велижанин А.Г., 1976. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Докл. АН СССР. Т. 231. № 1. С. 205–207.
- Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Крал Б., Коробицына К.В., Иваницкая Е.Ю., 1977. О видовой принадлежности азиатских мышей рода *Apodemus* (*Rodentia*, *Muridae*) Сибири и Дальнего Востока // Зоологический журнал. Т. 56. № 3. С. 437–450.
- Горников Д.В., Картавецова И.В., Рослик Г.В., Шереметьева И.Н., 2020. Изменчивость коренных зубов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* (*Rodentia*, *Muridae*) // Региональные проблемы. Т. 23. № 2. С. 23–31.
<https://doi.org/10.31433/2618-9593-2020-23-2-23-31>
- Громов И.М., Баранова Г.И., 1981. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен — современность). Ленинград: Наука. 456 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных стран. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. 522 с.
- Ларина Е.И., Еремина И.В., 1988. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8–53.
- Картавецова И.В., 2002. Кариосистематика лесных и полевых мышей (*Rodentia*, *Muridae*). Владивосток: Дальнаука, ДВО РАН. 142 с.
- Костенко В.А., 1976. Закономерности биотопического размещения и распределения грызунов на Дальнем Востоке СССР // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–62.
- Костенко В.А., 1984. Отряд *Rodentia* — Грызуны // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. М.: Наука. С. 118–215.
- Костенко В.А., 2000. Грызуны (*Rodentia*) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 210 с.
- Костенко В.А., Нестеренко В.А., Трухин А.М., 2004. Млекопитающие Курильского архипелага. ГУП: Дальнаука, ДВО РАН. 184 с.
- Павленко М.В., Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Фрисман Л.В., 1984. О видовой специфичности электрофоретических спектров белков крови у лесных мышей *Apodemus peninsulae* и *A. speciosus* // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 30–42.
- Разжигайева Н.Г., Ганзей Л.А., Мохова Л.М., Пшеничникова Н.Ф., 2011. Луговые ландшафты Южных Курил: происхождение, возраст и развитие // География и природные ресурсы. № 3. С. 96–104.
- Разжигайева Н.Г., Ганзей Л.А., Гребенникова Т.А., Белянина Н.И., Мохова Л.М. и др., 2014. Эволюция ландшафтов Курильских островов в голоцене // Известия РАН. Серия Географическая. № 3. С. 43–50.
- Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Богданов А.С., Картавецова И.В., Бочкарёв М.Н. и др., 2015. Сравнительный FISH-анализ гомологии ДНК прицентромерных

- районов хромосом лесных мышей родов *Apodemus* и *Sylvaemus* // Генетика. Т. 51. № 12. С. 1233–1242.
https://doi.org/10.7868/S001667581503011X
- Челомина Г.Н., Сузуки Х., Сучия К., Мориваки К., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1998. Секвенирование последовательности гена цитохрома *b* мтДНК и реконструкция матриархальных связей лесных и полевых мышей рода *Apodemus* (Muridae, Rodentia) // Генетика. Т. 34. № 5. С. 650–666.
- Челомина Г.Н., 2005. Лесные мыши. Молекулярно-генетические аспекты эволюции и систематики. Владивосток: Дальнаука. 326 с.
- Шереметьева И.Н., Картавецова И.В., Павленко М.В., Костенко В.А., Шереметьев И.С. и др., 2017. Морфологическая и генетическая изменчивость малых островных популяций полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 // Известия РАН. Серия Биологическая. № 2. С. 129–141.
https://doi.org/10.7868/S0002332916050118
- Asahara M., 2017. Geographic Variation of Absolute and Relative Lower Molar Sizes in Two Closely Related Species of Japanese Field Mice (*Apodemus speciosus* and *Apodemus argenteus*: Muridae, Rodentia) // Zoological Science. V. 34. P. 26–34.
https://doi.org/10.2108/zs160103
- Azuma R., Hatanaka Y., Shin S.-W., Mura H., Miyashita M. et al., 2009. Geographic variation in morphological traits of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia, Muridae), from Izu Island group, Japan // Zoological Science. V. 26. № 2. P. 266–276.
https://doi.org/10.2108/zsj.26.266
- Biswas J.K., Motokawa M., 2019. Morphological analysis of static Skull variation in the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia: Muridae) // Mammal study. V. 44. № 1. P. 51–63.
- Corbet G.B., Hill J.E., 1980. A world list of mammalian species. British Museum (Natural History) and Cornell University Press, London and Ithaca (New York). 226 p.
- Ge D., Feijó A., Cheng J., Lu L., Liu R. et al., 2019. Evolutionary history of field mice (Murinae: *Apodemus*), with emphasis on morphological variation among species in China and description of a new species // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 187. № 2. P. 518–534.
https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zlz032
- Kageyama M., Motokawa M., Hikida T., 2009. Geographic Variation in Morphological Traits of the Large Japanese Field Mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia, Muridae), from the Izu Island Group, Japan // Zoological Science. V. 26. № 4. P. 266–276.
https://doi.org/10.2108/zsj.26.266
- Kaneko Y., 2005. Muridae // A Guide to the Mammals of Japan. Ed. by Abe H. Hatano: Tokai University Press. P. 125–144. (in Japanese)
- Kawamura Y., 1988. Quaternary Rodent Faunas in the Japanese Islands (Part 1) // Geol. and Mineral J. Memoirs of the faculty of science. Kyoto University. V. 53. № 1. P. 31–348.
- Kawamura Y., 1989. Quaternary Rodent Faunas in the Japanese Islands (Part 2) // Geol. and Mineral J. Memoirs of the faculty of science. Kyoto University. V. 54. № 1–2. P. 1–235.
- Kobayachi T., Hayata I., 1971. Revision of the Genus *Apodemus* in Hokkaido // Ann. Zool. Japan. V. 44. № 4. P. 236–240.
- Korotky A.M., Razjigaeva N.G., Grebennikova T.A., Ganzey L.A., Mokhova L.M. et al., 2000. Middle and late-Holocene environments and vegetation history of Kunashir Island, Kurile Islands, northwestern Pacific // Holocene. V. 10. № 3. P. 311–331.
- Korotky A.M., Volkov V.G., Grebennikova T.A., Razzhigaeva N.G., Pushkar V.S. et al., 2005. Far East // Cenozoic Climate and Environmental Changes in Russia. Ed. Velichko A.A. Chapter 7: Far East. Book Series: Geological Society of America. V. 38. P. 121–137.
https://doi.org/10.1130/0-8137-2382-5.121
- Maeda Y., Matsuda I., Nakada M., Matsushima Y., Matsumoto E., Sato H., 1994. Holocene sea-level change along the Okhotsk Sea in Hokkaido // Japan. Bulletin of Yamagata University Nature Science. V. 13. № 3. P. 205–229.
- Musser G.G., Brothers E.M., Carleton M.D., Hutterer R., 1996. Taxonomy and distributional records of Oriental and European *Apodemus*, with a review of the *Apodemus*–*Sylvaemus* problem // Bonner Zoologische Beiträge. V. 46. P. 143–190.
- Musser G.G., Carleton M.D., 2005. Superfamily Muroidea // Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. 3rd edition. Eds Wilson D.E., Reeder D.M. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. P. 894–1531.
- Nakata K., Saitoh T., Iwasa M.A., 2009. *Apodemus speciosus* (Temminck, 1844) // The Wild Mammals of Japan. Eds Ohdachi S.D., Ishibashi Y., Iwasa M.A., Saitoh T. Kyoto: Shoukadoh Book Sellers. P. 169–171.
- Nazarova L.B., Razjigaeva N.G., Diekmann B., Ganzey L.A., Grebennikova T.A. et al., 2020. Holocene Environmental Changes in North-western Pacific (Kamchatka-Kuril Region) // Transactions, Japanese Geomorphological Union. V. 41. № 3. P. 277–293.
https://doi.org/10.13140/RG.2.2.31486.10562
- Ohshima K., 1990. The History of Straits around the Japanese Islands in the Late-Quaternary // The Quaternary Research. V. 29. № 3. P. 193–208.
- Razjigaeva N.G., Korotky A.M., Grebennikova T.A., Ganzey L.A., Mokhova L.M. et al., 2002. Holocene climatic changes and environmental history of Iturup Island, Kurile Islands, northwestern Pacific // Holocene. V. 12. № 4. P. 469–480.
- Razjigaeva N.G., Ganzey L.A., Grebennikova T.A., Belyanina N.I., Mokhova L.M. et al., 2013. Holocene climatic changes and vegetation development in the Kuril Islands // Quaternary International. V. 290–291. № 21. 126–138.
https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.06.034
- Ruprecht A.N., 1978. Taxonomic value of t3 meso-labial cone in M2 of *Apodemus* Kaup, 1829 // Acta Theriol. V. 23. № 37. P. 546–550.
- Sakaguchi Y., 1983. Warm and cold stages in the past 7600 years in Japan and their global correlation // Bull. of the Department of Geogr. Univer. of Tokyo. V. 15. P. 1–31.
- Sakai E., 1998. Geographical variation of molar sizes in two species of muridae, *Apodemus speciosus* and *Apodemus*

- argenteus* in Honshu, Japan // Aichi-Gakuin Dent Science. V. 11. P. 1–13.
- Sakai E., Miyao T., 1980. Studies on the regional variation of the molars of the small mammals in the Japanese Islands. II. On the molar sizes of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* in Tsushima and Iki // Journal of Growth. V. 19. P. 1–14. (in Japanese with English abstract).
- Sakai E., Miyao T., 1980a. Studies on the regional variation of the molars of the small mammals in the Japanese Islands. III. On the molar sizes of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* in Sado Island and Island of Izu-Oshima // Journal of Growth. V. 19. P. 54–67. (in Japanese with English abstract).
- Sakai E., Miyao T., 1988. The geographical variation of the molar sizes of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* in Chita Peninsula, Aichi prefecture // Journal of Growth. V. 27. P. 27–45. (in Japanese with English abstract).
- Sato H., Kumano S., Maeda Y., Nakamura T., Matsud I., 1998. The Holocene development of Kushu Lake on Rebun Island in Hokkaido // Japan. Journal of Paleolimnology. V. 20. P. 57–69.
<https://doi.org/10.1023/A:1007962808715>
- Shintaku Y., Kageyama M., Motokawa M., 2012. Morphological variation in external traits of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* // Mammal Study. V. 37. № 2. P. 113–126.
<https://doi.org/10.3106/041.037.0202>
- Suzuki H., Yasuda S., Sakaizumi M., Wakana S., Motokawa M., Tsuchiya K., 2004. Differential geographic patterns of mitochondrial DNA variation in two sympatric species of Japanese wood mice, *Apodemus speciosus* and *A. argenteus* // Genes and Genetics Systems. V. 79. P. 165–176.
<https://doi.org/10.1266/ggs.79.165>
- Suzuki Y., Tomozawa M., Koizumi Y., Tsuchiya K., Suzuki H., 2015. Estimating the molecular evolutionary rates of mitochondrial genes referring to Quaternary Ice Age events within inferred population expansions and dispersals in Japanese *Apodemus* // BMC Evolutionary Biology. V. 15. Article number 187.
<https://doi.org/10.1186/s12862-015-0463-5>
- Takada Y., Sakai E., Uematsu Y., Tateishi T., 2006. Morphological variation of large Japanese field mice, *Apodemus speciosus* on the Izu and Oki Islands // Mammal Study. V. 31. P. 29–40.
- Tokuda M., 1941. A revised monograph of the Japanese Manchou – Korean Muridae // Biogeographica (Trans. Biogeog. Soc. Japan) (Tokyo). V. 4. № 1. P. 1–152.
- Tsuchiya K., 1974. Cytological and biochemical studies of *Apodemus speciosus* group in Japan // The Journal of the Mammalogical Society of Japan. № 6. P. 67–87.
- Zykov S., Izvarin E., 2020. Variations in dental morphologies of yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) from Nizhneirginsky Grotto sediments (Middle Urals) in a phylogeographical context // Quaternary International. V. 546. № 30. P. 152–159.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.11.007>

MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE MOLARS OF THE JAPANESE MOUSE, *APODEMUS SPECIOSUS* (RODENTIA, MURIDAE), FROM THE KUNASHIR ISLAND

I. V. Kartavtseva¹ *, D. V. Gornikov¹, M. V. Pavlenko¹

¹Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Vladivostok, 690022 Russia

*e-mail: kartavtseva@biosoil.ru

Seven new characters were revealed in 722 molars of the Japanese mouse, *Apodemus speciosus*, from the Kunashir Island, Kuriles. The absence from the Kunashir population of characters previously identified for the Japanese mouse from the island of Honshu, Japan, both Recent and fossil (Holocene, Middle and Late Pleistocene), as well as the stabilization of new traits, indicates either the Kunashir population could have passed through sharp declines in numbers or a small number of founders, or a new type of nutrition. New features of the molars of the mice supplement the list of the morphological and morphometric characteristics of the Japanese mouse and can serve as the basis for clarifying the morphological features of *A. s. ainu*, as well as to continue the study of the populations from Hokkaido and the small islands adjacent to it.

Keywords: phenotype, variability, dental features, island isolates, Honshu, Kunashir

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

УДК 599.325.2

**СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ ТУРУХАНСКОЙ ПИЩУХИ
(*OSCHOTONA TURUCHANENSIS*, LAGOMORPHA, OSCHOTONIDAE):
ВЛИЯНИЕ НА ПРОИЗРАСТАНИЕ КРАПИВЫ ДВУДОМНОЙ
(*URTICA DIOICA*) НА КАМЕНИСТЫХ ОСЫПЯХ**

© 2023 г. С. В. Попов^а, *, Н. Г. Борисова^а, Д. Г. Чимитов^а,
С. Ю. Ленхобоева^а, А. И. Старков^а

^аФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
ул. Сахьяновой, 6, Улан-Удэ, 670047 Россия

*e-mail: zoosvp79@gmail.com

Поступила в редакцию 08.10.2022 г.

После доработки 11.11.2022 г.

Принята к публикации 22.11.2022 г.

Ключевые слова: нитрофилия, экосистемный инженер, балльная оценка состояния, коэффициент корреляции Кендалла

DOI: 10.31857/S0044513423020125, **EDN:** HPBSDU

Исходным пунктом настоящего исследования послужило эмпирическое наблюдение, что на каменистых осыпях, заселенных туруханскими пищухами, присутствует, иногда в изобилии, крапива двудомная (*Urtica dioica* L. (1753)). В то время как в окружающих эти осыпи лесных и степных ассоциациях крапива не обнаруживается. Это наблюдение вызвало вопрос о наличии и природе возможных связей распределения в пространстве пищух и крапивы.

В описаниях экологии крапивы двудомной (Olsen, 1921; Ivins, 1952; Шалпыков и др., 2021) подчеркивается два важных момента: 1) крапива — типичное рудеральное растение, произрастающее в биоценозах с нарушенным растительным покровом; 2) крапива — нитрофильное растение, которое может хорошо произрастать лишь на почвах, содержащих значительное количество азотосодержащих веществ. Эти требования хорошо сочетаются в типичных местообитаниях крапивы — антропогенных фитоценозах, в огородах, на свалках, на выпасах. Однако такие естественные местообитания, как каменистые осыпи, будучи нарушенными, в то же время лишены очевидных источников азотистых соединений (Aho et al., 1998). Каковы источники азота, необходимого для произрастания крапивы?

Пищухи имеют такую особенность питания, как облигатная аутокопрофагия и связанный с нею механизм симбионтной азотфиксации (Формозов и др., 2012). При этом они выделяют во внешнюю среду с фекалиями и мочой значительные объемы азотосодержащих веществ, поскольку именно в их выделениях, в первую очередь в первичном помете — цекотрофах, происходит

концентрация азота. Кроме того, часть обильных запасов растительности, которые эти зверьки создают на зиму, не используется, перегнивает и также становится дополнительным источником азота. В отличие от других, обитающих на осыпях, мелких фитофагов (полевок, бурундуков), пищухи оставляют фекалии и мочевые пятна в нескольких точках индивидуального участка, которые часто совпадают с местами хранения запасов. Такие точки могут сохраняться в течение жизни нескольких поколений зверьков и обеспечивать локальную концентрацию азота (Aho et al., 1998).

Роль “норных” видов пищух, в числе других млекопитающих-норников, как “экосистемных инженеров” (ecosystem engineer), т.е. животных, имеющих возможность прямо или косвенно регулировать доступность ресурсов для других видов (Jones et al., 1994), давно привлекала внимание исследователей и хорошо изучена (Кучерук, 1963; Исаков, Панфилов, 1970; Реймес, 1970; Злотин и др., 1975; Wesche et al., 2007; Davidson et al., 2012; Valkó et al., 2021 и др.). Роль пищух-обитателей каменистых осыпей (к которым относится *Ochotona turuchanensis*) в модификации условий существования окружающих их биоценозов очевидно иная, т.к. эти пищухи не роют нор, а используют в качестве убежищ полости между камнями. Эта роль рассматривается лишь в немногих работах. Травина с соавторами (Травина и др., 1998, 2000) изучали роль пищух в ходе микросукцессий травяного покрова в Туве. Согласно результатам исследований, на ранних стадиях зарастания каменистых россыпей пионерные растения, в первую очередь крапива двудомная, оказываются тесно

Таблица 1. Критерии для экспертной оценки обилия следов жизнедеятельности пищух и обилия произрастания крапивы двудомной на каменистых осыпях в Иркутской области

Балл	Следы жизнедеятельности пищух	Крапива двудомная
1	Отсутствуют	Отсутствует
2	Единичные (1–2 на среднюю осыпь) кучки помета, других следов пребывания нет	Единичные растения по нижнему срезу осыпи
3	Единичные (1–2 на среднюю осыпь) кучки помета + единичные запасы	Группы растений по краям осыпи
4	Многочисленные кучки помета, единичные латрины, единичные запасы	Густые заросли по краям осыпи
5	Многочисленные следы пребывания (помет, мочевые пятна, запасы)	Заросли по краям и на каменистых склонах осыпи

связанными с местами, где благодаря деятельности алтайских (*O. alpina*) и в меньшей степени северных (*O. hyperborea*) пищух появляется и скапливается перегной, состоящий из остатков прошлогодних запасов и помета зверьков. При этом крапива вообще не встречалась вне поселений пищух. Авторы приходят к закономерному выводу, что “Неиспользуемые скопления следов жизнедеятельности петрофильных пищух обеспечивают основу субстрата для сосудистых растений, которые первыми появляются между камнями” (Травина и др., 2000). Кроме того, в своей работе Аho с соавторами (1998) отмечают, что американские пищухи способны изменять количество и доступность питательных веществ для растений: было установлено, что в почве под неиспользуемыми стожками выше содержание азота, выше скорость его минерализации, а в растениях, произрастающих на стожках, содержание азота выше, чем у растений, произрастающих вне стожков.

В связи с этим мы попытались обнаружить связь между заселенностью осыпей туруханскими пищухами и произрастанием на этих же осыпях двудомной крапивы и, таким образом, выявить возможную роль этого вида пищух как “экосистемного инженера”.

В августе 2022 г. в окрестностях деревень Малое Голоустное и Нижний Кочергат Иркутского р-на Иркутской обл. нами обследованы 30 осыпей. Все осыпи находились на ранней или средней стадии зарастания (были лишены сплошного почвенного и растительного покрова), а также различались по размеру, заселенности пищухами и присутствию крапивы. Каждую осыпь обходили по периметру и дважды пересекали, фиксируя наличие крапивы двудомной и следы жизнедеятельности пищух — запасы, кучки помета и мочевые пятна.

Обилие крапивы и следов жизнедеятельности пищух оценивали в баллах, пользуясь следующими критериями (табл. 1).

Помимо результатов обследования указанных 30 осыпей, в обсуждении приведены результаты разборов запасов пищух на осыпях около пос. Нижний Кочергат (Lenkhoboeva et al., 2021).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием пакета Statistica 13.0, избрав для оценки уровня корреляции ранговый критерий Kendall Tau Correlations, поскольку распределение наших данных отличалось от нормального.

По результатам обследования на 7 осыпях (23.3%) крапива не была обнаружена, на 2 осыпях (6.7%) она присутствовала единично или отдельными группами (2–3 балла), а на 21 осыпи встречалась обильно (4–5 баллов).

Следы пребывания пищух отсутствовали на 4 осыпях (13.3%), присутствовали в небольших количествах (2–3 балла) на 4 осыпях (13.3%) и были многочисленны (4–5 баллов) на 22 осыпях (73.4%).

Надо отметить, что в лесу, окружающем осыпи, крапива двудомная нами не обнаружена, а по обочинам проходящих поблизости от осыпей дорог найдены редкие единичные растения.

Между показателями обилия крапивы двудомной и следов жизнедеятельности туруханских пищух обнаружена высоко достоверная корреляция (рис. 1).

Представляется важным, что на тех четырех осыпях, где следы пребывания пищух полностью отсутствуют (№№ 2, 3, 6, 30), нет и крапивы, в то время как на осыпях № 1 и № 4 отсутствие крапивы сочетается с наличием фекалий и запасов пищух, а на осыпи № 22, при полном отсутствии крапивы, следы пребывания пищух встречаются в изобилии.

При анализе содержания стожков было показано, что во многих случаях пищухи избирательно запасают крапиву, доля которой в стожках значительно больше, чем доля крапивы в растительном покрове осыпи и ее ближайших окрестностей. Доля крапивы в стожках туруханской пи-

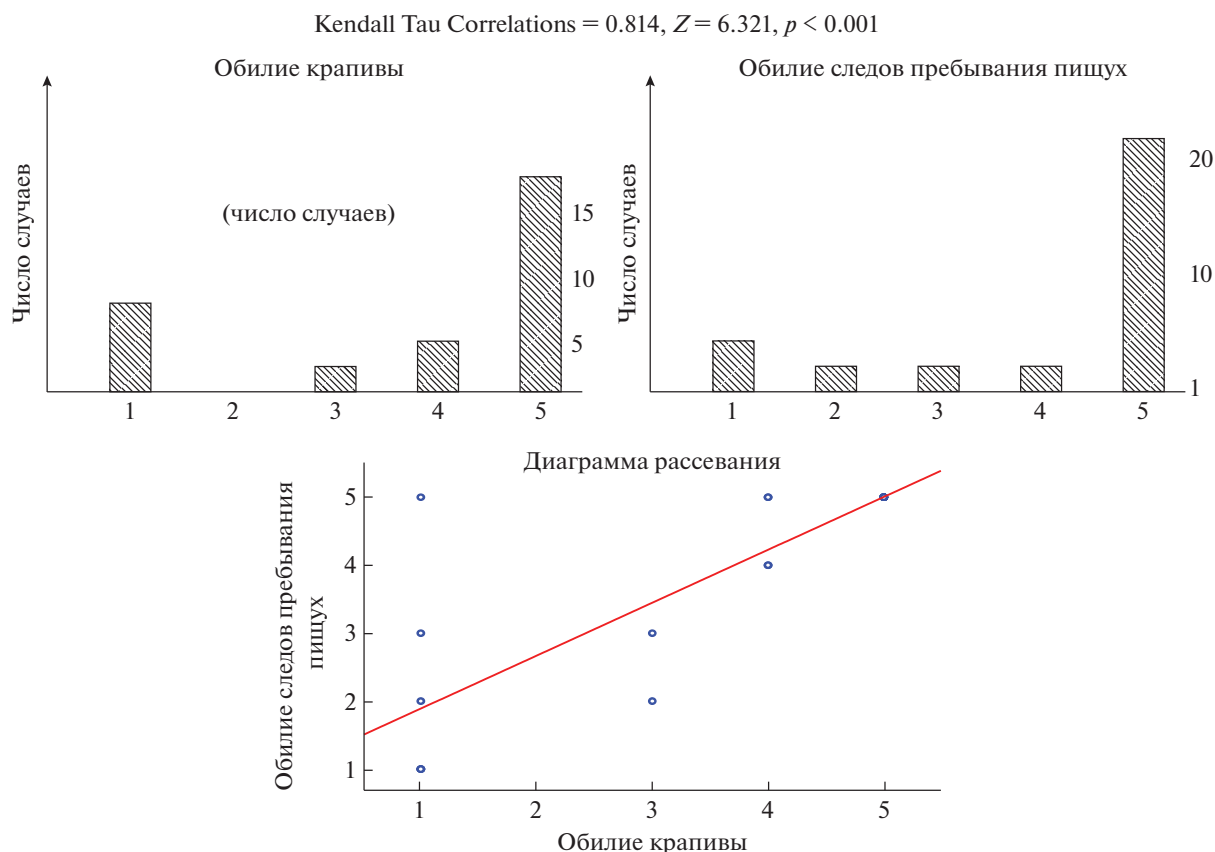


Рис. 1. Обилие крапивы на осыпях и обилие следов пребывания пищух. По горизонтальной оси — баллы оценок обилия, по вертикальной оси — число случаев, линия — линейный тренд коэффициента корреляции.

пищухи более 8%, при этом в окружении крапива встречалась в малых количествах, что отражается в высоком индексе избирательности +0.89 (индексы, говорящие о предпочтении от 0.4 до 1) (Lenkhoboeva et al., 2021).

Само по себе наличие корреляции между обилием крапивы и концентрацией следов жизнедеятельности пищух может свидетельствовать либо о том, что пищухи создают условия, необходимые для произрастания крапивы, либо о том, что обилие крапивы делает осыпь пригодной и благоприятной для заселения пищухами, либо о том, что как пищухи, так и крапива связаны в своем распространении с действием одних и тех же неустойчивых факторов. Однако наличие пищух на осыпях, где полностью отсутствует крапива, в сочетании с отсутствием крапивы на осыпях, где нет следов жизнедеятельности пищух, дает нам основания считать первый вариант более предпочтительным по сравнению со вторым и третьим. Действительно, наши результаты позволяют утверждать, что на Приморском хребте наличие на осыпях следов жизнедеятельности туруханских пищух делает такие осыпи пригодными для заселения их крапивой. Эти результаты и сложившиеся на их основе представления о механизмах влияния жизнедеятельности туруханских пищух

на растительность осыпей полностью подтверждают результаты, полученные ранее Травиной с соавторами (1998, 2000) при исследовании в сходных условиях двух видов пищух (алтайской и северной), наиболее близких таксономически и по образу жизни к туруханской пищухе.

Места, пригодные для произрастания рудеральных нитрофилов, подобных крапиве двудомной, определяются, видимо, не только активностью пищух, но и воздействием водных (дождями и талыми водами) потоков, которые, сбегая по склонам, обеспечивают перераспределение и накопление образовавшегося гумуса. С этим, как мы считаем, связана концентрация зарослей крапивы по нижним краям осыпей. Для появления достаточного количества плодородной почвы, очевидно, необходимо накопление следов жизнедеятельности нескольких поколений пищух. Этим объясняется отсутствие крапивы на осыпях, по-видимому, недавно заселенных пищухами.

Наши результаты, таким образом, подтверждают роль туруханских пищух как “экосистемных инженеров”. Эти животные изменяют биоту голых каменистых осыпей и влияют на состав растительных сообществ, заселяющих эти осыпи. Наличие аналогичных данных по алтайской и северной пищухам позволяют говорить о том, что

эта роль свойственна и другим петрофильным видам семейства Ochotonidae.

В заключение рассмотрим отношение пищух к крапиве. Не будучи критически зависимыми от этого растения, пищухи, тем не менее, активно используют листья крапивы в пищу и избирательно ее запасают. Это позволяет считать, что, создавая своей жизнедеятельностью условия для вселения на осыпь крапивы, пищухи повышают пригодность местообитаний для самих себя, а значит выступают не только как “экосистемные инженеры”, но и как “конструкторы экологических ниш” (Laland et al., 2016).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа проведена в рамках государственного задания ИОЭБ СО РАН (проект FWSM-2021-0001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Злотин Р.И., Исаков Ю.А., Ходашова К.С., 1975. Цели и задачи совещания по изучению роли животных в функционировании экосистем // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. С. 3–5.
- Исаков Ю.А., Панфилов Д.В., 1970. Основные аспекты средообразующей деятельности животных // Средообразующая деятельность животных. Материалы к совещанию 17–18 декабря 1970 г. М.: Изд-во МГУ. С. 3–9.
- Кучерук В.В., 1963. Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя степи и их значение в образовании органической части степных почв // Биология, биогеоценология и систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 157–193.
- Реймерс Н.Ф., 1970. О некоторых особенностях средообразующей роли позвоночных животных // Средообразующая деятельность животных. Материалы к совещанию 17–18 декабря 1970 г. М.: Изд-во МГУ. С. 14–15.
- Травина И.В., Дервиз Д.Г., Дмитриев П.П., 1998. Роль пищух (*Ochotona*, Mammalia) в зарастании каменных россыпей и каменников в Туве // Доклады Академии Наук. Т. 363. № 2. С. 282–286.
- Травина И.В., Дервиз Д.Г., Дмитриев П.П., 2000. Взаимосвязи пищух (*Ochotona*, Mammalia) Тувы с растительностью // Экология. № 1. С. 41–47.
- Формозов Н.А., Кизилова А.К., Пантелеева А.Н., Наумова Е.И., 2012. Азотфиксация – возможная физиологическая основа копрофагии у пищух (*Ochotona*, Lagomorpha, Mammalia) // Доклады Академии Наук. Т. 443. № 5. С. 646–649.
- Шалпыков К.Т., Рогова Н.А., Долотбаков А.К., Кайыркулова А.К., Жакыбадиев Б.Э., 2021. Биологические ресурсы некоторых лекарственных растений в восточном Прииссыккулье Киргизии // Научное обозрение. Биологические науки. № 2. С. 41–47.
- Aho K., Huntly N., Moen J., Oksanen T., 1998. Pikas (*Ochotona princeps*: Lagomorpha) as allogenic engineers in an alpine ecosystem // Oecologia. 114. P. 405–409.
- Davidson A.D., Detling J.K., Brown J.H., 2012. Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands // Front. Ecol. Environ. 10 (9). P. 477–486.
- Ivins J.D., 1952. Concerning the Ecology of *Urtica dioica* L. // Journal of Ecology. V. 40. № 2. P. 380–382.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1994. Organisms as Ecosystem Engineers // In: Ecosystem Management. NY: Springer New York.
- Laland K., Matthews B., Feldman M., 2016. An introduction to niche construction theory // Evol. Ecol. 30. P. 191–202.
- Lenkhoboeva S.Y., Chepinoga V.V., Borisova N.G., Chimitov D.G., Belova V.A., Skornyakova A.M., Nikulin A.A., Nikulina N.A., Ilchenko O.G., 2021. The composition of haypiles of Turuchan pika (Preliminary analysis) // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 908 012019.
- Olsen C., 1921. The ecology of *Urtica dioica* // Ecol. Vol. 9. № 1. P. 1–18.
- Valkó O., Tölgyesi C., Kelemen A., Bátor Z., Gallé R., Rádai Z., Bragina T.M., Bragin Y.A., Deák B., 2021. Steppe Marmot (*Marmota bobak*) as ecosystem engineer in arid steppes // Journal of Arid Environments. 184. 104244
- Wesche K., Nadrowski K., Retzer V., 2007. Habitat engineering under dry conditions: the impact of pikas (*Ochotona pallasi*) on vegetation and site conditions in southern Mongolian steppes // J. Veg. Sci. 18 (5). P. 665–674.

THE TURUCHAN PIKA (*OCHOTONA TURUCHANENSIS*) AS AN ECOSYSTEM ENGINEER: THE INFLUENCE ON THE GROWTH OF THE COMMON NETTLE (*URTICA DIOICA*) ON TALUSES

S. V. Popov¹*, N. G. Borisova¹, D. G. Chimitov¹, S. Yu. Lenkhoboeva¹, A. I. Starkov¹

¹Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, 6 Sakhyanovoi St., Ulan-Ude, 670047 Russia

*e-mail: zoosvp79@gmail.com

The abundance of the common nettle on taluses was found to be strongly correlated with the abundance of such signs of Turuchan pika activities as feces, latrines, and haypiles collected by pikas under stones. We believe this is the activities of pikas that provide nitrates and thus facilitate the growth of the common nettle, a ruderal nitrophilous plant, on taluses. On the other hand, pikas selectively store nettles. As a result, pikas can be considered as both “ecosystem engineer” and “niche constructors”.

Keywords: nitrophily, ecosystem engineer, Kendall Tau Correlations